

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

Институт лесоведения

N° 492-B2006

УДК 630*164; 630*811; 630*582

**Ю.А. Гопиус, Е.В. Казанцева, В.В. Коровин, С.А. Корчагов,
Н.В. Лаур, В.И. Мелехов, Н.В. Николаева, С.П. Погиба,
Е.А. Робакидзе, М.Г. Романовский, Д.Е. Румянцев,
С.Н. Тарханов, Н.В. Торлопова,
А.П. Царев, Р.В. Щекалёв**

**ПРОДУКЦИОННЫЙ ПРОЦЕСС И СТРУКТУРА
ДЕРЕВЬЕВ, ДРЕВЕСИН И ДРЕВОСТОЕВ**

Москва, 2006

ОГЛАВЛЕНИЕ

От рецензента	3
Введение	5
I Разнообразие и отбор древесных растений	
Генетико-селекционные проблемы лесоразведения (А.П. Царев, Н.В. Лаур)	7
Формовое разнообразие хвойных в бассейне Северной Двины (С.Н. Тарханов, Р.В. Щекалёв)	18
Селекционная инвентаризация насаждений и пороки древесины (Н.В. Лаур)	28
Эволюция требований к отбору плюсовых деревьев и насаждений в России (Н.В. Лаур)	43
Качественная оценка древесины сосны в географических культурах Архангельской области (С.А. Корчагов, В.И. Мелехов)	58
Причины отпада медленнорастущих форм карельской берёзы в культурах Московской области (С.П. Погиба, Е.В. Казанцева)	68
Дифференциация популяций ели Русской равнины по форме семенной чешуи как ответ естественного отбора в на антропогенное преобразование среды (Д.Е. Румянцев)	77
Литература	87
II Реакции на стрессовые нагрузки	
Методы отбора показателей и параметров для оценки изменений состояния лесной растительности (Н.В. Николаева)	96
Оценка нормы состояния лесных насаждений (Н.В. Николаева)	101
Изменчивость состояния сосновых насаждений в условиях техногенного воздействия (Н.В. Торлопова, Е.А. Робакидзе)	107
Качество древесины сосны обыкновенной в хвойных насаждениях Северо-Двинского бассейна в условиях длительного техногенного воздействия (Р.В. Щекалёв, В.В. Коровин)	117
Литература	121
III Экофизиологические аспекты продуктивности	
Эмиссия CO ₂ с поверхности стволов и ветвей дуба черешчатого в зависимости от их толщины (Ю.А. Гопиус, М.Г. Романовский)	125
Поверхности надземного скелета деревьев дуба (Ю.А. Гопиус, М.Г. Романовский)	137
“Дыхание” стволов и ветвей лесостепной дубравы (Ю.А. Гопиус, М.Г. Романовский)	151
Литература	163

РЕЦЕНЗИЯ

на коллективную монографию “Продукционный процесс
и структура деревьев, древесин и древостоев”

Коллективная монография выполнена высококвалифицированными сотрудниками лесных учебных и научно-исследовательских учреждений Европейской России. Работы затрагивают в основном лесную зону ЕТР: от Мурманской и Архангельской области до южных рубежей лесостепи.

Вопросы изучения и сохранения биоразнообразия лесных экосистем освещают разделы первой главы, написанные А.П. Царевым, Н.В. Лаур; С.Н. Тархановым, Р.В. Щекалевым, С.П. Погиба, Е.В. Казанцевой и др. ...

Много внимания авторы уделили антропогенной трансформации древостоев и лесной среды и проблемам искусственного лесовосстановления (разделы А.П. Царева, Н.В. Лаур, Д.Е. Румянцева, С.Н. Корчагова, В.И. Мелехова, Н.В. Торлоповой, Р.В. Щекалёва и др.), что и естественно для лесов ЕТР.

Загрязнение лесов выбросами промышленных предприятий определило содержание второй главы. Оценка состояния древесных растений и биоиндикация интенсивности внешних воздействий - основные темы 2-й главы. Можно пожелать авторам в дальнейшем более подробного анализа естественных стрессовых факторов наряду с антропогенными.

Большое значение имеют методико-аналитические разделы А.П. Царева, Н.В. Лаур и Н.В. Николаевой.

Работы Н.В. Лаур; С.Н. Корчагова, В.И. Мелехова и Р.В. Щекалева лежат на стыке интересов древесиноведения и селекции. Они позволяют детализировать наши представления о продуктивности древостоев, о соотношении массового и объемного приростов.

Поэтому вполне естественным представляется переход в третьей главе к эколого-физиологическим аспектам продуктивности, с сочетанием анатомических, физиологических и биопродукционных подходов. Хотелось бы видеть такого рода материал в приложении к более широкому кругу лесорастительных зон и древесных пород, - не только к дубнякам лесостепи.

Обилие работ, выполненных на стыке общепринятых направлений исследования, и по этой причине, выходящих за их привычные рамки, оправдывает целесообразность публикациими материалов в виде отдельной депонируемой коллективной монографии.

В целом материалы монографии позволяют по-новому посмотреть на совокупность старых проблем древесиноведения, селекции, морфологии и экологической физиологии древесных растений. При этом ведущим и объединяющим мотивом становится структура древесины. Она открывает новые составляющие в описании биоразнообразия, устойчивости и продукционного процесса древостоеv.

Разделы коллективной монографии написаны на хорошем методическом уровне, отражают современную проблематику и в качестве дополнительного материала могут быть использованы в учебном процессе лесных специальностей ВУЗов.

Мы надеемся увидеть новые издания по затронутому кругу вопросов и желаем авторам достичь большей упорядоченности материала. Для этого в дальнейшем содержание и разработку глав следует заказывать авторам по строго определенной тематике.

Считаю публикацию монографии желательным событием, важным для развития лесоведения, лесоводства и лесной селекции.

ВНИИЛМ,

Д.б.н.

А.М. Жуков

ВВЕДЕНИЕ

Статьи, составляющие настоящее издание, несмотря на частные различия в направлении исследований, объединены излагаемым далее обстоятельством, позволяющим называть эту публикацию не сборником статей, а коллективной монографией.

Большинство представленных в монографии работ были в полном объеме заслушаны и детально, с пристрастием, обсуждены на заседаниях постоянно действующего семинара. Замечания, высказанные во время обсуждения, учитывались авторами при доработке публикаций. В результате каждая отдельная часть настоящей монографии является в значительной мере результатом коллективного труда.

Постоянно действующий семинар при кафедре селекции, генетики и дендрологии Московского государственного университета леса возник сравнительно недавно. Цель семинара - дать возможность его участникам в неофициальной обстановке подробно изложить собственные научные идеи, подготовленные материалы статей, основные положения или главы "созревающих" диссертаций, рассчитывая при этом на дружескую, но принципиальную (вплоть до полного "разноса") критику. Состав участников семинара, за исключением председателя и его заместителя, меняется в соответствии с научными интересами и текущими обстоятельствами, однако, в ходе работы семинара выявилось его постоянное ядро. Состав демократичен - участвуют профессора, доценты, аспиранты и увлекающиеся наукой студенты. Кроме сотрудников, аспирантов и студентов МГУЛа, членами семинара являются и представители других организаций, например, Института лесоведения РАН, заместитель директора по науке которого - д.б.н. М.Г. Романовский, делит с проф. В.В. Коровиным роль председателя.

Идея такого семинара не нова, этот же принцип лежит в основе всех научных конференций и симпозиумов. Однако на практике большинство представительных научных собраний несут налет официальности, регламентных ограничений, ограничений из области этики публичных высказываний и т.п. Данный семинар свободен от подобных недостатков.

Наконец, монографичность предлагаемого издания подтверждается и причастностью всех, входящих в него, исследований к проблемам лесоведения в широком смысле этого слова.

Профессор кафедры селекции,
генетики и дендрологии
МГУЛ, д.б.н., проф.

В.В. Коровин

Зам. директора по науке
ИЛАН, д.б.н.

М.Г. Романовский

ГЛАВА I

РАЗНООБРАЗИЕ И ОТБОР ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

ГЕНЕТИКО-СЕЛЕКЦИОННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ЛЕСОРАЗВЕДЕНИЯ

Основными методами селекции лесных древесных пород в настоящее время являются отбор, гибридизация, в меньшей степени - мутагенез, полиплоидия, культура клеток и клеточных тканей. В последние десятилетия исследуется возможность создания новых организмов с помощью генетической инженерии: трансгенез, соматическая гибридизация, создание новых геномов и др. Эти методы направлены на создание так называемых генетически модифицированных деревьев. В настоящее время методы отбора являются наиболее распространенными при практической селекции лесных древесных пород. Причем они включают как массовый отбор (исследование климатипов, эдафотипов, плюсовых насаждений и деревьев), так и индивидуальный (клоновый, индивидуально-семейный и семейно-групповой).

Из всех видов отбора в теоретическом плане наименьше вопросов вызывает применение клонового отбора. Но он применяется в широких масштабах только для вегетативно размножающихся видов. Применение в лесном хозяйстве других видов отбора вызывает те или иные дискуссионные вопросы и сомнения, которые время от времени вспыхивают с определенной остротой. Наиболее неясными остаются вопросы, связанные с отбором плюсовых деревьев.

Как известно, в селекции лесных древесных пород в последние 70-80 лет за основу был принят отбор лучших фенотипов с предполагаемой последующей оценкой их генотипов. Однако в последние годы все чаще раздаются голоса, что плюсовые деревья не имеют никакой генетической ценности, а их потомство ничуть не лучше, чем потомство случайно ото-

бранных деревьев. Отсюда уже недалеко до вывода, что плюсовая селекция - это тупиковый путь в селекции лесных древесных пород. Что-то в этих заявлениях опирается на существующие или существовавшие ранее представления и практику, а что-то происходит от недостатка необходимых знаний.

Не претендуя на истину в последней инстанции, попробуем обобщить некоторые известные факты и разобраться, что в них пока неясно, а что возможно к дальнейшему использованию.

Плюсовые деревья и их использование в лесоводстве

Во-первых, вспомним, что такое плюсовое дерево? Кратко, это фенотипически лучшее дерево насаждения по одному или комплексу признаков. А почему оно фенотипически лучшее? Ответ может быть разным:

1. Плюсовое дерево не имеет никаких генетически обусловленных лучших свойств, а все свои достоинства получило за счет попадания в лучшие экологические условия, которые и способствовали его преимуществам;
2. Несмотря на абсолютную, или, по крайней мере, относительную, выравненность экологического фона, дерево обладает какими-то генетически обусловленными свойствами, которые и позволяют ему достичь лучших показателей, например, быстроты роста.

В случае первого ответа, и только первого, оппоненты плюсовой селекции, несомненно, правы. В случае второго ответ может быть не столь уверен или даже совсем неверен, так как здесь возможны также варианты:

1. для видов, легко размножающихся вегетативным путем (имеется в виду черенкование, для декоративных и некоторых других целей возможна прививка и другие более сложные методы репродукции, чем укоренение стеблевых черенков), отбор хотя бы одного плюсового дерева имеет большое практическое значение;
2. для видов, трудно размножающихся вегетативным путем, отбор плюсового дерева может иметь двоякое значение:

- 2.1. возможна разработка экономически приемлемого способа вегетативного размножения (например, культура клеточных тканей и клеток) и тогда судьба плюсового дерева столь же значима, как и судьба одного хозяйственного ценного клона;
- 2.2. если экономические обстоятельства, уровень развития науки и соображения устойчивости не позволяют пока перейти к вегетативному размножению, следует продумать пути семенного размножения. Здесь также возможны варианты:
 - 2.2.1. поиск деревьев с высокой общей комбинационной способностью (ОКС) через испытание их семенного потомства (а значит, только материнских экземпляров). В настоящее время предполагается отбор таких деревьев осуществлять среди плюсовых деревьев. Но это не обязательно, так как в силу влияния различных обстоятельств может оказаться, что высокой ОКС обладают и другие деревья, не отвечающие требованиям, предъявляемым к плюсовым деревьям. Но как среди миллионов и миллионов деревьев узнать, какие из них надо испытать, если даже для испытания плюсовых деревьев, которые подверглись отбору, пусть и первичному, не хватает ни сил, ни средств, ни достаточного количества и размера свободных подходящих площадей? Игнорируя это, иногда предлагаются неподъемно трудоемкие варианты решения проблемы, - например, случайным отбором брать любые деревья и испытывать их потомство - (видимо, предполагается, что метод случайного отбора окажется более эффективным).
 - 2.2.2. для реализации генетической ценности не только материнских, но и отцовских деревьев в селекционной практике применяют оценку специфической комбинационной способности (СКС), для чего находят лучшие варианты скрещивания различных пар деревьев. Путь также очень трудоемкий и в широкой практике мало распространенный.

2.2.3. есть и другие варианты, если и не генетического улучшения деревьев, то хотя бы сохранения существующего уровня их практической ценности, например, апомиксис, поиск деревьев, обладающих самофertilностью или способностью к черенкованию и пр. Но все они являются непростыми, требующие значительной научной проработки. Их практическая реализация потребует определенного довольно значительного периода времени.

Первоначальная эйфория от возможности прямого использования плюсовых деревьев в лесоразведении сменилась рядом сомнений. Споры касались наследования фенотипических характеристик родителей потомством. Генетикам потребовались годы, чтобы доказать очевидные теперь вещи, что “плюсовость” деревьев далеко не всегда реализуется в их потомстве. Она может быть обусловлена как генотипом материнского дерева (что необходимо выяснить в каждом конкретном случае), так и экологическими факторами его произрастания.

Пока шли споры практика, нуждаясь в больших количествах семян, шла по пути создания прививочных лесосеменных плантаций первого порядка (ЛСП-І) из репродуктивного материала неиспытанных по потомству плюсовых деревьев. Такие плантации в зарубежных странах были созданы на значительных площадях. Например, в Финляндии до настоящего времени функционируют ЛСП-І, созданные на площади 1722 га (Туртиайнен, Юнтуунен, 2000). В России ЛСП-І созданы более чем на 7,5 тыс. га (Проказин, 1996). Необходимость генотипической оценки плюсовых деревьев становилась все острее, и в научных учреждениях разрабатывались различные пути её осуществления.

Наиболее надежными путями является оценка по потомству. Оценка плюсовых деревьев по вегетативному потомству, более приемлемая для вегетативно размножаемых растений, оказалась мало пригодной для деревьев, размножаемых семенным путем, так как при семенном размножении оставался неясным тип полового наследования (аддитивный, доми-

нантный или эпистатический). Поэтому необходимо было создавать испытательные культуры, заложенными в соответствии с методикой полевого опыта.

Плюсовые деревья, испытанные по потомству, считались "элитными", и из них предлагалось создавать лесосеменные плантации второго порядка (ЛСП-II). Семена, собираемые на ЛСП-II предложено называть "сортовыми" (Указания..., 2000). Это понятие является довольно условным, так как неясна стабильность сортов, созданных из таких "сортовых" семян. Кроме того, в испытательных культурах оценивается генотип только материнских деревьев по их общей комбинационной способности. Что привносится отцовскими родительскими деревьями - неясно.

Для оценки вкладов материнских и отцовских растений необходимы более сложные методы оценки, такие как, например, диаллельные скрещивания и дорогостоящие испытания, на что сейчас нет необходимых средств.

Есть масса методических неясностей и с проведением испытаний плюсовых деревьев (возраст, количество, повторности, рандомизация и так далее), и с закладкой самих ЛСП (количество клонов и представленность рамет, способы прививки, размещение, смешение, влияние загрязнения фоновой пыльцой и т.п.).

Вдобавок нет (или очень мало) чистых и достоверных опытов по оценке наследственных характеристик плюсовых деревьев. Все это приводит к тому, что появляются публикации, ставящие под сомнение целесообразность проведения "плюсовой" селекции и её перспективность. Предлагается, как уже отмечалось, испытывать не плюсовые деревья, а случайно отобранные. Разумеется, гарантии того, что доля лучшего потомства в этом случае будет выше, чем у плюсовых деревьев, никто из сторонников случайного подбора деревьев дать не может.

Некоторые лесоводы вообще не понимают, зачем нужна селекция в лесу. Ещё в конце сороковых годов прошлого века были публикации о том,

что в лесном хозяйстве селекция нецелесообразна, так как все недостаточно хорошо деревья можно удалить из насаждения в процессе онтогенеза с помощью соответствующих рубок ухода. Сходные идеи появляются и сейчас. Но в них игнорируются некоторые обстоятельства. До середины прошлого века было ещё много неистощенных в генетическом плане насаждений. В созданных из заготовленного в них репродуктивного материала лесопосадках действительно можно было бы путем многократных уходов отобрать и оставить лучшие деревья. В настоящее время положение, по крайней мере, в Европейской России, несколько иное.

За прошедшие 50–60 лет резко (примерно в 3 раза) увеличились объемы ежегодно заготавливаемой древесины. Эти объемы приближаются к размеру среднего ежегодного прироста древесной массы всех лесов планеты. При этом каждый год вырубаются лучшие и доступные лесные насаждения. Остаются худшие и экономически недоступные. Если сейчас не озабочиться селекцией и сохранением лучшего генофонда, то в последующие годы отбирать попросту будет не из чего. И никакие рубки ухода не улучшат оставшееся наследство, так как оставленные в этом случае деревья не в состоянии выйти за пределы изменчивости использованного материала. И рубки ухода могут только помочь отобрать лучшее из того, что осталось, но останется то не лучшее.

Предложения создавать лесные культуры из семян, добытых путем общего сбора, без учета их генетической ценности возвращают нас в прошлые века, когда люди ещё не считали необходимым использовать ту часть признаков растений, которые обусловлены генетической составляющей. Но тогда природное разнообразие лесных древесных растений не было столь драматически уменьшено за счет негативного отбора при подневольно-выборочных и приисковых рубках.

В наше время приоритеты меняются. После освоения потенциала улучшения лесов, лежащего на поверхности (более рациональное использование территории, лесосек и древесины, охрана от пожаров, самоволь-

ных рубок, более полное использование экологических, хозяйствственно-организационных и некоторых других ресурсов) хозяйствующие субъекты с неизбежностью столкнутся с необходимостью использования генетических возможностей для повышения продуктивности лесных древесных растений, как это уже произошло во многих зарубежных государствах (Швеции, Финляндии, Германии, Южной Корее и др.). Например, в той же Финляндии рост деревьев, выращенных из семян, полученных на семенных плантациях так называемого «полуторного» поколения, выше на 12,0%, а качество на 8,0%, чем из семян, полученных на ЛСП-1 (Туртиайнен, Юнтуунен, 2000). Нам бы тоже не помешали эти дополнительные кубометры древесины, но надо же для этого и что-то делать. Хотя бы реально оценить то, что имеем. Например, генотипическую ценность уже отобранных и включенных в государственный реестр страны плюсовых деревьев.

Изучение наследуемости плюсовых деревьев в широком смысле позволило бы выделить наиболее перспективные генотипы и повысить генетический выигрыш по продуктивности у создаваемых искусственных насаждений за счет использования потенциала таких деревьев. Наши предварительные исследования вегетативного потомства 63 плюсовых деревьев сосны обыкновенной Карелии, растущего в архиве клонов Шуйского лесничества Петрозаводского лесхоза (Царев, Лаур, 2005), показали следующее.

Если не считать отрицательные значения наследуемости, полученные на двух клонах в Толвуйском лесничестве Заонежского лесхоза, материалы остальных 61 клонов показывают, что коэффициенты наследуемости по высоте по Республике Карелия колеблются от 0,015 до 0,642 или от 1,5 до 64,2% (Пудожский лесхоз). При этом средние величины по отдельным лесосеменным подрайонам и частям лесосеменных районов варьируют от 12,4 до 64,2%.

Для Северного подрайона Карельского лесосеменного района коэффициент наследуемости оказался равным 15,9%. Для Центрального под-

района Карельского лесосеменного района - 12,4%. И для Южнокарельского лесосеменного района - 23,9%. Эти показатели говорят о доли изменчивости в популяциях, обусловленной наследственными факторами.

В целом, величины, полученные в нашем исследовании, сопоставимы с данными, приведенными американскими исследователями Зобелем и Толбертом в их книге (Zobel, Talbert, 1984). По данным разных источников, цитируемых в этой публикации, наследуемость по высоте у американских сосен (*Pinus taeda*, *P. elliotii*, *P. palustris*) колеблется в интервале от 3,0 до 44,0%.

В некоторых случаях, полученных в нашем исследовании, результаты кажутся неправдоподобно высокими (64,2%). Их необходимо было бы уточнить на более обширном материале.

Следовало бы также интенсифицировать работы по испытанию семенного потомства плюсовых деревьев для выявления материнских деревьев, обладающих повышенной общей комбинационной способностью (ОКС).

Генетически модифицированные деревья – альтернатива или дополнение к плюсовым деревьям?

В связи с бурным развитием генетических исследований, в ряде лабораторий зарубежных стран приступили к созданию так называемых генетически модифицированных деревьев. О чем идет речь? Некоторые обобщения представлены в коллективном обзоре (Humphreys, 2005), выпущенном Европейским институтом леса в качестве дискуссионного издания.

Со ссылкой на другие источники авторы указанной работы отмечают, что “генетически модифицированные деревья (ГМД) (иногда рассматриваемые как генетически инженерные или трансгенные деревья) могут быть определены как деревья, которые “посредством генетического вмешательства человека в лаборатории, получили свой геном или генетический код, умышленно измененный благодаря механической вставке специфически

определенной последовательности генетически кодируемого материала (обычно ДНК), который был вырезан промышленным или физическим путем из генома другого дерева" (Совет по лесным генетическим ресурсам Альберты)".

Ожидается, что использование ГМД будет увеличивать количество древесины, производимой в лесах и уменьшать нарушения в окружающей среде, связанных с интенсификацией лесоэксплуатации. Улучшение качества целлюлозы уменьшит употребление химикатов, используемых при отбеливании, и уменьшит загрязнение целлюлозными заводами окружающей среды.

По прогнозам ФАО на основании оценки лесных мировых ресурсов в 2000 году между 1996 и 2010 годами предполагается увеличение потребности древесины на 25,0% (Humphreys, 2005). Эта потребность не может быть удовлетворена только за счет естественных лесов. Показано, что 35,0% потребляемой древесины поступает из искусственных плантаций, которые занимали только 5,0% покрытой лесом площади в 2000 г. В дальнейшем доля специализированных плантаций будет только увеличиваться. Предполагается, что 10,0–15,0% лесопокрытой площади мира, специализированных на производство древесины, смогут обеспечить до 80,0% промышленной потребности в древесине в 2050 г.

Такое перераспределение производства древесины уменьшит давление на природные лесные экосистемы. Кроме того, повышение устойчивости ГМД к вредителям, достигнутое методами генной инженерии, может помочь сохранить естественные виды лесных древесных пород в здоровом состоянии. Отмечается также ряд других аргументов в пользу ГМД.

Однако существуют и сомнения в целесообразности использования ГМД. Среди других отмечается и тот факт, что опасные последствия у лесных древесных пород могут проявиться слишком поздно из-за длительного онтогенеза и нанести непоправимый вред. Об этом, кстати, предупреждал и В.Н. Сукачев ещё в 20-х годах прошлого столетия. В то же вре-

мя улучшение тех или качеств растений с помощью генетических приемов может быть далеко неоднозначным.

Рассматривается, например, возможность уменьшения содержания лигнина в древесине ГМД. С одной стороны, уменьшается использование химикатов при переработке древесины, что делает более экономичным производство целлюлозы и существенное уменьшение загрязнения окружающей среды. А с другой, вполне возможно ослабление ветроустойчивости деревьев, увеличение их пораженности гнилями, заражение почв. Кроме того, наследственное уменьшение лигнина в древесине может с пыльцой перейти на окружающие естественные лесонасаждения и вызвать устойчивое ухудшение генофонда лесных древесных растений.

Отмечаются также вероятные некоторые неблагоприятные экономические последствия. Например, при выведении стерильных деревьев. В целом, они дают большее количество древесины за счет экономии на образование цветков и плодов. Однако есть опасность, что фирмы, монополизирующие производство такого посадочного материала, могут резко поднять на него цены, что приведет к удорожанию лесоразведения и даже к разорению многих лесовладельцев.

В цитируемой работе перечисляется и ряд других, как положительных моментов, так и негативных последствий использования ГМД и их влияния на окружающую среду. Указывается также на необходимость разработки законодательной базы, рассматриваются экономические, социальные и этические аспекты.

В целом направление ГМД пока что переживает творческий бум и вызывает не меньший, а может и больший, интерес, чем в свое время - плюсовые деревья. Параллельно с этим возрождается потребность к более пристальному изучению онтогенеза. Рождается новая наука - эпигенетика (Малецкий, 2004), некоторые положения которой особенно важны для лесной генетики (Исаков, 2005).

Но, учитывая, что лесные сообщества имеют свою специфику, можно заранее предположить, что внедрение ГМД в практику столкнется с неменьшими трудностями, чем пришлось преодолевать плюсовой селекции.

В заключение необходимо отметить несколько тезисов в пользу плюсовой селекции. Плюсовая селекция прошла путь от неведения до научных подходов. Несмотря на имеющиеся сомнения, значит ли, что весь этот путь был ошибочным, и не стоящим того, чтобы его пройти?

1. Во-первых, если бы плюсовой селекции не было, то и о её частичной или мнимой ошибочности мы бы, очевидно, и не знали.
2. Связанная с этим работа позволила вовлечь в лесоразведение селекционные подходы и методы оценки, понятные практическим работникам леса.
3. Это помогло решить проблему технологии и резкого удешевления сбора семян на лесных семенных плантациях.
4. Сбор семян на лесосеменных плантациях даже первого порядка позволил решить проблему получения достаточного количества именно местных семян.
5. За время внедрения плюсовой селекции выросла плеяда селекционеров, которые дадут старт новым направлениям генетико-селекционных исследований.

Что же касается принципиального пути отбора плюсовых деревьев, то, учитывая чрезвычайно низкую менделеевскую вероятность повторения благоприятного сочетания генов (3^n), необходимо всемерно сохранять хозяйственно ценные экземпляры отобранных и испытанных плюсовых деревьев. Это целесообразно и для улучшения и сохранения ценного генофонда, а также и для того, чтобы в будущем нашим потомкам не пришлось искусственно создавать потерянные сегодня уникальные сочетания генов.

ФОРМОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ХВОЙНЫХ В БАССЕЙНЕ РЕКИ СЕВЕРНАЯ ДВИНА

Изучение внутривидовой изменчивости показало, что полиморфизм видов в широком смысле включает все проявления морфологических различий. Внутри вида и внутри отдельной популяции различия могут быть прерывистыми, тогда на первый план выходит дискретность формы (по одному или комплексу признаков) и непрерывными (клинальными), тогда отдельные формы становятся трудно разграничиваемыми или же исчезают (Любавская, 1982). Разнообразие и число форм (морф) определяет степень полиморфизма видов.

Род *Pinus*

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris L.*) в бассейне реки Северная Двина произрастает повсеместно. Тема внутривидовой систематики данной породы довольно сложна и во многом еще открыта для дискуссий (Леса..., 1999). Л.Ф. Правдин (1969) выделяет в составе вида *P. sylvestris* пять подвидов (*subspecies*), два из которых, по его мнению, распространены в бассейне Северной Двины. Это подвид - сосна обыкновенная *P. sylvestris L. subsp. sylvestris L.*, произрастающий в южной части Северо-Двинского бассейна (южнее 62° с.ш.) и подвид сосна лапландская *P. sylvestris L. subsp. lapponica Fries*, занимающий большую часть площади водосбора Северной Двины севернее 62° с.ш. Если следовать логике ряда других исследователей (Леса..., 1999), в лесах бассейна реки Северная Двина распространена типовая форма сосны обыкновенной, хотя в разных экологических условиях она образует ряд экотипов, в большинстве имеющих ненаследственную природу.

Из более 150 разновидностей экотипов и форм сосны обыкновенной, описанных к настоящему времени, формирование части из них обусловлено действием природных экологических факторов, многие из них насле-

дуются. Так, у сосны обыкновенной в конце XIX века выявлена форма (разновидность), имеющая красные пыльники (*P. sylvestris var. erythranthera Sanio*), а в середине XX века проведен анализ, наиболее распространенной желтопыльниковой формы (*P. sylvestris f. sulfuranthera Kozubov*) и краснопыльниковой формы (Леса..., 1999). Было установлено, что участие краснопыльниковой формы в популяциях сосны возрастает при продвижении на север, достигая максимума вблизи северных и горных границ. Краснопыльниковая форма отличается повышенным содержанием антоцианов в хвое, что, вероятно, способствует лучшему прогреванию ее солнечными лучами. Это явление особенно важно для сосен, произрастающих в экстремальных условиях (Козубов, 1962). Биологические особенности этих форм и технические свойства древесины форм с разным цветом микростробилов до сих пор не изучены.

Сосна в рассматриваемом регионе полиморфна по форме кроны (Леса..., 1999; Тарханов, Щекалёв, 2004). Определенным показателем для отнесения дерева к той или иной форме по габитусу кроны может служить отношение диаметра кроны к диаметру ствола на высоте груди (1,3 м). У форм с узкой кроной (в насаждениях IV класса возраста) этот показатель колеблется в диапазоне от 12 до 15, у форм с широкой кроной - от 22 до 25 (Леса..., 1999). На наш взгляд более объективный характер будет иметь выделение данных форм на основании полученных кривых нормального распределения диаметров крон для каждого типа леса (Щекалёв, Тарханов, 2002, 2003; Щекалёв, 2004; Щекалёв и др., 2004).

На Европейском Севере иногда встречается оригинальная зонтико-видная (плакучая) форма сосны (Леса..., 1999). Такая форма отмечена на ми в северной тайге и участвует в сосновых насаждениях сфагновой группы и на верховых болотах.

На верховых болотах и в сосняках сфагновых в бассейне Северной Двины можно выделить "болотную" форму (разновидность сосны обыкновенной), представляющую ненаследственный почвенный экотип *P. sylves-*

*tris L. subsp.*sylvestris* L. var.*nana* Pallas.* Выделенный экотип представляет собой низкорослые и кустарниквидные формы (Леса..., 1999).

Наши наблюдения позволили выделить у сосны также формы с узкой и широкой кроной. Узкокронная форма характеризуется, в основном, узкой цилиндрической формой кроны, заостренной чаще всего лишь в верхушечной части. Сучья у нее сравнительно тонкие и отходят от ствола под небольшим углом или почти горизонтально. Установлено, что у сосны с широкой кроной быстрее наступает кульминация текущего прироста, однако средний прирост по высоте остается относительно низким и к возрасту спелости резко уменьшается. Экземпляры сосны с узкой кроной отличаются более поздней кульминацией текущего прироста (по высоте и диаметру ствола), однако сохраняют с возрастом довольно высокий средний прирост и формируют полнодревесные стволы (Леса..., 1999; Щекалёв, Тарханов, 2002).

В бассейне реки Северная Двина отчетливо выделяются две контрастные по цвету микростробилов формы сосны - краснопыльниковая и желтопыльниковая (рис. 1). В ряде случаев можно выделить переходные (оранжевая, розовая) по цвету пыльников формы (Тарханов, Щекалёв, 2004). Окраска микростробилов, как мы полагаем, обусловлена наследственно и устойчиво сохраняется в процессе онтогенеза, то есть не зависит от возраста дерева. Таким образом, структура северотаежных популяций сосны обыкновенной полиморфна по ряду легко контролируемых морфологических признаков.

Как показали результаты наших исследований, встречаемость деревьев с красными и желтыми пыльниками в микропопуляциях может быть различной в различных типах или группах типов леса, то есть зависит от лесорастительных условий. Отмечается большая частота краснопыльниковой формы в условиях хорошего освещения, в древостоях с малой сомкнутостью крон, рединах сфагнового типа леса, верховых болотах, а также в более сухих условиях произрастания (сосняках брусничных). Желтопыль-

никовая сосна чаще встречается в более густых насаждениях черничного типа с лучшими почвенными условиями.

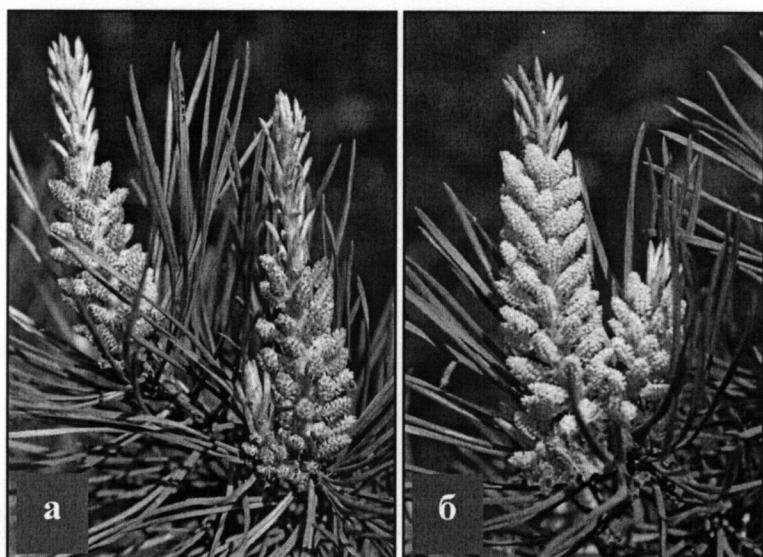


Рис. 1 Микростробилы *Pinus sylvestris L.* красного (а) и жёлтого (б) цвета.
(Фото: Владимир Канев)

Нами отмечено более раннее цветение сосны с красными пыльниками (по наблюдениям в вегетационный период 2002 г.) в молодых и средневозрастных насаждениях. По отдельным сведениям (Правдин, 1964) доля краснопыльниковой формы в насаждениях сосны достигает 5% деревьев. Однако по нашим данным, ее долевое участие в северотаежных популяциях Северо-Двинского бассейна часто сопоставимо с желтопыльниковой формой, особенно в сосновых сфагновой группы, а в редких случаях даже несколько превосходит желтопыльниковую. С улучшением условий произрастания доля участия деревьев с красными микростробилами в пологе снижается до 10–20% от общего числа деревьев, а с желтыми пыльниками – увеличивается до 80–90%.

В северной тайге, на территории бассейна реки Северная Двина участие ширококронной формы в составе древостоя незначительно, особенно в сосновых черничных и чернично-брусничных, произрастающих на дренированных почвах подзолистого типа (от 0 до 10% от общего числа ство-

лов сосны в древостое). Участие сосны с широкой кроной в условиях с избыточным увлажнением иногда достигает 50%. Ширококронная форма в насаждениях со сравнительно высокой сомкнутостью крон (0,6–0,7) придерживается, в основном, “окон”, хотя встречается и в относительно затененных условиях, с равномерной густотой верхнего полога. Узкокронная форма доминирует по численности в составе северотаежных сосняков, иногда достигая 100 %. Ее встречаемость в меньшей степени определяется естественными условиями произрастания лесных фитоценозов (почвенно-гидрологическими), однако прослеживается некоторая тенденция к снижению ее доли в условиях техногенного загрязнения воздуха. В то же время ширококронная форма чаще присутствует при сочетании избыточного увлажнения почв и интенсивного загрязнения атмосферы.

Представленность узкокронной формы сосны в подзоне средней тайги весьма значительна (Вельский район Архангельской обл., Верховажский район Вологодской обл.). Она безраздельно господствует (от 89 до 100 %) в самых различных лесотипологических условиях исследуемых районов. Ширококронная сосна в южных районах (водосбор реки Вага) присутствует довольно редко (чаще от 0 до 4 %). Лишь в отдельных насаждениях травяного и кустарничково-сфагнового типов леса ее участие достигает 11%. По сравнению с северной тайгой, частота ее встречаемости в сосняках кустарничково-сфагновых ниже (Отчет о НИР..., 2004)

Участие в северотаежных популяциях коротко- и длиннохвойной форм сосны очень незначительно (менее 10%). На отдельных опытных участках вблизи источников техногенных эмиссий доля короткохвойной сосны в насаждениях сфагновой группы достигает 23%.

Род *Picea*

Систематика рода ель (*Picea*) в европейской части северной лесной зоны довольно сложна. Л.Ф. Правдин (1975) на основании анализа большого экспериментального материала выделил макрозоны произрастания

ели обыкновенной (*Picea abies L. Kars*), ели сибирской (*P. obovata Ledeb.*) и их гибридных форм. Территория Северо-Двинского бассейна расположена в зоне гибридогенной изменчивости этих видов. Эти виды и их естественные гибриды отличаются значительным полиморфизмом. Основным признаком для определения видовой принадлежности ели автором была определена форма семенной чешуй, которая чрезвычайно изменчива и обусловлена генетически (Правдин, 1975).

Известно, что территория северо-запада Европы части неоднократно подвергались оледенению. Деятельность ледника отложила свой отпечаток на историю формирования растительности. После таяния льда последнего оледенения ель заселила освободившиеся ото льда площади, причем расселение шло по двум направлениям (Щербакова, 1975). С северо-востока продвигалась ель сибирская, а с юго-запада - ель европейская. Однако эти направления не единственные. Миграция ели могла происходить и по другим путям, из других убежищ (рефугиумов) ели, образовавшихся в ледниковый период. На северо-западе Европейской части России таким образом произошло смешение двух видов или их интродуктивная гибридизация.

В северотаежных ельниках зеленомошной группы типов леса в пределах водосбора реки Северная Двина (Холмогорский, Плесецкий, Приморский районы) представлена ель с признаками типичной ели сибирской, ели европейской и интродуктивных гибридов ели (по форме семенных чешуек ближе к ели сибирской или европейской) (Правдин, 1975, Щербакова, 1975).

Распространение гибридной ели в различных экологических условиях подчиняется определенным зависимостям от генетической структуры популяций и условий окружающей среды. Приводя предварительные данные, которые будут впоследствии уточняться по мере поступления экспериментального материала, о распространении различных форм ели на рассматриваемой территории в пост ледниковый период, можно отметить следующее. Долевое участие форм ели с выраженными признаками ели европе-

пейской (по типу шишек) в ельниках зеленомошной группы северной тайги Северо-Двинского бассейна (Архангельско-Зимнебережный район) крайне мало. Часто эта форма присутствует единично или отсутствует. Незначительно представлена ель с признаками типичной европейской лишь в популяциях Холмогорского и Плесецкого районов (5%), т.е. юго-западнее Зимнего побережья Белого моря. Ель с формой чешуи типичной сибирской из рассматриваемых популяций, больше представлена в северном направлении, в зеленомошных насаждениях Приморского района (территория Архангельской агломерации), в которых она доминирует по составу древостоя (60–80%).

В широко распространенных в северной тайге ельниках черничных влажных наиболее представлена (60–85%) ель с признаками (по форме семенных чешуй) типичной сибирской и близкие к ней гибридные формы. Ель с признаками типичной европейской встречается редко и лишь на отдельных участках. Чаще (до 30%) распространены гибридные формы с признаками ели обыкновенной. В насаждениях исследуемых административных районов (Приморский, Холмогорский, Плесецкий) не обнаружена лишь форма - *P. excelsa var. acuminata*.

Высокий полиморфизм ели характеризуется и различиями в габитусе кроны, типе ветвления, структуре и окраске коры, окраске и строении макростробилов, сроках распускания хвои и других признаках. По окраске макростробилов различают красношишечную (*f. erythrocarpa*), зеленошишечную (*f. chlorocarpa*) и переходную (*f. dichroa*) формы. Семенные чешуи у красношишечной формы имеют округлую форму, а у зеленошишечной – с вытянутыми концами. Шишки красношишечной ели более тяжелые, плотные, а у зеленошишечной – рыхлые, легкие. Имеются данные (Леса..., 1999), что у ели с красным цветом макростробилов более густое охвоение и им присуща левая спираль листорасположения, а у зеленошишечной – охвоение более редкое, с правой спиралью расположения хвои. По этим же сведениям красношишечная форма преобладает в экстремальных условиях

произрастания, причем установлено, что ель с красными макростробилами менее подвержена воздействию энтомовредителей.

Ель с гребенчатым типом ветвления кроны характеризуется горизонтальным расположением ветвей I порядка, от которых гребенчато свешиваются ветви II и последующего порядков. Разделение елей с гребенчатым ветвлением от неправильно-гребенчатой формы носит достаточно условный характер, следовательно, в ряде случаев нами выделялась только неправильно-гребенчатая форма.

Щетковидный тип ветвления отличается тем, что ветви I и II порядка расположены горизонтально, ветви короче, чем у гребенчатых елей, а ветви III и последующих порядков отходят вверх, в стороны и вниз, ближе к стволу, образуя подобие щетки. Плосковетвистая форма выделяется неправильно широко-разветвленными горизонтальными ветвями I и последующих порядков. Часто она нами не выделялась, так как присуща деревьям в молодом возрасте. Тип ветвления определяли по сучьям, растущим в средней части кроны, так как ветви вершины обычно имеют особую ювенильную форму ветвления, а в нижней части, характерен плоский тип ветвления. Выделенные типы ветвления у ели, произрастающей в северной тайге (от поселка Обозерский до города Северодвинск) встречаются в приспевающих насаждениях, спелых и перестойных ельниках. Можно также выделить переходные типы: от гребенчатого к щетковидному и от щетковидного к плоскому (неопределенноплоский).

В подзоне северной тайги (низовья реки Северная Двина) гладкокорая форма ели не имеет в нижней части ствола, исключая комлевую, четко выраженных, визуально заметных чешуй, пластин, трещин и тому подобных особенностей корки. Чешуекорая ель характеризуется наличием чешуй окружной и овальной формы, размером в среднем до 5 см, которые распространяется по стволу в среднем на высоту до 4–5 м. Пластинчатокорая ель имеет корковые пластины неправильной удлиненной формы, чаще размером до 10 см и более, и поднимающиеся до середины ствола.

Доминирующей по числу стволов формой в насаждениях зеленомошной группы по типу ветвления является ель с щетковидным типом. Довольно часто присутствует в ельниках кисличного, чернично-кисличного и черничного типов леса форма с неправильно-гребенчатым типом ветвления (15–58%). Редко (1–12%) присутствует или полностью отсутствует в некоторых насаждениях зеленомошной группы гребенчатая ель. Почти не присутствует форма с плосковетвистым типом ветвления (0–8%).

При оценке форм ели, выделенных на основании характера строения кроны, существуют две точки зрения (Волосевич, 1970; Этверк, 1974):

1. характер строения коры зависит только от возраста дерева и в некоторой степени от условий произрастания;
2. характер коры отражает особенности генотипа.

Отмечено (Этверк, 1974), что у гладкокорых форм образование чешуй на коре начинается во II - III классе возраста, у чешуекорых - в I. Наследственность характера коры не ясна, отчасти его считают наследственно обусловленным. И.Э. Этверк (1974) связывает чешуекорость ели с механическими последствиями быстрого роста деревьев. В изученных нами ельниках зеленомошной группы северотаежной подзоны бассейна реки Северная Двина, безусловно, доминирует чешуекорая форма. Ее участие в различных насаждениях достигает 92%. Участие пластинчатокорой ели колеблется в диапазоне от 1 до 25%. Гладкокорая в большинстве насаждений встречается очень редко (от 0 до 11%). Исключение составляли отдельные участки, представленные более производительными ельниками кисличными (произрастающими на более богатых почвах), где долевое участие этой формы составляло от 19 до 65%. Можно отметить некоторую тенденцию к повышению ее встречаемости при улучшении условий произрастания. Определенной зависимости частоты встречаемости деревьев с этим морфологическим признаком от географического положения не отмечается. В ельниках черничных влажных гладкокорая и пластинчатокорая формы также как и в зеленомошной группе, представлены редко. Их доля в

устьевой области Северной Двины не превышает 16%. Господствующее положение по частоте встречаемости занимает чешуекорая ель (до 97%). По типу ветвления кроны в ельниках черничных влажных устьевой области реки Северная Двина господствует щетковидная форма (71–92%). Гораздо реже встречается ель с неправильно-гребенчатым типом ветвления. Очень редко в ельниках черничных влажных присутствуют гребенчатая и плосковетвистая формы (до 6%).

Таким образом, на основании анализа частоты встречаемости, можно предположить, что в северотаёжных хвойных насаждениях узкокронная форма сосны и чешуекорая ель с щетковидным типом ветвления проявляют более высокую экологическую пластичность.

Имеются сведения, что ель красношищечная чаще произрастает в более неблагоприятных экологических условиях (Молотков, 1982). Согласно нашим данным, в ельниках черничных северной тайги, доминирует по представленности ель с красным (красновато-коричневый, красновато-сиреневый, красновато-розовый и другие цветовые вариации) цветом макростробилов (Тарханов, Щекалев, 2004). Причем межгрупповые различия (между отдельными участками) составляют лишь от 0,1 до 5,8% и являются несущественными. Зеленошищечная форма встречается в черничных ассоциациях достаточно редко (менее 8%). В более производительных типах леса травяной группы ее участие достигает 3 %.

В верховьях реки Вага (средняя тайга) господствует щетковидная форма ели. Доля других выделенных по типу ветвления форм в ельниках зеленомошниках крайне низка (менее 5%). По характеру строения коры в данных ассоциациях, можно довольно четко выделить лишь две формы: чешуекорую и гладкокорую. В отличие от северотаежных районов, где присутствует ель с пластинчатым типом строения коры (Тарханов, Щекалев, 2004; Отчет о НИР... 2004), в более южных районах (Вельский, Верховажский) Северо-Двинского бассейна эта форма фактически отсутствует. Долевое участие гладкокорой формы в хвойных насаждениях зелено-

мощной группы типов леса незначительно для обследованных участков (до 17%). Редко присутствует ель с неправильно-гребенчатым и почти отсутствует форма с гребенчатым типом ветвления.

СЕЛЕКЦИОННАЯ ИНВЕНТАРИЗАЦИЯ НАСАЖДЕНИЙ И ПОРОКИ ДРЕВЕСИНЫ

В России при проведении селекционных работ принята "плюсовая" селекция, в основе которой - "плюсовое", т.е. лучшее по определенным показателям дерево на данном участке или выделе.

Плюсовые деревья (далее по тексту - ПД) при общей селекции подразделяются следующим образом:

1. высококачественные - качество ствола (наличие и количество пороков) и древесины (плотность и другие физико-механические показатели) поставлены на первое место;
2. высокопродуктивные - по массе;
3. комбинированные - сочетающие быстроту роста, объем и качество ствола.

Как правило, ведется отбор комбинированных плюсовых деревьев по фенотипу, т. е. без определения физико-механических характеристик древесины. Основные требования к таким деревьям - быстрота роста, достаточно высокая продуктивность по массе древесины и высокое качество древесины (ствола).

Селекция проводится для специальных целей в следующих направлениях: особые технические свойства древесины, выход определенных сортиментов, декоративность древесины, урожайность и качество плодов, содержание танинов в коре, засухоустойчивость, морозоустойчивость, соловыносливость, устойчивость к неблагоприятным природным и антропогенным факторам, декоративность кроны, архитектоника кроны и др.

В данной статье рассматривается отбор плюсовых деревьев и насаждений основных хвойных пород.

Селекционная инвентаризация (СИ)

Отбор плюсовых деревьев и насаждений в лесхозах нашей страны начал в 1963 году. Все насаждения при СИ должны были подразделяться на три категории:

1. плюсовые (ПН);
2. нормальные;
3. минусовые.

В "Наставления по лесосеменному делу..." (1963) дано определение ПН: "... это лучшие высокопродуктивные древостои высших классов бонитета, имеющие максимальное для данных лесорастительных условий количество плюсовых и нормальных деревьев.". Указывалось, что ПН встречаются относительно редко и небольшими площадями, поэтому необходимо выделять и сохранять их при любой величине участка. Единая форма паспорта ПН разработана не была.

Приводились следующие требования к ПН:

1. при полноте 0,6–0,5 плюсовых и лучших нормальных деревьев должно быть не менее 1/3 от общего количества, минусовых - в единичном количестве;
2. при полноте 0,8–0,7 соответственно - 1/4 и до 1/5 - минусовых;
3. при полноте 1,0–0,9 соответственно - 1/5 и до 1/3 -минусовых.

Но уже с 1965 года в документации, на основании которой проводился отбор ПН в лесхозах, процентное распределение плюсовых, нормальных и минусовых деревьев не упоминается, приводится только определение: "участие плюсовых и лучших по продуктивности должно быть максимальным при данных условиях развития".

И действительно, крайне сложно разработать единые для страны требования к ПН. В последующие годы определение ПН только сокращалось.

В действующих в настоящее время “Указания по лесному семеноводству в РФ” (2000) дается лаконичное определение: “... это самые продуктивные, высококачественные и устойчивые для данных лесорастительных условий насаждения”. Правила отбора ПН не приводятся.

Более подробно критерии отбора ПН разработаны только во внутриведомственной документации Всесоюзного проектно-изыскательского института “Союзгипролесхоз” (в настоящее время “Росгипролес”). Был обобщен научный и производственный опыт проведения СИ в стране и изданы “Указания по разработке проектов организации производственно-показательных лесосеменных хозяйств” (1974) и “Указания по разработке проектов организации объектов постоянной лесосеменной базы на селекционной основе” (1986), в которых, в частности, впервые приведены:

1. правила проведения глазомерной селекционной инвентаризации насаждений;
2. селекционно-морфологические показатели ПД сосны, ели, лиственницы, сосны кедровой сибирской и дуба;
3. процент деревьев различных селекционных категорий в плюсовых, нормальных и минусовых насаждениях (средневозрастные, приспевающие и спелые при различной полноте);
4. средняя протяженность бессучковой зоны стволов в зависимости от породы и возраста;
5. правила закладки пробных площадей для селекционной характеристики насаждений, отбора, описания и натурного оформления ПД и ПН.

Отбор лучших насаждений первоначально вменялся ВО “Леспроект” при проведении лесоустройства. При этом, в Карелии, например, лесоустроители указывали в таксационных описаниях так называемые “элитные насаждения”. Как правило, это высокопроизводительные насаждения с хорошей очищаемостью стволов от сучьев в спелом или перестойном возрасте.

Кроме "Леспроекта" отбором плюсовых деревьев и насаждений занимались научные учреждения, Зональные лесосеменные станции, а с организацией лесных селекционно-семеноводческих производственных станций - работающие на них специалисты.

В регионах научными учреждениями были разработаны местные рекомендации по проведению СИ. Наличие множества временных региональных рекомендаций и отсутствие правил отбора ПН в утвержденных руководящих документах привели к субъективному подходу при отборе ПН. Например, в Карелии в 80-е годы в Чупинском лесхозе (одном из самых северных лесхозов республики) было отобрано в качестве плюсового рядовое насаждение площадью 50 га. Лесхоз просто стремился "выполнить и перевыполнить" очередной плановый показатель. И этот пример далеко не единственный. Подобные "плюсовые" насаждения числятся среди аттестованных до сих пор, т. к. известно, что ПН легче отобрать, чем списать, особенно по причине несоответствие требованиям отбора.

Цель отбора плюсовых насаждений - сохранение лучших групп генотипов, что актуально и в настоящее время (самые производительные насаждения лесозаготовители стремятся вырубить в первую очередь). Значит отбор ПН, в отличие от отбора ПД, необходимо проводить постоянно.

Но до сих пор обходятся стороной, например, такие вопросы:

1. что проводить в первую очередь - отбор ПД, и только затем определять селекционную категорию насаждения, или, наоборот, в первую очередь определять селекционную категорию насаждения? Соответственно, в руководящей литературе присутствует противоречие: с одной стороны, сплошной перечет при СИ (и подразделение всех деревьев на плюсовые, нормальные и минусовые) должен проводиться только в ПН, с другой, без предварительного сплошного перечета, подразделения деревьев на категории и определения их процентного соотношения нельзя определить и категорию самого насаждения;

2. возраст ПН основных лесообразующих пород при селекции на быстроту роста (видимо, кроме исключительных случаев, он должен быть приспевающим);
3. процентное соотношение плюсовых, нормальных и минусовых деревьев по породам;
4. средняя очищаемость стволов от сучьев (и другие пороки);
5. размер куртин вокруг ПН не только ели, но и сосны (высокие ПД часто падают при проведении рубок главного пользования вокруг ПН) и др.

Отбор ПН в нашей стране ведется по-прежнему на основании документации, позволяющей проводить аттестацию в соответствии с собственным представлением исполнителей о “лучшем насаждении”. Именно поэтому в каждом регионе накоплен свой, как положительный, так и отрицательный опыт проведения СИ.

В Карелии на 01 января 2006 года аттестовано 2 тысячи плюсовых деревьев (табл. 1, рис. 1-3).

В следующих разделах приводятся некоторые рекомендации по проведению селекционной инвентаризации на основании сорокалетнего опыта ее проведения.

Требования к плюсовым насаждениям

При проведении СИ первоначально определяют направление селекции, целесообразное в данном регионе и видовой состав пород. Как правило, в таежной зоне это селекция на быстроту роста и качество древесины и основные хвойные, реже лиственные лесообразующие породы региона.

Перед проведением СИ, предварительно делают выборку насаждений по материалам лесоустройства и по данным работников лесхозов.

Затем проводят натурное обследование выделов (при большой площа-ди выдела - по маршрутным ходам). При этом делают визуальную оценку насаждения. В практике нередко случается несоответствие возраста, бонитета, полноты, типа леса и породного состава обследуемого насаждения

таксационным описаниям. Иногда насаждение пройдено интенсивными рубками ухода или не подходит по санитарному состоянию (после пожара, лесопатологические причины). Чаще всего несоответствие таксационным данным связано с большой площадью выдела и соответственно с усреднением показателей.

Таблица 1

Количество аттестованных плюсовых деревьев

Порода	Количество
Плюсовых деревьев	2,0 тыс. шт.
в том числе:	
сосна	1,4 тыс. шт.
ель	0,5 тыс. шт.
Лиственница, пихта, карельская берёза, сосна скрученная	0,1 тыс. шт.
Плюсовых насаждений	0,56 тыс. га.

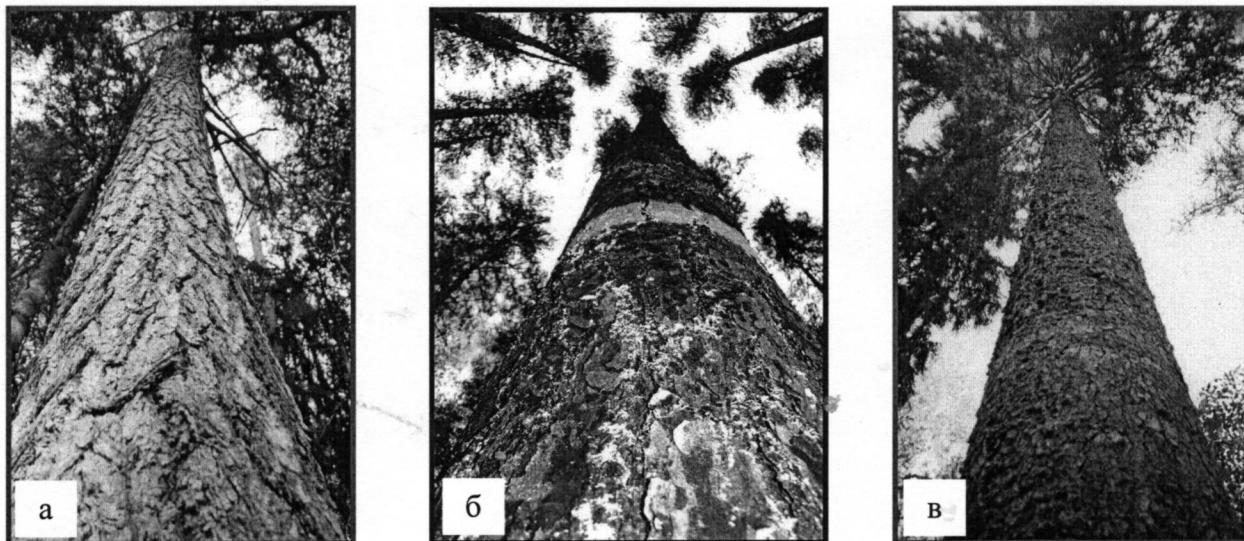


Рис. 1 Плюсовые деревья (Фото Н.В. Лаур)

- а. плюсовое дерево - сосна обыкновенная (Карелия, Петрозаводский лесхоз);
- б. кандидат в плюсовое дерево - лиственница Сукачева (Карелия, Пудожский лесхоз);
- в. плюсовое дерево - ель европейская (Карелия, Пудожский лесхоз).

Требования к ПН должны быть очень высокими, подобрать их сложно, поэтому площадь таких насаждений не ограничена, т.е. может быть меньше 1 га. На Севере она редко бывает больше 3–5 га. Обычно в выделе под ПН выделяют только лучший участок.

Обязательно соблюдаются следующие условия: у большинства деревьев должна быть хорошая очищаемость ствола и нетолстые сучья (для данной породы). ПН можно выделять в средневозрастных, приспевающих, спелых и в некоторых случаях даже перестойных насаждениях, но при селекции на быстроту роста и качество ствола это должны быть приспевающие насаждения.

Оптимальным вариантом явилась бы 100% селекционная инвентаризация высокопродуктивных приспевающих насаждений основных лесообразующих пород, хотя бы глазомерная, или, по крайней мере, первоочередная постоянная инвентаризация наиболее доступных насаждений. При такой предварительной инвентаризации у лучших насаждений уточняется возраст (с обязательным промером буравом модельных деревьев) и таксационные показатели. Хорошая очищаемость стволов от сучьев, высоко поднятая крона и тонкие сучки у приспевающих насаждений встречаются не часто, поэтому список будущих кандидатов в ПН крайне невелик.

Насаждение относят к одной из трех категорий: кандидат в плюсовое, нормальное или минусовое. В насаждениях, отнесенных к кандидатам в плюсовые, следует проводить сплошной перечет деревьев или закладывать пробные площади, и уточняют таксационные данные. Но в практике нередко обходятся только промером модельных деревьев.

Если насаждение не расстроено рубками, имеет хорошее санитарное состояние и невысокий процент минусовых деревьев, оно может быть отнесено к категории плюсовых.

Производственники нередко к плюсовым относят высокопроизводительные насаждения, в которых на 1 га можно подобрать 5–10 плюсовых деревьев и 20–30 деревьев, близких к плюсовым (т.е. выбракованных по

какому-либо показателю кандидатов в плюсовые деревья). Поэтому часто сначала проводят отбор плюсовых деревьев, а затем уточняют селекционную категорию насаждения.

Отбор плюсовых деревьев

При проведении селекционной инвентаризации в выделе или на пробной площади первоначально у модельных деревьев для определения средних показателей измеряют:

1. возраст при помощи возрастного бурава;
2. диаметр дерева на высоте груди ($D_{1,3}$) с точностью до 1 см;
3. высоту дерева; протяженность бессучковой зоны, зоны мертвых сучьев и кроны с помощью высотомера с точностью до 0,5м (при высоте больше 25 м - с точностью до 1м);
4. толщину сучьев.

По данным модельных деревьев вычисляют среднюю высоту и др. показатели.

Затем предварительно определяют селекционную категорию насаждения и у кандидата в ПН проводят сплошной перечет деревьев (если отбор ведут специалисты, имеющие большой опыт проведения СИ, сплошной перечет проводят редко, ограничиваются глазомерной оценкой и данными модельных деревьев).

Определяют селекционную категорию каждого дерева. Деревья первоначально подразделяются на три категории - минусовые, нормальные и кандидаты в плюсовые.

Ведется перечетная ведомость, в которую заносится: порядковый номер дерева, $D_{1,3}$, высота (ниже средней, средняя, выше средней) и наличие пороков.

В натуре каждое дерево подписывают цифрой по порядку (краской, мелом), или на коре делаются отметки:

1. минусовое дерево “-“;

2. нормальное “+”;
3. кандидат в плюсовые “++” (либо, если в нумерации деревьев нет необходимости, на коре нормальных и минусовых деревьев делается затеска или пометка мелом, и только кандидаты в плюсовые - подрумяниваются и нумеруются).

По результатам перечета определяют средний $D_{1,3}$. В результате данных перечета лучшие деревья ($20\text{--}30 \text{ шт}^*\text{га}^{-1}$), отвечающие требованиям, предъявляемым к плюсовым деревьям, относят к категории кандидатов в ПД.

У каждого из них определяют: возраст, диаметр, высоту, протяженность бессучковой зоны, зоны мертвых сучьев, кроны (с помощью инструментов); застасаемость мертвых сучков, толщину живых сучков, полнодревесность, протяженность грубой корки и тип трещиноватости, преимущественный тип сексуализации (у двудомных - тип), форму, густоту и средний диаметр кроны, морфологическую и фенологическую формы (глазомерно).

У кандидатов в ПД сучки должны быть тонкими, протяженность бессучковой зоны большая, застасаемость мертвых сучьев хорошая, прирост - хороший.

Из 20–30 кандидатов после дополнительной выбраковки отбирают самые выдающиеся - плюсовые деревья (не более $10 \text{ шт}^*\text{га}^{-1}$). Преимущество при этом отдается деревьям с максимальной высотой, высокоподнятой кроной и тонкими сучками.

При отборе, аттестации, оформлении и инвентаризации плюсовых деревьев возникают вопросы, требующие решения или уточнения, например:

1. остается открытым вопрос - сколько плюсовых деревьев следует отбирать на 1 га - одно (лучшее по показателям отбора) или несколько (практически равноценных по показателям отбора, но, вероятно, находящихся в родственных связях). При заготовке черенков с плюсовых деревьев второе предпочтительнее. Но, с другой стороны, используя в

схемах смешения клонов лесосеменных плантаций близкородственные деревья, мы способствуем инцукту;

2. при селекции на быстроту роста, видимо, отбор плюсовых деревьев следует проводить в приспевающих насаждениях. Так как (с 1963) во всех руководящих документах неизменно указывается: "отбор ПД и ПН в приспевающих, спелых и средневозрастных насаждениях", отбор ПД проводился во всех группах возраста. В результате часть деревьев, отобранных слишком рано, в средневозрастных насаждениях, уже к приспевающему возрасту перестали быть "лучшими". Вести отбор в спелых насаждениях на быстроту роста, видимо, несколько поздно, кроме того, возраст рубки при дефиците леса может быть снижен. Необходимо также учитывать, что приживаемость прививок при использовании спелых материнских деревьев ниже, чем у приспевающих как в селекционном отделении теплиц, так и на клоновой плантации;
3. при отборе плюсовых деревьев необходимо измерять возраст каждого дерева возрастным буравом. Глазомерная оценка возраста обесценивает результат работ, особенно при селекции на быстроту роста. В качестве приспевающих при глазомерной оценке нередко аттестуют перестойные деревья с хорошей очищаемостью стволов от сучьев. Также не следует пользоваться усредненными данными лесоустройства;
4. при отборе ПД ели в зимний период невозможно судить о ее фенологической форме (рано-, позднораспускающаяся);
5. при отборе ПД сосны необходимо указывать преимущественный тип сексуализации (на молодых лесосеменных плантациях не хватает мужской пыльцы);
6. заготовку черенков с плюсовых деревьев сосны нельзя проводить чаще, чем через 5 лет (причем регламентировать ее), в некоторых случаях - даже через 10 лет, так как маленькая корона при этих работах повреждается, дерево после неоднократной заготовки черенков угнетено;

7. при заготовке черенков с ПД необходимо вести сбор шишек для определения их стандартности, раскрываемости и качества семян;
8. при проведении прививочных работ в селекционном отделении следует вести учет приживаемости клонов для выявления плохо клонирующихся плюсовых деревьев;
9. плюсовым деревьям присваивают реестровый номер и номер по предприятию. При проведении лесоустройства границы части лесхозов со временем меняются. Видимо, достаточно присваивать плюсовому дереву только реестровый номер;
10. необходимо проводить повторные промеры ПД (ПН) при каждой инвентаризации лесосеменных объектов (раз в 10 лет) для наблюдения за ними. Деревья, отобранные в качестве плюсовых в средневозрастных или приспевающих насаждениях, могут перейти в селекционную категорию нормальных в спелом возрасте. Следует также учитывать периодичность и интенсивность заготовки черенков.

Селекционная инвентаризация деревьев

Селекционную инвентаризацию деревьев проводят в первую очередь в плюсовых насаждениях (в нормальных - реже). Из совокупности деревьев по показателям роста и фенотипическим признакам выделяют плюсовые, нормальные и минусовые.

При отборе комплексных плюсовых деревьев по фенотипу (на быстроту роста и качество древесины) в первую очередь учитывают объем и качество ствола. Соответственно главными показателями отбора ПД являются высота, диаметр, полнодревесность дерева и его пороки, в том числе их количество и выраженность.

Следует оговорить, что "качество древесины" (физико-механические характеристики), "сортность" круглого леса и "качество ствола растущего дерева при отборе по фенотипу" совсем не синонимы. С одной стороны между ними имеется корреляционная связь, например, сорт пиломатериа-

лов напрямую связан с приростом (т.е. и количеством сучков на единицу длины), толщиной и зарастаемостью сучков, пасынком, и другими пороками, которые можно определить у растущего дерева глазомерно. В то же время, некоторые пороки древесины у растущего дерева определить невозможно.

Что касается физико-механических характеристик древесины (плотность, упругость, вязкость и пр.), то их определяют при испытании образцов древесины согласно ГОСТ 16483. У каждого дерева с помощью бурава определяют возраст. При необходимости по полученному керну можно вычислить годовой прирост (средний, максимальный, минимальный), долю ранней и поздней древесины, иногда можно обнаружить пневматическую гниль. Но даже серия высверленных кернов даст лишь примерное представление о некоторых физико-механических свойствах древесины растущего дерева. Самому же дереву будут нанесены повреждения.

Следует отметить, что селекция на быстроту роста и главный показатель качества древесины - ее плотность, у хвойных пород друг другу противоположны.

Сочетание отбора плюсовых деревьев по быстроте роста (с рыхлой древесиной) и качеству древесины (с плотной древесиной) невозможно. У быстрорастущего дерева годовой прирост больше, чем у медленнорастущего, ранняя древесина более рыхлая, процент поздней древесины может оказаться меньше. Поэтому, комбинированная селекция на быстроту роста и качество древесины подразумевает под качеством лишь те показатели отбора растущего дерева, которые можно определить в полевых условиях.

Тем не менее, при отборе плюсовых деревьев по фенотипу, следует уделять большое внимание наличию пороков ствола и кроны, так как часть пороков дерева может наследоваться.

Глазомерно определяют следующие пороки ствола:

1. двухствольность (многоствольность); сбежистость (сильная, средняя, слабая), пасынок;

2. сухобочина, прорость, нарости, овальность, ребристость, свилеватость;
3. кривизна простая и сложная (сильная, средняя, слабая);
4. крень (сильная, средняя, слабая);
5. простая и сложная закомелистость (сильная, средняя, слабая);
6. открытые морозные или громобойные трещины, закрытые морозные трещины (по гребням);
7. повреждения фито- и энтомовредителями, птицами (дупло, рак, ходы насекомых,);
8. гниль (наличие плодовых тел, гнилая сердцевина);
9. механические повреждения: обдир коры, повреждение древесины, ино-родные включения;
10. сучковатость. Определяют: толщину сучков (толстые, средние, тонкие для данного выдела; диаметр самого толстого сучка). Зарастане сучьев в бессучковой зоне определяется по наличию "припухлостей" (хорошее, среднее, плохое).

Глазомерно определяют следующие пороки кроны: многовершинность, облом вершины, флаг кроны, усыхающая или редкая (у сосны - за исключением деревьев с преимущественно мужским типом сексуализации) крона.

У растущего дерева невозможно определить наличие внутренних пороков древесины.

При проведении СИ и отборе ПД учитываются в первую очередь те пороки, которые могут передаваться по наследству, например, механические повреждения к ним не относятся.

К минусовым относятся деревья: низкокачественные, с различными пороками и дефектами дерева первого яруса, а также деревья, отставшие в росте и имеющие высоту и диаметр в одновозрастном насаждении менее 80% от среднего. Пороки, при наличии которых дерева любого яруса относятся к минусовым: наличие болезней и вредителей, сильная суковатость, двухствольность, пасынок, сильные свилеватость и ребристость,

многовершинность, прорость; сильные: овальность ствола, закомелистость, сбежистость, крень и т.д. Причем, к минусовым относятся даже деревья I яруса, имеющие хотя бы один сильно выраженный порок. Особо следует выделить сильную суковатость.

Нормальные - деревья со средними показателями и обычными, средне выраженнымми пороками или комплексом слабо выраженных пороков. Как правило, это кривизна ствола, средняя очищаемость ствола от сучьев, крень, овальность ствола, флаг кроны.

Плюсовые деревья - это деревья первого яруса, отвечающие определенным требованиям по массе ствола (превышение по $D_{1,3}$ на 30% и более и по высоте на 10% и более над средними показателями выдела) и имеющие практически идеальный ствол. Допускаются: легкая кривизна в области кроны, слабые сбежистость и крень, небольшой флаг кроны. Особые требования предъявляются к высокой очищаемости ствола от сучьев. Как правило, среди деревьев с маленькой кроной, с отличной очищаемостью стволов от сучьев, хорошей зарастаемостью опавших сучков и тонкими сучками редко встречается 30%-е превышение по диаметру. У самых высоких и толстых деревьев обычно хорошо развитая крона и посредственная или плохая очищаемость ствола от сучьев. Поэтому главная сложность отбора ПД - не подбор самых высоких и толстых деревьев для данного выдела, а подбор деревьев в первую очередь с "идеальным" стволов.

В свое время, при плановом отборе кандидатов в ПД работники лесхозов и лесничеств в качестве таковых часто отбирали деревья "волки" - самые мощные, но и самые суковатые. В действительности такие деревья следует относить к минусовым.

Глазомерное определение пороков ствола и кроны требуют специальных навыков. Такие пороки, как двухствольность, сухобочину, открытую прорость, нарост, трещины, наличие плодовых тел, рак, червоточину (если видны ходы насекомых) определить легко. Чаще всего не представляет затруднений определение пасынка, крени, свилеватости, овальности ствола.

Но при определении, например, сложной кривизны (обычно хорошо заметна простая или двойная кривизна ствола) "винт" чаще можно определить только обойдя ствол "вплотную". Нередко наличие многовершинности если можно обнаружить только при подъеме в крону во время заготовки черенков с ПД. Часть пороков можно определить только предположительно.

Выводы

1. Для отбора плюсовых деревьев и насаждений необходимо разработать региональные методики по оценке пороков растущих деревьев;
2. В настоящее время нет четких региональных правил проведения селекционной инвентаризации, особенно - отбора плюсовых насаждений. В результате подход к отбору лучших деревьев и насаждений субъективен;
3. При проведении единой селекционной инвентаризации (обычно один раз в 10 лет) необходимо выполнять повторные промеры высоты и диаметра плюсовых (и окружающих модельных деревьев) для определения изменений, произошедших за инвентаризационный период. Особенно нуждаются в подтверждении "плюсовости" дерева, отобранные в среднем классе возраста;
4. При проведении рубок главного пользования необходимо оставлять защитную куртину не только вокруг плюсовых деревьев, но и вокруг плюсовых насаждений;
5. При отборе комплексных плюсовых деревьев по фенотипу на массу и качество древесины, под последней подразумевается только качество ствола и кроны;
6. Для определения качества собственно древесины, необходимы дополнительные исследования, например по кернам.

Учитывая, что при лесопользовании в первую очередь стремятся вырубить самые производительные насаждения, с каждым оборотом рубки происходит обеднение генофонда лесных древесных пород. Отбор, сохра-

нение и размножение лучших (плюсовых) деревьев и насаждений является условием сохранения лучшего генофонда лесов страны.

ЭВОЛЮЦИЯ ТРЕБОВАНИЙ К ОТБОРУ ПЛЮСОВЫХ ДЕРЕВЬЕВ И НАСАЖДЕНИЙ В РОССИИ

Начало проведения селекционных работ в России

В России заготовка лесных семян относительно организованно начала производиться с 1845 года. В 1869 году было утверждено положение о сборе семян, в 1886 году установлены проценты всхожести семян некоторых пород. В нескольких лесных хозяйствах с 1850 года проводились фенологические наблюдения (дуб, бук), определялась урожайность сосны (Огиевский, 1898; Соболев, 1908). В 1877 году А.Ф. Баталиным была устроена научно-исследовательская семенная Контрольная станция, в 1910 году в Санкт-Петербурге - семенная станция для обслуживания лесного хозяйства. Видимо, одно из первых упоминаний о необходимости ведения лесосеменного дела в послереволюционный период прозвучало в 1921 году на Всероссийской лесной конференции. В докладах лесоводов сказано о необходимости возобновления работ по облесению вырубок и сбору семян древесных и кустарниковых пород, правильной организации лесосеменного дела, проведения фенологических наблюдений (Каппер, Борткевич, 1922).

В 1925 году Н.П. Кобранов написал о трех крупных этапах в селекционной работе: массовом отборе, индивидуальном отборе и создании новых форм древесных растений (Правдин, 1963). Среди специальной литературы по лесосеменному делу тех лет следует отметить "Лесное семеноведение" и "Лесные культуры, часть 1: Лесное семенное дело" и "Лесное семеноводство" А.П. Тольского и "Лесосеменное дело" В. Г. Капера.

Большой вклад в развитие и внедрение в практику методов селекции лесных древесных пород внесли А.С. Яблоков, А.В. Альбенский, М.М. Весенин, Л.Ф. Правдин, Е.П. Проказин, А. И. Ирошников и другие.

В 1938 году Главлесоохраной при СНК СССР издано "Наставление по сбору, обработке, хранению и транспортировке семян древесных и кустарниковых пород". В 1947 году Центральной контрольной станцией лесных семян Минлесхоза СССР выпущено пособие "Лесосеменное дело" (Войт, Словцов, 1947). В пособии сформулированы основные задачи лесосеменного дела, главной из которых является полное обеспечение лесокультурных работ высококачественным лесосеменным материалом в первую очередь местного происхождения. Сбор семян должен проводиться по типам леса только в здоровых, средневозрастных, приспевающих и спелых насаждениях I и II бонитетов. В насаждениях III-V бонитетов, а также в молодняках и старых насаждениях сбор семян, как правило, не допускается. При отсутствии высокобонитетных насаждений допускается сбор семян в насаждениях III-IV бонитетов, но только с наиболее сильных и лучших по росту и форме ствола деревьев. Семенные деревья должны быть здоровыми, прямыми, малосбежистыми, без косослоя, с умеренной сучковатостью и не иметь двойчатости или многовершинной кроны. Деревья уродливые, отмирающие и больные дают иногда обильный урожай, однако сбор семян с них вести нельзя, так как они могут передать по наследству плохие качества и болезни. Сбор шишек сосны, ели, лиственницы, желудей дуба и плодов бересклета следует проводить на специально отобранных для этого участках, называемых семенными. При выборе и отметке семенных деревьев надо предварительно выборочно освидетельствовать качество их семян или плодов взрезыванием или раздавливанием мелких семян. Отборку семенных деревьев должны вести специалисты - лесничие и техники лесхозов. На семена составляется паспорт и выдается сертификат качества. Семенной участок вносится в таксационное описание.

Лесная селекция за рубежом

В 1934 году в Дании впервые предложено создание лесосеменных садов (плантаций) с высадкой в них привитых саженцев лесных древесных пород.

В Швеции с 1940 года начаты работы по селекционной инвентаризации лесов, отбору лучших - “плюсовых” деревьев, закладка лесосеменных плантаций, испытание потомства плюсовых деревьев с целью отбора элитных деревьев-маточников. Именно в Швеции предложено классифицировать лесные насаждения на три группы, основным признаком которых являлась ценность их для заготовки семян: плюсовые, нормальные и минусовые. Здесь же впервые дано понятие “плюсового” и “элитного” дерева.

В Финляндии селекционная инвентаризация лесов начата в 1947 году. И уже на 01 января 1960 года было отобрано 2212 плюсовых деревьев (сосны - 832, ели - 432, лиственницы - 238, березы - 234, ольхи - 43, тополя - 140, других хвойных пород - 212, лиственных пород - 81 дерево). А на 01 января 1961 года отобрано 2653 “плюсовых” дерева. К 1963 году их количество составляло уже 2931 штук, а “плюсовых” насаждений - 2600 га. Активно ведутся работы по гибридизации и сортоиспытанию (в 2000 году по данным АО “Форелия” - 13, 5 тыс. штук “плюсовых” и “элитных” деревьев).

Аналогичные работы практически одновременно проводились в Англии, Германии и других странах.

Селекция в России

В нашей стране за основу при проведении селекционных работ принята разработанная в Швеции “плюсовая селекция”. В 1963 году вступили в действие утвержденные высшим лесохозяйственным органом страны и обязательные для всех лесохозяйственных предприятий “Наставление по лесосеменному делу”, в 1965 году “Основные положения по лесному семеноводству в лесах СССР”, на основании которых в России начата селек-

ционная оценка лесов и другие работы. В дальнейшем нами приводятся правила отбора лесосеменных объектов и категории семян (согласно руководящим документам по лесной селекции) начиная с 1963 года и внесение изменений или дополнений в них.

Документы по лесному семеноводству

1. Наставления по лесосеменному делу, М., 1963.
2. Основные положения по лесному семеноводству в СССР. М., 1965.
3. Указания о порядке отбора и учета плюсовых деревьев и насаждений ПЛСУ и плантаций в лесном хозяйстве. М., 1972.
4. Основные положения по лесному семеноводству в СССР. М., 1976. (отменяют "Основные положения..." 1965 года и региональные правила).
5. Основные положения по лесному семеноводству. М., 1991.
6. Основные положения по лесному семеноводству в лесах Российской Федерации. М., 1994.
7. Наставления по лесосеменному делу в РФ. М., 1994.
8. Указания по лесному семеноводству в РФ. М., 2000.

Постоянная лесосеменная база (ПЛСБ)

В "Основных положениях по лесному семеноводству в СССР" 1965 года дается определение семенной базы в лесном хозяйстве. Это отобранные высокопроизводительные для соответствующих условий среды естественные насаждения и лесные культуры, а также специально сформированные искусственно созданные лесосеменные участки и плантации, предназначенные для заготовки семян с ценными наследственными свойствами в целях разведения леса. Организация лесосеменной базы включает: селекционную оценку насаждений и деревьев, использование лесосек для заготовки семян, закладку временных лесосеменных участков (ВЛСУ), создание постоянных лесосеменных участков (ПЛСУ) и плантаций (ЛСП).

В 1972 году внесен ряд дополнений и изменений. ПЛСБ представляют собой плюсовые насаждения (ПН), лесосеменные участки, плантации и плюсовые деревья (ПД). Устанавливается единая паспортизация и система учета объектов ПЛСБ.

В 1976 году семенная база включает в себя: ПД, ПН, ПЛСУ, ВЛСУ коллекционные участки от плюсовых деревьев, испытательные культуры, лесосеки высокопроизводительных насаждений.

С 1991 года ПЛСБ составляют ЛСП, ПЛСУ и ПН (семенные заказники). К селекционным объектам относятся: плюсовые (элитные) деревья, маточные плантации, архивы клонов, испытательные культуры плюсовых деревьев, географические и популяционно-экологические культуры.

С 1994 года объекты ПЛСБ, а также другие генетико-селекционные объекты (генетические резерваты, плюсовые и элитные деревья, маточные плантации, архивы клонов, испытательные культуры, географические и популяционно-экологические культуры) составляют единый генетико-селекционный комплекс (ЕГСК).

Категории семян

В "Основных положениях по лесному семеноводству в СССР" 1965 года сказано, что лесоводственная ценность семян лесных пород определяется их происхождением, наследственными свойствами и посевными качествами. Семена каждой древесной породы подразделяются на отборные (или сортовые), улучшенные и нормальные.

1. Отборными (сортовыми) считают семена, полученные на лесосеменных плантациях вегетативного и семенного происхождения, то есть от перекрестного опыления между клонами или семьями плюсовых деревьев.
2. Улучшенные семена - это семена, собранные с лучших маточных деревьев и насаждений, полученные от бесконтрольного опыления. К этой группе относятся семена, собранные с отдельных плюсовых и лучших нормальных деревьев, отобранных в семенных заказниках, на ПЛСУ и

ВЛСУ и в других древостоях. Так же сюда относят: семена собранные в ПН, из которых удалены плодоносящие минусовые деревья; семена с пройденных уходом семенных участков, которые отведены в лучших нормальных насаждениях.

3. Нормальные семена - это семена, заготавливаемые в нормальных (средних) хозяйствственно-ценных насаждениях: на ПЛСУ и ВЛСУ, отведенных в нормальных насаждениях, а также на лесосеках при рубке нормальных (высокопродуктивных) насаждений вне семенных участков.

Семена, собранные в минусовых насаждениях и с минусовых деревьев, а также семена неизвестного происхождения признаются бессортными и использование их для создания леса запрещается.

В 1976 году внесены изменения в определения категорий семян:

1. сортовые (отборные) - полученные на плантациях от контролируемого опыления между вегетативным потомством плюсовых деревьев или от искусственного скрещивания самих плюсовых деревьев;
2. улучшенные - собранные с плюсовых и лучших нормальных деревьев; с ПН, из которых удалены минусовые деревья; на ПЛСУ, заложенных в лучших нормальных насаждениях; на плантациях, заложенных сеянцами и саженцами, выращенными из сортовых (отборных) семян, а также семена (экзоты, дуб, бук и другие породы) от плюсовых и элитных деревьев;
3. нормальные - перечень объектов не изменился (но вместо "при рубке высокопродуктивных насаждений" указано: "при рубке нормальных древостоев").

Также указаны две дополнительные категории семян - "гибридные" (обеспечивающие гетерозисный эффект) и "элитные" (от перекрестного опыления вегетативных потомств элитных деревьев на плантациях или самих элитных деревьев).

С 1991 года категории семян следующие:

1. сортовые - полученные на лесосеменных объектах (ЛСП, ПЛСУ, популяциях), прошедших испытание по потомству;
2. улучшенные - полученные на лесосеменных объектах на основе отбора по фенотипу и не прошедшие испытание по потомству (ЛСП-І; ПН, в которых удалены минусовые деревья; ПЛСУ, сформированные в культурах, созданных из семян ПН и ЛСП);
3. нормальные - заготовленные на ПЛСУ, ВЛСУ, а также с нормальных деревьев в нормальных насаждениях.

С 1994 года определения категорий семян следующие:

1. сортовые - получаемые на объектах, прошедших генетическую оценку по потомству, в том числе: на ЛСП-ІІ, созданных вегетативным потомством элитных деревьев; на ЛСП-І и ПЛСУ, генетическая ценность которых подтверждена результатами испытания их семенных потомств, проведенного по методикам сортоиспытания; в насаждениях, выделенных в качестве сортов-популяций;
2. улучшенные - получаемые на лесосеменных объектах, созданных или выделенных на основе отбора по фенотипу, в том числе: ЛСП-І; ПЛСУ, сформированных в культурах, созданных из семян, заготовленных в ПН, с ПД и на ЛСП;
3. нормальные - заготовленные на ПЛСУ (кроме указанных выше случаев), ВЛСУ, а также с нормальных деревьев и нормальных насаждений (в том числе на лесосеках).

С 2000 года:

1. сортовые - получаемые на объектах, прошедших генетическую оценку по потомству, выделенных в качестве сортов-популяций, сортогибридов и включенных в Государственный реестр охраняемых селекционных достижений (объекты - по 1994 году);
2. улучшенные - получаемые на объектах, созданных или выделенных на основании фенотипа: ЛСП-І, ЛСП повышенной генетической ценности;

- ПЛСУ, сформированных в культурах, созданных из семян ПД и ПН и ЛСП (не менее чем 50-клоновые (семейственные);
3. нормальные - (по 1994 году).

Селекционная оценка насаждений и деревьев

В "Наставлениях по лесосеменному делу" 1963 года приведены правила проведения селекционной оценки:

1. отбирать деревья и насаждения следует в возрасте спелости, то есть в возрасте главной рубки или близко к нему. При недостатке таких насаждений - в более молодом возрасте (от фазы жердняка);
2. необходимо учитывать морфологические и фенологические формы вида;
3. Насаждения подразделяют на три селекционных категории: плюсовые, нормальные и минусовые;
4. на поступающих в рубку участках нормальных насаждений необходимо выявлять плюсовые деревья и оставлять их как семенники или семенные куртины;
5. минусовые насаждения необходимо выделить в натуре, сбор семян в них запрещается;
6. для специальных целей лесоразведения маточно-семенные насаждения и деревья могут быть выделены в типах леса невысокой продуктивности (на солевыносливость, засухоустойчивость и пр.).

При селекционной оценке деревья делятся на три основные группы: плюсовые, нормальные и минусовые. Нормальные деревья дополнительно подразделяются на средние и лучшие (нормальные лучшие деревья имеют диаметр на 15–20% выше среднего). Минусовые деревья - низкокачественные и слаборослые (диаметр ниже среднего на 20% и более). При инвентаризации учитываются следующие пороки: кривостольность, суковатость, свилеватость, многовершинность, фаутность. Дерево относится к минусовому даже при наличии хотя бы одного, но резко выраженного порока. Селекционная оценка при отборе маточно-семенных деревьев проводится по

совокупности их показателей: роста (диаметра, высоты), продуктивности по массе, качеству ствола, устойчивости к болезням, вредителям и климатическим факторам; по цветению и плодоношению. При специальных отборах имеют значение и другие показатели: высокая смолопродуктивность и качество живицы, частое обильное плодоношение, высокое качество плодов.

В 1965 году внесены следующие изменения и дополнения:

1. базой семеноводства должны являться лучшие спелые, приспевающие и в отдельных случаях средневозрастные насаждения и деревья;
2. селекционная оценка насаждений и деревьев осуществляется при лесоустройстве;
3. в плюсовых насаждениях проводится сплошная селекционная инвентаризация. В нормальных спелых или приспевающих насаждениях, там, где будет проводиться заготовка семян, в типичных местах производится селекционная оценка насаждений на ленточных пробных площадях. Отбор ПД здесь ведется путем осмотра древостоя и визуальной классификации деревьев.

С 1972 года предусматривается:

1. проведение селекционной оценки не только при лесоустроительных работах, но и институтом "Союзгипролесхоз", научно-исследовательскими учреждениями и лесохозяйственными предприятиями;
2. селекционная оценка насаждений проводится в соответствии с действующими "Основными положениями по лесному семеноводству" и зональными правилами, согласованными с Госкомитетом лесного хозяйства СМ СССР;
3. осмотр отобранных насаждений и деревьев и зачисление их в категорию плюсовых осуществляется в вегетационный период постоянно действующей комиссией, возглавляемой гл. лесничим республиканского (областного) министерства лесного хозяйства;

4. при отборе ПД и ПН составляются карточки предварительного отбора; комиссия по данным карточек решает, какие объекты осматривать в натуре;
5. на каждое аттестованное ПД и ПН заполняется паспорт (прилагается чертеж с привязкой). Паспорта являются документами постоянного хранения. Нумерация ПД двойная - единая по республике и по предприятию (по породам), ПД заносятся в государственный реестр. ПН присваивается номер по предприятию и составляется сводная ведомость;
6. аттестованные ПД огораживаются и оформляются в натуре (опознавательное "кольцо" и двойной номер), ПН ограничиваются визирами с установкой столбов и аншлагов; данные заносятся в лесоустроительные материалы;
7. ответственность за сохранность плюсовых деревьев и насаждений возлагается на соответствующие предприятия;
8. списание погибших плюсовых деревьев и насаждений проводится Зональной лесосеменной станцией по представлению аттестационной комиссии.

Прилагаются формы документов: карточки предварительного отбора и паспорта ПД и ПН, Государственный реестр ПД и сводная ведомость ПН.

С 1981 года:

1. деревья при инвентаризации подразделяются на плюсовые, нормальные и минусовые;
2. ПД охраняются от повреждений. При назначении в рубку нормального насаждения, в котором отобраны ПД. Вокруг последних оставляют защитные куртины радиусом 20-25 м;
3. при селекционной оценке деревья делятся на три категории: плюсовые, нормальные (в том числе лучшие) и минусовые. К категории "лучших нормальных" отнесены деревья, имеющие в одновозрастном насаждении диаметр не менее чем на 15-20% выше среднего, а высоту равную или

несколько выше средней высоты насаждения. При характеристике минусовых деревьев сделано уточнение - к ним относятся и низкокачественные деревья большого диаметра;

4. насаждения делятся на три категории: плюсовые, нормальные (в том числе лучшие нормальные, используемые в первую очередь для закладки временных, а у некоторых пород (дуб, бук, орехоплодные) постоянных лесосеменных участков);
5. для лесоразведения в особо суровых лесорастительных условиях (сухие боры; каменистые, меловые или засоленные почвы; при постоянном избыточном увлажнении) заготовка семян проводится в лучших насаждениях. Такие насаждения также могут быть выделены как плюсовые и лучшие нормальные для данных условий произрастания.

В 2000 году при проведении рубок существенных изменений нет.

Плюсовые насаждения (ПН)

В "Наставлениях по лесосеменному делу" 1963 года:

1. ПН - это лучшие высокопродуктивные древостои высших классов бонитета, имеющие максимальное для данных лесорастительных условий количество плюсовых и нормальных деревьев;
2. для селекционной оценки составлена вспомогательная таблица, в которой приведен примерный процент плюсовых, нормальных и минусовых деревьев (полнота от 0,5 до 1,0) при выделении селекционных категорий насаждений;
3. ПН встречаются относительно редко и небольшими площадями, поэтому их выделяют при любой величине участка;
4. ПН используются как семенные заказники для получения отборного материала (семена, самосев, черенки), создания искусственных маточно-семенных насаждений и семенных участков;
5. Отобранные плюсовые насаждения оформляются в натуре и описываются и исключаются из лесосечного фонда. Во избежание разрушения на-

саждений ветром вокруг участков оставляют защитную опушечную полосу шириной 30-50 м.

В 1965 году внесены следующие дополнения и изменения:

1. "нормальные насаждения" дополнительно подразделяются на продуктивные насаждения и средние;
2. к нормальным продуктивным относятся насаждения высших бонитетов хорошего и среднего качества. Сбор семян в таких насаждениях обязательен. Насаждения используются в первую очередь для закладки в них постоянных и временных семенных участков. Они должны вырубаться по возможности в семенные годы в период семенозаготовок. Насаждения, выделенные как постоянные лесосеменные участки, в расчетную лесосеку не включаются;
3. к нормальным средним относятся насаждения средней продуктивности и качества.

На каждый семенной заказник заводится паспорт. Выделение насаждений в семенные заказники оформляется приказами органов лесного хозяйства союзных республик. Семенные заказники подлежат единому государственному учету.

С 1976 года количество плюсовых и лучших нормальных деревьев в высокополнотных древостоях должно составлять 20-30%. С 1991 года насаждения подразделяются на плюсовые, нормальные и минусовые.

Плюсовые деревья (ПД)

В "Наставлениях по лесосеменному делу" 1963 года приводятся следующие требования к ПД:

1. отбираются здоровые деревья, у которых сильный рост сочетается с хорошим качеством ствола. В одновозрастном чистом насаждении диаметр ПД должен превышать на 50%, а высота на 10-15% и выше средние показатели. В разновозрастных насаждениях к ПД могут быть отнесены и менее крупные по диаметру, но высокие, более молодые и здоровые де-

ревья, отличающиеся очень хорошим качеством ствола и кроны, и приростом по высоте и диаметру;

2. учитывается морфологическая форма - у сосны наиболее ценными считаются узкокронные, прямоствольные деревья, с компактной тонковетвистой кроной и полнодревесными, хорошо очищенными от сучьев стволами (не менее чем на половину высоты дерева); у дуба – прямоствольные деревья с хорошо очищенными, без водяных побегов стволами и с нетолстыми сучьями;
3. рубка ПД запрещается. Разработана форма описания ПД.

В 1965 году внесены следующие изменения:

1. определение ПД - это деревья, по комплексу хозяйствственно-ценных признаков и свойствам значительно превосходящие деревья того же возраста, растущие в одинаковых условиях;
2. конкретные признаки ПД разных пород, в том числе показатели по высоте и толщине, должны быть изложены в республиканских и зональных наставлениях с учетом лесорастительных особенностей районов и типов леса;
3. при недостатке плюсовых деревьев семена и черенки с лучших нормальных деревьев могут быть использованы для закладки лесосеменных плантаций.

К требованиям, предъявляемым к плюсовым деревьям добавлено:

1. деревья должны иметь высокоподнятую, хорошо развитую крону, хорошее или удовлетворительное плодоношение и другие ценные свойства, отвечающие целевому назначению (качество древесины, смолопродуктивность, качество живицы и прочее);
2. протяженность зоны без сучков не указана;
3. ПД отбираются во всех спелых насаждениях, нумеруются, описываются, на них заводятся паспорта и после осмотра их аттестационной комиссией заносятся в Государственный реестр плюсовых деревьев;

4. ПД сохраняются, как правило, на корню на необходимый для целей селеноводства срок.

Дано определение элитного дерева:

1. для установления признаков и свойств полового потомства ПД (сила роста, прямизна ствола, форма кроны, повреждаемость вредителями и болезнями, интенсивность плодоношения, качество и количество живицы и прочее) закладываются испытательные культуры посадкой отборных сеянцев, выращенных из семян этих деревьев, или посевом (дуб). Если половое потомство устойчиво наследует важнейшие признаки и свойства ПД, то такое плюсовое дерево признается элитным;
2. закладка испытательных культур производится под руководством и по методикам НИИ и контрольных станций лесных семян, в первую очередь в семлесхозах.

С 1976 года изменились требования к ПД:

1. ПД отбираются во всех спелых и приспевающих насаждениях преимущественно естественного происхождения;
2. при основном направлении отбора на повышение продуктивности по массе и качеству стволовой древесины (комплексные ПД) в одновозрастных чистых насаждениях следует стремиться к отбору ПД, имеющих диаметр и высоту, наиболее приближающиеся к максимальному по теории строения насаждений (превышение над средним диаметром на 60-70%, но не менее 30%; по высоте - на 15%, но не менее 10%). Также необходимо учитывать, что очищаемость стволов от сучьев и некоторые другие показатели изменяются в зависимости от типа леса и возраста насаждения.

При отборе ПД для частной селекции устанавливаются дополнительные или особые требования к ним. С 1991 года указывается, что отбор ПД кроме вышеперечисленного ведут:

1. в различных типах условий произрастания;

2. в лесных культурах (спелых, приспевающих или средневозрастных) из семян известного происхождения, а также в высокопродуктивных культурах интродуцированных пород.

При селекции на повышение продуктивности и качества лесов, ПД отбирают в основных типах леса, в первую очередь в ПН. В одновозрастных чистых по составу высокополнотных насаждениях превышение по диаметру должно быть не менее чем на 30%, по высоте - не менее чем на 10% по сравнению со средними показателями (деревья должны принадлежать к одной фенологической форме). В одновозрастных насаждениях, пройденных постепенными и выборочными рубками превышение по диаметру - не менее чем на 20%, по высоте - не менее чем на 8%.

При отборе ПД для частной селекции (продуктивность биомассы, особые технические свойства древесины, содержание танинов в коре, урожайность и качество плодов и семян, смолопродуктивность, иммунность, устойчивость к неблагоприятным природным и антропогенным факторам) устанавливаются особые требования к ним в соответствии с рекомендациями научно-исследовательских учреждений.

У пород-интродуцентов в качестве плюсовых отбирают плодоносящие деревья с высокой устойчивостью и отличающиеся лучшими показателями.

Выводы

1. В семенную базу первоначально были включены все лесосеменные объекты, в том числе лесосеки главного пользования. Затем в постоянную лесосеменную базу включили только объекты, на которых можно вести регулярный сбор семян в течение длительного срока. С 1994 года появился термин "Единый генетико-селекционный комплекс", в который входит ПЛСБ и др. объекты.
2. Категории семян - "сортовые", "улучшенные" и "нормальные", остались неизменными в течение десятилетий. Но каждые новые "Основные положения" и прочие утвержденные документы неизменно меняли оп-

ределение категорий семян. Видимо, в основном, причина в субъективном понятии сорта лесных семян.

3. Селекционную инвентаризацию первоначально проводили при лесоустройстве, затем (в основном) - специалистами института Союзгипролесхоз и предприятий. Требования к отбору плюсовых насаждений и деревьев менялись по мере накопления опыта и прогресса в научных исследованиях.
4. Возможно, снижение некоторых требований к отбору ПД (превышение по диаметру и высоте) связано не только с накоплением опыта проведения селекционной инвентаризации, но и с вырубкой в наиболее доступных местах лучших насаждений при главном пользовании и лучших деревьев при промежуточных рубках.
5. Критерии отбора ПН не четкие; обычно плюсовые насаждения называются "самыми лучшими и самыми производительными".
6. Учитывая, что в России на основе плюсовой селекции заложена большая ПЛСБ, вопрос отбора ПД и ПН остается актуальным. Возможно, при разработке следующих "Основных положений по лесному семеноводству" имеет смысл не только проанализировать накопленный опыт, но и уточнить требования к отбору или созданию объектов ЕГСК.

КАЧЕСТВЕННАЯ ОЦЕНКА ДРЕВЕСИНЫ СОСНЫ В ГЕОГРАФИЧЕСКИХ КУЛЬТУРАХ АРХАНГЕЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ

Проблема нехватки местных семян сосны обыкновенной для создания лесных культур на территории Архангельской области вызвала необходимость использования на протяжении ряда лет семенного материала из других регионов страны. Для производственных посевов применялись семена сосны из 60 различных областей с общим числом пунктов заготовки более 200 (Непогодьева, Сизов, Барабин и др., 1976). Результаты проведенных исследований (Корчагов, 2002) показывают, что переброска семян для создания лесных культур из одной части ареала в другую оказывает неодно-

значное влияние на продуктивность и качество формирующегося древостоя.

Оценка качества проведена в 38-летних внутриобластных географических культурах сосны обыкновенной на территории Кулойского лесничества Вельского лесхоза.

Культуры заложены в 1963 году по методике П.И. Войчали и В.Я. Попова. Посев семян произведен в площадки размером 0,4x0,4 м., на которых предварительно снимался моховой покров, а почва рыхлилась на глубину до 5,0 см. Расстояние между рядами и в ряду – 2,0 м., то есть первоначальная густота составила 2,5 тысячи посадочных мест на гектар. Для создания культур использованы местные (средняя подзона тайги, Верхнедвинской лесосеменной район, южноархангельский подрайон) и инорайонные (северная подзона тайги, Двинско-мезенский лесосеменной район, нижнедвинский подрайон) семена.

Натурное обследование культур проводилось с использованием методических рекомендаций В.В. Огиевского, А.А. Хирова (1967), Н.П. Кобринова (1973), А.Р. Родина, М.Д. Мерзленко (1983) на девятыи пробных площадях, заложенных с учетом основных положений ОСТа 56-69-83. При этом обмерено 7202 диаметра деревьев и произведено 405 измерений высот.

Изучение лесовосстановительных процессов выполнено с учетом рекомендаций И.С. Мелехова (1954), выводов и предложений А.В. Побединского (1962), С.В. Белова (1983), Е.Н. Наквасиной, Е.В. Шавриной (1998) на 45 лентах размером 2,0 x 10,0 м. каждая. Описание ботанического состава живого напочвенного покрова выполнено в соответствии с методикой, изложенной Л.Е. Астрологовой, Г.Б. Гортинским (1980) на 90 учетных площадках.

Морфологическое описание почв проведено с учетом ОСТа 56-81-84, рекомендациями Г.А. Склярова, А.С. Шаровой (1972) и А.А. Паршевникова (1974).

Протяженность бессучковой зоны, зоны с сухими сучками и живой кроны, форма стволов и товарная структура древостоев определены на основании обмера 227 модельных деревьев, отобранных методом пропорционально-ступенчатого представительства. Определение плотности древесины произведено в соответствии с ГОСТ 16483.1 и рекомендациями О.И. Полубояринова (1976) на кернах, взятых на высоте груди возрастным буравом со 135 средних деревьев.

Математико-статистическая обработка полученной информации проведена на ПК с применением пакета базовых и специальных программ.

К 38-летнему возрасту на всех рассмотренных участках сформировались сосново-березовые насаждения с преобладанием в составе культивируемой породы. Класс бонитета - III-IV. Учет естественного возобновления, развивающегося под пологом древостоя, позволяет судить о его однобразии на всех исследованных участках. Подрост представлен главным образом березой ($1100 \text{ шт} \cdot \text{га}^{-1}$), высота которой находится в пределах 0,4–2,9 м., и елью ($600 \text{ шт} \cdot \text{га}^{-1}$) средней категории крупности. Подлесок развит слабо и включает единично встречающиеся экземпляры шиповника. Тип леса - брусничник. Почва представлена подзолом среднемощным, грунтово-глееватым, супесчаным, развивающимся на супеси, подстилаемой средним моренным суглинком.

Культуры различного происхождения значительно отличаются в пределах каждого из климатиков. Число стволов на один гектар отличается почти вдвое. Так, например, на участке, созданном семенами из Конецгорского леспромхоза число стволов составляет $5280 \text{ шт} \cdot \text{га}^{-1}$, а семенами из Каргополя – лишь $2680 \text{ шт} \cdot \text{га}^{-1}$, что сказывается на средних таксационных показателях древостоя (табл. 1).

Средний диаметр стволов сосны изменяется в пределах от 5,5 до 7,2 см, средняя высота от 9,6 до 11,4 м. Более интенсивным ростом по высоте и диаметру стволов отличаются культуры из семян Каргогорского района.

Общие запасы стволовой древесины у северотаежных климатипов изменяются в пределах от 102,0 до 128,0 $\text{м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$, а для среднетаежных от 84,0 до 127,0 $\text{м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$.

В итоге средний запас северотаежных климатипов оказался на 9,0 $\text{м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$ или 7,8% больше по сравнению со средним запасом древесины среднетаежных климатипов. Наибольший запас стволовой древесины наблюдается на участке, созданном семенами из Карпогорского района.

Результаты исследований сучковатости показывают, что протяженность различных зон ствола значительно варьирует в пределах каждого из рассмотренных вариантов культур (C составляет 23,0–71,0%), а также изменяется в зависимости от географического происхождения семян (табл. 2).

Таблица 2
Протяженность различных зон ствола в географических культурах

Вариант	Протяженность, м / %		
	бессучковой зоны	зоны с сухими сучками	живой кроны
1	2	3	4
среднетаежные климатипы			
7	<u>0,31±0,03</u> 3,0	<u>5,24±0,25</u> 53,0	<u>4,30±0,42</u> 44,0
2	<u>0,70±0,10</u> 7,0	<u>4,90±0,28</u> 49,0	<u>4,54±0,44</u> 44,0
1	<u>0,68±0,10</u> 6,0	<u>5,67±0,27</u> 53,0	<u>4,44±0,38</u> 41,0
6	<u>0,38±0,03</u> 4,0	<u>4,96±0,33</u> 50,0	<u>4,64±0,44</u> 46,0
3	<u>0,55±0,04</u> 6,0	<u>4,79±0,44</u> 49,0	<u>4,43±0,49</u> 45,0
8	<u>0,31±0,03</u> 3,0	<u>5,21±0,32</u> 53,0	<u>4,33±0,36</u> 44,0
средне	<u>0,49±0,06</u> 5,0	<u>5,13±0,32</u> 51,0	<u>4,45±0,42</u> 44,0

Продолжение табл. 2

1	2	3	4
северотаежные климатипы			
9	<u>0,23±0,02</u> 2,0	<u>5,16±0,34</u> 53,0	<u>4,45±0,33</u> 45,0
4	<u>0,47±0,05</u> 5,0	<u>4,77±0,42</u> 50,0	<u>4,38±0,45</u> 45,0
5	<u>0,39±0,04</u> 4,0	<u>5,19±0,34</u> 51,0	<u>4,50±0,44</u> 45,0
среднее	<u>0,36±0,04</u> 4,0	<u>5,04±0,37</u> 51,0	<u>4,44±0,41</u> 45,0

Протяженность бессучковой зоны наиболее точно отражает процесс естественного очищения стволов от сучьев. В нашем исследовании длина ствола, очищенная от сучьев, колеблется в пределах 2,0–7,0%. Стволы с наибольшей протяженностью бессучковой зоны формируются на участке, созданном семенами из Верхне-Тоемского района. Показатели достоверности различий между вариантами представлены в табл. 3.

Протяженность зоны с сухими сучками по вариантам колеблется в пределах от 49,0 до 53,0%. Этот показатель максимальен в вариантах 7, 1, 8, 9. Наиболее развитые по длине кроны образуют деревья, созданные семенами из Каргопольского района (46,0%). Однако существенных отличий по этим показателю между отдельными климатипами не выявлено (табл.4).

Различия по протяженности бессучковой зоны, зоны с сухими сучками и живой кроной между северотаежными и среднетаежными климатипами статистически не достоверны ($t < 1,8$).

Таблица 1

Лесоводственно-таксационная характеристика 38-летних внутриобластных географических культур сосны

Пробная площадь Пункт сбора семян (леспромхоз)	Расстояние пе- реброски се- мян, км	Состав	Диаметр, см	Высота, м	Класс бонитета	Число стволов, шт*га ⁻¹	Полнота	Запас, м ³ *га ⁻¹
Среднетаежные климаты								
7 Хмельницкий	120	6С	6,8	10,6	III	2550	0,47	65
		4Б	10,5	14,5		556	0,28	37
		Всего				3106	0,75	102
2 Верхне-Тоемский	188	9С	6,2	9,7	IV	3060	0,56	77
		1Б	9,2	12,1		160	0,06	7
		Всего				3220	0,62	84
1 Приозерный	190	8С	7,1	10,9	III	3494	0,64	100
		2Б	----	----		425	0,20	27
		Всего				3919	0,84	127
6 Каргопольский	195	6С	7,1	11,0	III	2140	0,43	62
		4Б	12,1	15,0		540	0,34	50
		Всего				2680	0,77	112
3 Конецгорский	207	9С	5,5	8,5	IV	5160	0,89	90
		1Б	9,7	11,8		120	0,05	6
		Всего				5280	0,94	96
8 Лимендинский	218	8С	6,6	10,2	III	3538	0,65	84
		2Б	9,5	12,5		331	0,15	16
		Всего				3869	0,80	100
Северотаежные климаты								
9 Карпогорский	345	9С	7,2	11,4	III	4047	0,78	118
		1Б	7,3	10,6		247	0,11	10
		Всего				4294	0,89	128
4 Онежский	393	8С	6,0	9,9	IV	3980	0,73	91
		2Б	9,9	13,0		407	0,18	22
		Всего				4387	0,91	113
5 Пинежский	410	7С	6,8	10,3	III	3140	0,64	76
		3Б	10,9	14,1		387	0,20	26
		Всего				3527	0,84	102

Таблица 3

Показатели различий протяженности бессучковой зоны*

Вариант	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1		0,14	1,18	1,91	2,64	3,00	3,70	3,70	4,50
2	0,14		1,36	2,09	2,82	3,20	3,90	3,90	4,70
3	1,18	1,36		1,33	2,67	3,40	4,80	4,80	8,00
4	1,91	2,09	1,33		1,33	1,50	3,20	3,20	4,80
5	2,64	2,82	2,67	1,33		0,20	1,60	1,60	4,00
6	3,00	3,20	3,40	1,50	0,20		1,75	1,75	3,75
7	3,70	3,90	4,80	3,20	1,60	1,75		----	2,00
8	3,70	3,90	4,80	3,20	1,60	1,75	----		2,00
9	4,50	4,70	8,00	4,80	4,00	3,75	2,00	2,00	

Примечание: *п – табличный t_{st} при доверительном уровне 95% равен 2,01.

Таблица 4

Показатели различий между отдельными вариантами
по протяженности живой кроны и зоны с сухими сучьями

живая крона									
Варианты	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1		0,17	0,02	0,10	0,10	0,34	0,25	0,21	0,02
2	1,97		0,17	0,25	0,06	0,16	0,39	0,37	0,16
3	1,69	0,21		0,07	0,11	0,32	0,20	0,16	0,03
4	1,80	0,26	0,03		0,19	0,41	0,13	0,09	0,13
5	1,12	0,66	0,71	0,78		0,23	0,33	0,30	0,09
6	1,65	0,09	0,31	0,36	0,49		0,56	0,54	0,35
7	1,16	0,89	0,88	0,96	0,12	0,68		0,05	0,28
8	1,10	0,72	0,78	0,83	0,04	0,54	0,07		0,24
9	1,28	0,59	0,66	0,72	0,06	0,43	0,19	0,11	

зона с сухими сучьями

Коэффициенты формы (q_2) изменяются в пределах 0,73–0,76, что характеризует малую сбежистость стволов сосны по принятым категориям сбежистости (табл. 5). Существенность различий по этому показателю между отдельными вариантами не доказана (табл. 6).

Средний коэффициент формы для северотаежных климатипов несколько выше (0,75), чем для среднетаежных (0,74), однако различия между показателями не достоверны.

Средний коэффициент формы q_2 для сосны в естественных древостоях Европейского Севера составляет 0,70 (Левин, 1949; Полевой справочник таксатора, 1971). На основании проведенных нами исследований, можно утверждать, что стволы сосны обыкновенной в культурах на данном этапе их формирования имеют большую полнодревесность, чем в естественных лесных формациях.

Как следует из табл. 7, товарная структура изучаемых участков лесных культур неоднородна и изменяется в зависимости от географического происхождения семян.

Таблица 5
Значения коэффициентов формы (q_2)
для различных вариантов географических культур

Вариант	Статистические показатели				
	$M \pm m$	σ	$c, \%$	$p, \%$	t
Среднетаежные климатипы					
7	$0,75 \pm 0,01$	0,06	8,00	1,33	75,00
2	$0,74 \pm 0,01$	0,06	8,11	1,35	74,00
1	$0,73 \pm 0,03$	0,16	21,92	4,11	24,33
6	$0,74 \pm 0,03$	0,16	21,62	4,05	24,67
3	$0,74 \pm 0,03$	0,17	22,97	4,05	24,67
8	$0,76 \pm 0,01$	0,04	5,26	1,32	76,00
Северотаежные климатипы					
9	$0,76 \pm 0,01$	0,05	6,58	1,32	76,00
4	$0,73 \pm 0,03$	0,16	21,92	4,11	24,33
5	$0,75 \pm 0,01$	0,04	5,33	1,33	75,00

Таблица 6

Различия между вариантами по коэффициенту формы q_2

Вариант	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1		0,32	0,24	----	0,65	0,24	0,65	0,97	0,97
2	0,32		----	0,32	0,71	----	0,71	1,43	1,43
3	0,24	----		0,24	0,32	----	0,32	0,65	0,65
4	----	0,32	0,24		0,65	0,24	0,65	0,97	0,97
5	0,65	0,71	0,32	0,65		0,32	----	0,71	0,71
6	0,24	----	----	0,24	0,32		0,32	0,65	0,65
7	0,65	0,71	0,32	0,65	----	0,32		0,71	0,71
8	0,97	1,43	0,65	0,97	0,71	0,65	0,71		----
9	0,97	1,43	0,65	0,97	0,71	0,65	0,71	----	

Таблица 7

Товарная структура географических культур сосны, %

Вариант	Средняя	Мелкая	Итого деловой	Техноло-гическое сырье	Дрова	Отходы	Всего
Среднетаежные климатипы							
7	9	54	63	13	3	21	100
2	4	58	62	12	7	19	100
1	9	61	70	9	3	18	100
6	10	57	67	10	3	20	100
3	13	61	74	8	2	16	100
8	12	53	65	12	3	20	100
Северотаежные климатипы							
9	20	60	80	5	2	13	100
4	8	62	70	9	3	18	100
5	8	61	69	9	3	19	100

Наибольший выход деловой древесины (80,0 %) наблюдается на участке культур, созданном семенами из Карпогорского района. При этом превышение в сравнении с другими климатипами составило 6,0–18,0 %.

Отличия в среднем выходе деловой древесины между среднетаежными и северотаежными климатипами составляют 6,0 % в пользу последних.

Древесина наибольшей плотности (табл. 8) формируется в варианте 8, то есть при высеве семян из Лименского леспромхоза. Семена из Карпогор дают древесину меньшей плотности. Достоверность различий по плотности древесины между вариантами представлена в табл. 9.

Средние данные по плотности древесины указывают на некоторое преимущество среднетаежных климатипов (на $0,002 \text{ г}^*\text{см}^{-3}$), однако различия не достоверны.

Таким образом, результаты наших исследований указывают на некоторое преимущество по среднему выходу деловой древесины и запасу северотаежных климатипов. Существенных различий в средних показателях по сучковатости, форме древесных стволов и плотности древесины между северотаежными и среднетаежными климатипами на данном этапе их формирования.

Таблица 8
Плотность древесины, $P_{12}, \text{ г}^*\text{см}^{-3}$

Вариант	Статистические показатели				
	$M \pm m$	σ	$c, \%$	$p, \%$	t
Среднетаежные климатипы					
7	$0,490 \pm 0,01$	0,035	7,1	2,0	49,0
2	$0,480 \pm 0,01$	0,042	8,8	2,1	48,0
1	$0,480 \pm 0,01$	0,029	6,0	2,1	48,0
6	$0,490 \pm 0,01$	0,019	3,9	2,0	49,0
3	$0,500 \pm 0,01$	0,028	5,8	2,0	50,0
8	$0,530 \pm 0,02$	0,060	11,3	3,8	26,5
Северотаежные климатипы					
9	$0,470 \pm 0,01$	0,058	12,3	2,1	47,0
4	$0,500 \pm 0,01$	0,033	6,6	2,0	50,0
5	$0,510 \pm 0,01$	0,020	3,9	2,0	51,0

Таблица 9

Различия между вариантами по плотности древесины*

Вариант	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	-	-	1,43	1,43	2,14	0,71	0,71	3,57	0,71
2	-	-	1,43	1,43	2,14	0,71	0,71	3,57	0,71
3	1,43	1,43	-	-	0,71	0,71	0,71	2,14	2,14
4	1,43	1,43	-	-	0,71	0,71	0,71	2,14	2,14
5	2,14	2,14	0,71	0,71	-	1,43	1,43	1,43	2,86
6	0,71	0,71	0,71	0,71	1,43	-	-	2,86	1,43
7	0,71	0,71	0,71	0,71	1,43	-	-	2,86	1,43
8	3,57	3,57	2,14	2,14	1,43	2,86	2,86	-	4,29
9	0,71	0,71	2,14	2,14	2,86	1,43	1,43	4,29	-

Примечание: *в - табличный t_{st} при доверительном уровне 95% равен 2,04.

ПРИЧИНЫ ОТПАДА МЕДЛЕННОРАСТУЩИХ ФОРМ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЁЗЫ В КУЛЬТУРАХ МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Состояние, рост и формовое разнообразие культур карельской березы изучались многими авторами (Соколов, 1950; Любавская, 1966, 1978; Гниденко, 1978; Ezolen, 1978; Махнев, 1982; Молотков, 1984; Ермаков, 1986; Багаев, 1988; Погиба, 1988; Евдокимов, 1989 и др.). Было отмечено, что ранний отпад кустарниковых и кустовидных форм в культурах зависит от пространственно-временных связей в культурах, типа лесорастительных условий, сроков посадки (фенофаз развития сеянцев), исходных размеров посадочного материала, агротехники создания культур.

Изменения параметров чистых древостоев, сопряженные с изменениями экологической обстановки в пространстве или во времени, чаще всего связывают с непосредственными реакциями индивидов. Такая точка зрения обоснована наблюдениями за древесными растениями в культуре, когда агротехнические воздействия (внесение удобрений, полив, обработка почвы и пр.) приво-

дят к очевидным сдвигам в морфологии растений, семенной и вегетативной продуктивности. Резерв модификационной изменчивости столь значителен, что, кажется, нет необходимости привлекать какие-либо дополнительные механизмы изменения облика древостоя. Между тем смена во времени экологической обстановки часто вызывает значительный отпад. Формирование насаждения в любом экотопе сопровождается колоссальным отпадом. Предполагается, что он не случаен и является результатом отбора, зависящего от экологических условий. Каждый вариант экологической обстановки порождает свое направление, свой вектор отбора и в конечном итоге формирует специфическую совокупность особей, сохранившихся из исходного потенциального разнообразия зигот (Шварц, 1974).

В процессе формирования насаждений карельской берёзы “творческая роль” отбора очевидна. Первые культуры карельской берёзы, создаваемые в 50-60 годы, закладывались густо, по принципу естественного возобновления с размещением $0,25 \times 0,25$ м или $0,5 \times 0,5$ м. В процессе роста культур наблюдаются ярко выраженные изменения их облика: отмечается “вырождение” узорчатости, исчезновение кустарниковых, кустовидных и короткостволовых форм роста (Сакс, Бандер, 1975, Любавская, 1978, Толстопятенко, 1971, Евдокимов, 1989).

Изменение структуры культивируемого поколения начинается еще на питомнике. Здесь, как и в дальнейшем на лесокультурной площади, ведущим фактором, определяющим интенсивность отбора, становится плотность посева, посадки, густота размещения (Романовский, Погиба, Зайцева, 1987). Причём, как отмечают авторы, интенсивность отпада увеличивается в группах сеянцев карельской берёзы замедленного и медленного роста, по сравнению с быстро-растущими. Выход, сеянцев с единицы площади при возрастании плотности посева сначала возрастает почти пропорционально норме высева, затем, достигнув максимума при норме $3 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$, сокращается за счет конкурентного отпада всходов низкорослой группы и после их полного исчезновения снова начинает увеличиваться с возрастанием плотности. Полученные результаты позволили разработать агротехнику выращивания карельской берёзы с максималь-

ной сохранностью сеянцев (пикировка) и дальнейшим сохранением саженцев медленнорастущих форм (сортировка на фракции) (Любавская, 1989).

Наблюдения, проводимые на пробных площадях сотрудниками кафедры селекции, генетики и дендрологии показали, что и в лесных культурах возрастной отпад идет избирательно за счет растений замедленного роста, маркированных узорчатостью (кустарниковые и кустовидные формы).

Изучаемые культуры в Щёлковском учебно-опытном лесхозе МГУЛ созданы на территории Валентиновского питомника в 1959 г. 2-х летними саженцами из семян, собранных в 1956 г. в Заонежском мехлесхозе (д. Анисимовщина). Размещение 0,5×1,5 м, всего 820 посадочных мест. В течение ряда лет на постоянной пробной площади проводился подерёвный перечёт с разделением на формы по классификации А.Я. Любавской (1966) (рис. 1). На пробной площади, какой-либо лесохозяйственной деятельности не проводилось.

Наблюдения на постоянной пробной площади показали, что отпад в густых культурах идёт за счёт узорчатых форм (27,0% к 30 годам) (рис. 2, табл. 1). При этом, менее конкурентоспособными в данных условиях оказались растения III формы, отпад которых достиг 72,0%.

Таблица 1
Сохранность форм карельской берёзы на пробной площади №1

Форма	Сохранность форм карельской берёзы			
	к 22 годам		к 30 годам	
	шт.	%	шт.	%
Узорчатые	117	79,45	71	72,85
в том числе:				
I	59	63,00	35	38,00
II	36	58,00	24	39,00
III	22	51,00	12	28,00
V	147	25,00	138	70,00
Итого	264	87,57	209	85,25

Интенсивный избирательный отпад начинается в период смыкания крон, в 10–15 лет. До этого момента, время наступления которого определяется плотностью посадки, отпад незначителен и, по-видимому, случаен в отношении изучаемых признаков. Например, отпад в период адаптации после пересадки не имеет выраженной избирательности (Романовский, Погиба, Зайцева, 1987).

В этих культурах были заложены также и временные пробные площади после селекционных рубок (удаление V безузорчатой формы в 1973 г.) (табл. 2).

Удаление в культуре практически половины безузорчатых форм при селекционных рубках привело к большему сохранению узорчатых форм, однако, интенсивность отпада кустовидных и кустарниковых форм не снизился, несмотря на улучшение условий роста.

Очередное обследование культуры проведено нами в 2002 году, когда деревья достигли 45-летнего возраста. При этом проводился сплошной подерёвный перечёт. К этому возрасту в культуре сохранилось всего 299 растений, то есть 36,5% (первоначально высажено 820 растений) (рис.3).

Наши исследования показали, что отпад в культуре продолжается и в основном за счёт кустарниковых форм. Культура представлена четырьмя формами. Основную часть составляют деревья V формы - 58,2%, а из узорчатых форм - I (25,0%). Более редкой является III форма карельской берёзы (5,4%).

Конкуренция за свет, вероятно, является основным фактором дифференциации выживаемости разных форм карельской берёзы. За весь период наблюдения в культуре выживаемость быстрорастущей группы оказалась вдвое выше, чем средней, и втрое выше, чем низкорослой. Отпад сопровождался перестройкой генофонда насаждения. Его фенотипический облик менялся от “трехъярусного” к одноярусному сомкнутому насаждению, в котором постепенно исчезают, “вырождаются” узорчатые формы. Их полного исчезновения можно ожидать к 50–55 годам.

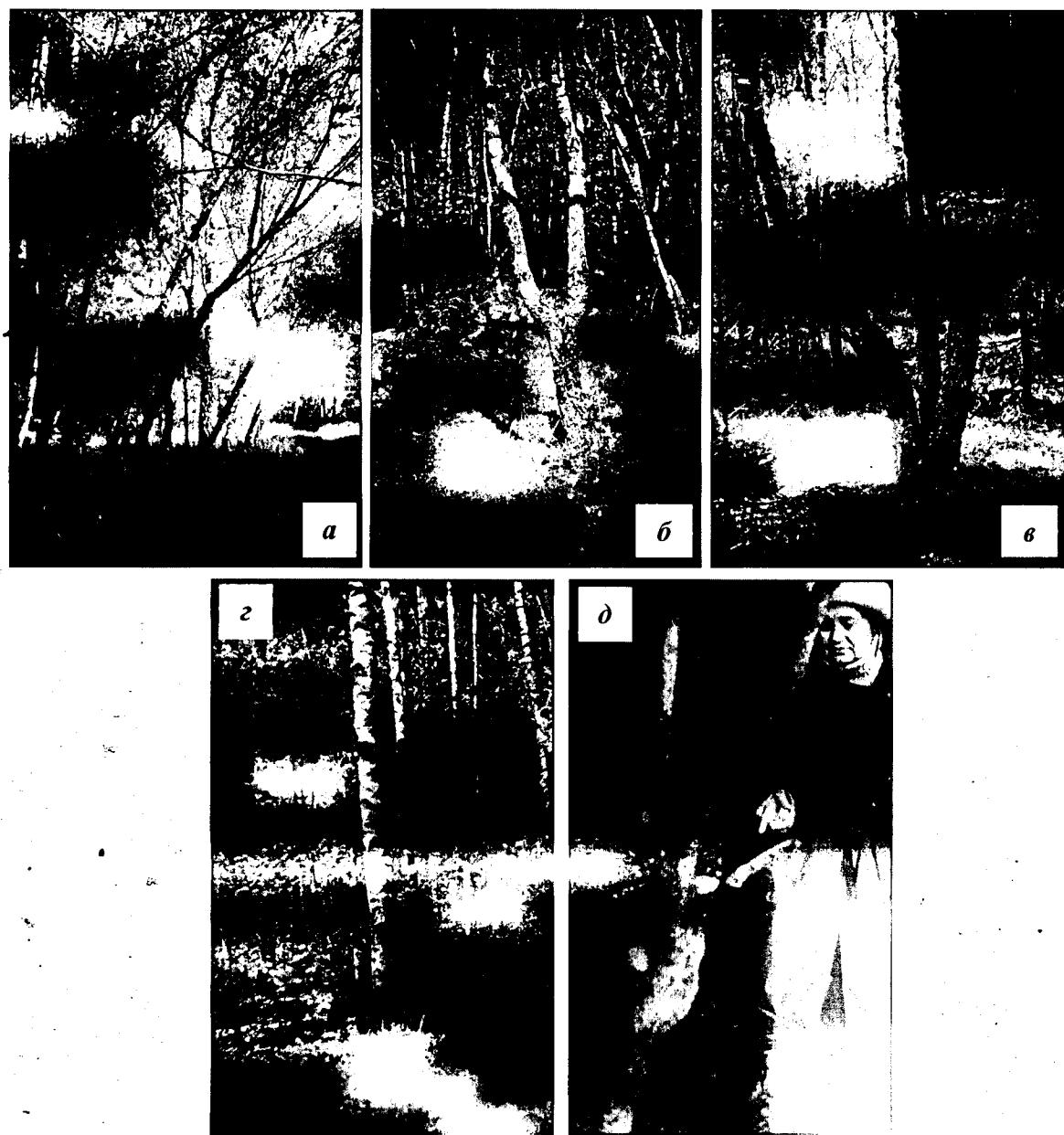


Рис. 1 Формы карельской берёзы:
 а - Культуры карельской; б - IIб форма карельской берёзы;
 в - III форма карельской берёзы; г - V форма карельской берёзы;
 д - Погибшее растение III формы карельской берёзы в культурах.

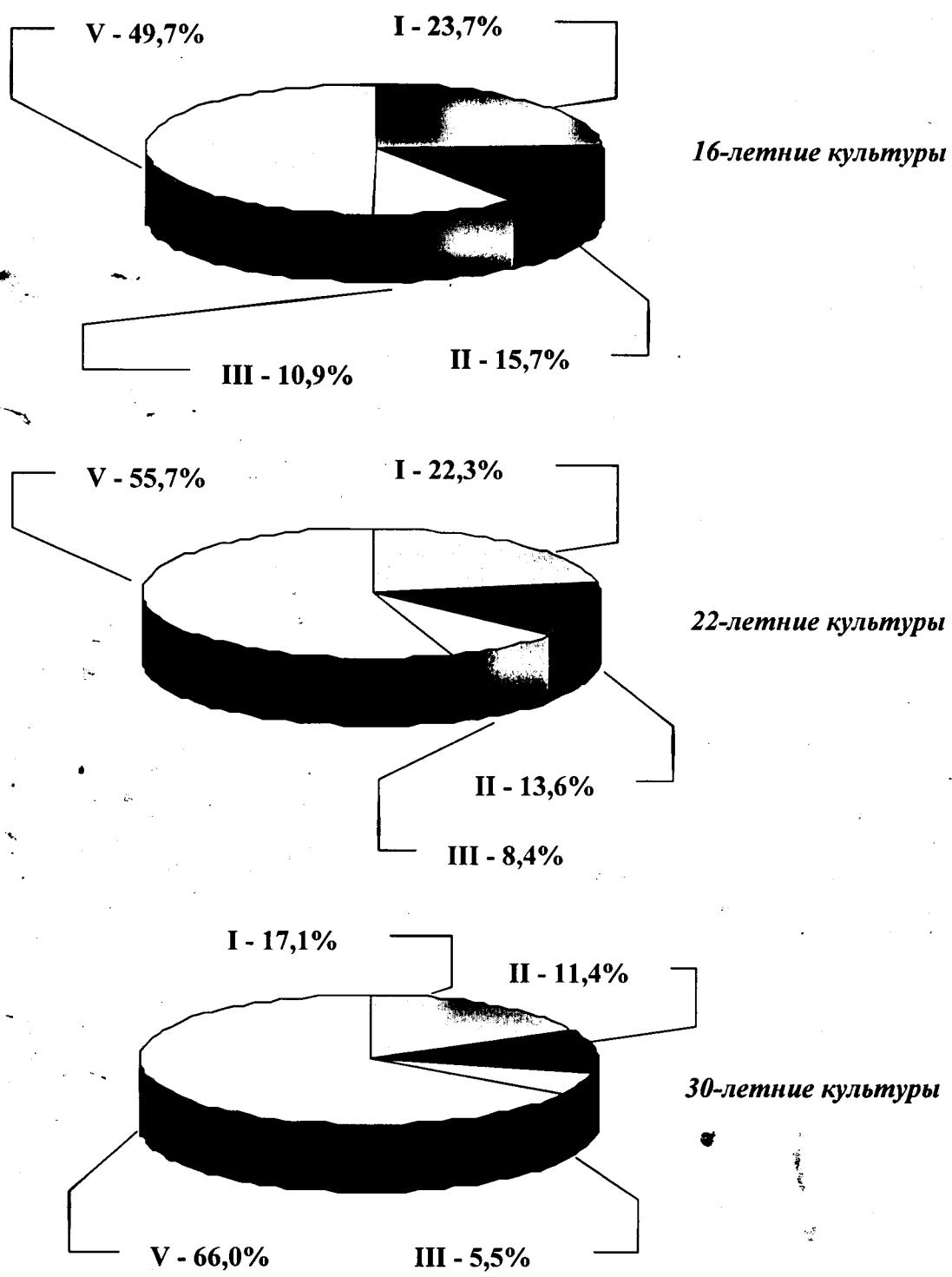


Рис. 2 Диаграмма распределения форм карельской берёзы
в динамике на постоянной пробной площади №1

Таблица 2

Динамика численности форм карельской берёзы
на временной пробной площади в ЩУОЛХ

Форма	Численность			
	16-летние		30-летние	
	шт.	%	шт.	%
Узорчатые	122	51,7	155	77,5
в том числе:				
I	45	19,1	96	48,0
II	55	23,3	53	26,5
III	22	9,3	6	3,0
V	114	48,3	45	22,5
Итого	236	100,0	200	100,0

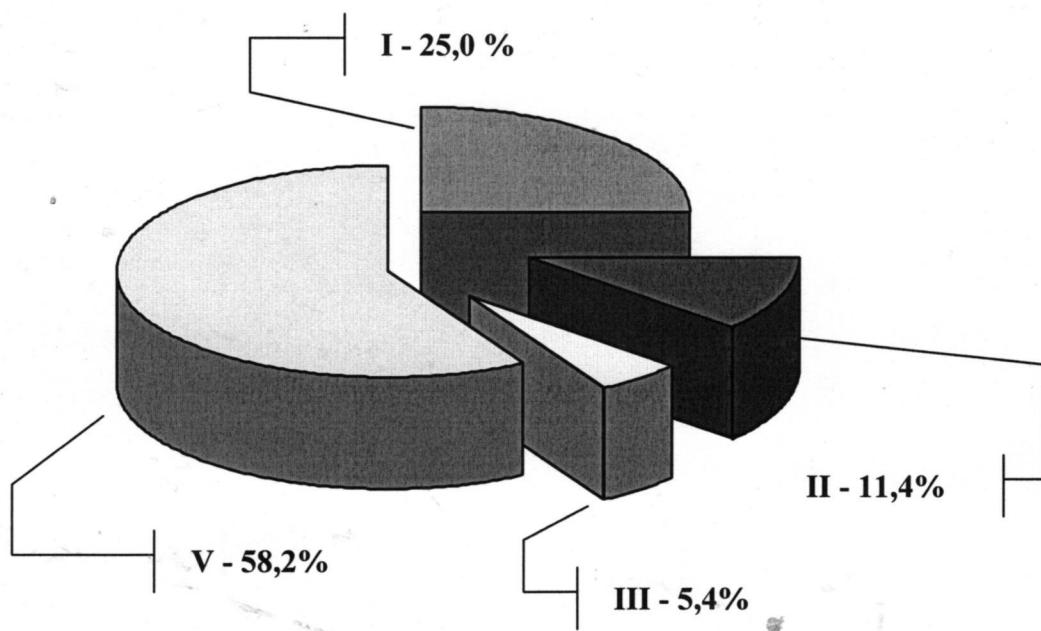


Рис 3. Распределение форм карельской берёзы в 45-летних культурах

Аналогичные результаты были получены нами при изучении опытно-производственных культур карельской березы многоцелевого назначения в Сергиево-Посадском лесхозе Московской области, созданных в 1974 г. на площади 8,5 га в квартале 11 Загорского лесничества. Культуры смешанного типа с елью заложены по южному склону холма, что снижает конкуренцию за свет. Шаг посадки 1,5 м, расстояние между рядами 3 м. Закладка культур про-

водилась саженцами 3-летнего возраста, выращенными на территории питомника МГУЛ из семян от свободного опыления (полусибы) собранных в 1970 г. в Калужской области (г. Спас-Деменск), в Белоруссии (Брестская обл., Телеханский лесхоз) и карельского климатипа (д. Анисимовщина) московской ре-продукции.

Инвентаризация культур с разделением на формы проводилась в течение ряда лет (Погиба, 1982, 1988; Погиба, Казанцева, Смирнова, 1995; Погиба, Казанцева, 1996). Наши наблюдения показали, что, несмотря на более редкое размещение деревьев в этой культуре также в первую очередь происходит отпад медленнорастущих форм (III и IV), а затем короткоствольных и высокоствольных (II и I). Обследование этой культуры, проведённое нами в 2004 г., показало, что в 33-летнем возрасте произошла практически полная гибель узорчатых форм, насаждение находится в состоянии распада. Безусловно, в этой ситуации отрицательное влияние оказало антропогенное воздействие (самовольные порубки) и конкуренция берёзы с елью.

В целом в серии обследованных лесных культур отбор однона правлен. Во всех случаях это преимущественная элиминация низкорослых форм, отличающаяся только временем начала и интенсивностью в зависимости от плотности посадки. Лишь в условиях полного светового довольствия можно говорить об отсутствии отбора по данному признаку. Однако можно предположить, что ранняя гибель медленнорастущих форм происходит не только из-за недостатка освещения, так как они выпадают даже в тех насаждениях, где произошли рубки ухода. Вполне вероятно, что срок жизни каждой группы (быстрорастущие, среднерослые, медленнорастущие) предопределён, т.е. "запрограммирован" генетически.

Установлено, что при образовании узорчатой древесины карельской берёзы наблюдается снижение деятельности камбия, увеличение рядности сердцевинных лучей, паренхиматизация ткани (Любавская, 1978; Коровин, Новицкая, Курносов, 2003). Это явление наиболее выражено у медленнорастущих форм карельской берёзы и приводит не только к образованию узорчатой древесины,

но и к изменению физиологических процессов и быстрому старению. Т.е. процесс онтогенеза различных форм карельской берёза дифференцирован.

Это предположение подтверждают полученные нами данные во время проведения опытов по зелёному черенкованию карельской берёзы. Важным моментом для процесса корнеобразования, в особенности для зелёных черенков, является время черенкования, вернее степень спелости побега, а в связи с этим и возраст ткани черенка. Готовность побегов к черенкованию характеризуется нарастанием ширины кольца древесины, одревеснением оболочек клеток сердцевины и коровой паренхимы (когда ксилема еще продолжает сильно увеличиваться в размере, но уже окрашивается красителями или когда ксилема закончила свой рост, но полностью еще не созрела) и рядом биохимических показателей (Турецкая, 1961; Комиссаров, 1964; Иванова, 1982; Тарабенко, 1991 и др.).

В связи с выше изложенным, нами проводилось определение степени одревеснения ксилемы, ширины кольца древесины и ширины кольца флоэмы у различных форм карельской берёзы в зависимости от сроков заготовки черенков по общепринятым методикам (Прозина, 1960, Фурст, 1979).

Степень одревеснения черенков определялась по степени окрашивания срезов сафранином в течение 5, 15, 30 и 50 минут. Для удобства сравнения степени окрашивания нами была предложена следующая шкала:

- 0 - практически не окрашены;
- 1 - оболочки клеток окрашены в очень светлый розовый цвет;
- 2 - розовый цвет;
- 3 - малиновый цвет;
- 4 - тёмно-красный цвет (табл. 3).

Черенки и, соответственно срезы заготавливались дважды в июне с разницей в 2 недели (1 и 2 повторности).

Проведенные исследования показали, что одревеснение побегов III и IV форм карельской берёзы происходит практически одновременно и значительно раньше, чем у других форм. Наиболее медленное и позднее созревание происходит у растений I высокоствольной формы.

Таблица 3.

Степень окрашивания одревесневших клеток
различных форм карельской берёзы сафрином

Длительность окрашивания, минут	Первая повторность				Вторая повторность			
	Формы карельской берёзы				Формы карельской берёзы			
	I	II	III	IV	I	II	III	IV
5	1	2	3	3	3	3	3	3
15	2	2	3	3	3	3	3	3
30	2	3	4	4	3	4	4	4
50	3	4	4	4	4	4	4	4

Нами, с помощью окулярного микрометра МОВ-1-15^х была измерена ширина кольца ксилемы и флоэмы каждого среза (табл. 4).

Таблица 4

Отношение ширины кольца ксилемы и флоэмы
различных форм карельской берёзы

Форма	Первая повторность			Вторая повторность		
	ширина, мкм.		соотношение	ширина, мкм.		соотношение
	ксилемы	флоэмы		ксилемы	флоэмы,	
I	14,26	16,82	0,85	13,30	15,18	0,88
II	20,63	25,02	0,83	17,43	17,00	1,02
III	21,73	15,74	1,38	19,34	16,03	1,21
IV	18,54	16,75	1,11	15,42	16,35	0,95

Соотношение ксилемы и флоэмы показывает, что одревеснение у кустарниковых и кустовидных форм (III и IV) происходит раньше, чем у короткоствольных и высокоствольных форм (I и II). Это указывает не только на необходимость дифференцированного подхода к срокам черенкования различных форм карельской берёзы, но и подтверждает наше предположение о генетически запрограммированном старении медленнорастущих форм.

Таким образом, при создании лесных культур и лесосеменных плантаций карельской берёзы необходимо учитывать не только пространственно-временные связи различных форм в культурах, но и своевременно проводить селекционно-выборочные рубки медленнорастущих форм не дожидаясь их естественного отпада.

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ЕЛИ РУССКОЙ РАВНИНЫ ПО ФОРМЕ СЕМЕННОЙ ЧЕШУИ КАК РЕЗУЛЬТАТ ДЕЙСТВИЯ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА В ОТВЕТ НА АНТРОПОГЕННОЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЕ СРЕДЫ

Изменчивость формы семенной чешуи у елей, формирующих бореальные леса Евразии, привлекала внимание большого числа исследователей. Было установлено, что в западной части ареала представлены наиболее острочешуйчатые формы елей, которые диагностируются как ель европейская (*Picea abies Karst.*), в восточной части встречаются исключительно округлочешуйчатые, диагностируемые как ель сибирская (*P. obovata Ledeb.*) Промежуточную часть ареала занимают ели с промежуточной формой семенной чешуи, диагностируемые как ель финская (*P. *fennica Regel*).

Одним из первых изучал изменчивость формы семенной чешуи ели на Русской равнине Д.Н. Данилов (1943). Им замерялся угол заострения семенных чешуй в разных популяциях ели, и на основании полученных данных он пришел к выводу: при движении в широтном направлении от Урала к западным границам происходит непрерывное и постепенное возрастание признаков ели европейской и угасание признаков ели сибирской.

Для объяснения данного явления Е.Г. Бобровым (1974) были использованы представления об интродукции гибридизации. Суть интродукции заключается в образовании гибридного потомства между разными видами в зоне контакта их ареалов и его возвратных скрещиваниях с родительскими видами.

В несколько дополненной форме, отмечая и роль естественного отбора, представления об интродукции, как основной причине отсутствия ели сибир-

ской на Русской равнине были обобщены и изложены в монографии Л.Ф. Правдина (1975): “На основании ископаемых макроостатков, а также данных пыльцевого анализа можно судить, что в послеледниковый период и в межледниковые ель сибирская доходила почти до Москвы, где в настоящее время она совершенно отсутствует. Причина этого кроется не во взаимоотношении ели сибирской с елью европейской и в конкурентных отношениях между этими видами, а главным образом в закономерностях изменчивости при гибридизации и наследовании потомства. В послеледниковый период, когда вслед за отступающим ледником с юго-востока пришла ель сибирская, а позднее с юго-запада и ель европейская, в зоне контакта они гибридизировали. Сильно изменчивое гибридное потомство ели занимало новые экологические ниши, причем в результате естественного отбора в популяциях оставались те формы, экология и физиология которых более соответствовала условиям внешней среды, при этом гибридное потомство оказалось более адаптированным к новым экологическим нишам, чем исходные родительские виды”.

При этом Правдин исходил из представлений о том, что разные формы ели обладают разными экофизиологическими свойствами. Как отмечают Ромедер и Шенбах (1962) трудно приписать такому признаку как форма семенной чешуи ели какое либо приспособительное значение и объяснить возникновение разных форм действием естественного отбора. С другой стороны, неоднократно отмечалось наличие градиента изменчивости формы семенной чешуи, связанного с градиентом изменчивости климатических факторов. Так П.П. Попов (2005) на основании расчетов коэффициентов корреляции между популяционными коэффициентами формы семенной чешуи и климатическими характеристиками разных частей ареала пришел к следующим выводам:

“Под влиянием климатических факторов естественный отбор формирует популяции с различными биологическими параметрами признаков ели. В условиях пониженных температур формируются популяции с меньшей длинной шишек, с большей величиной коэффициентов сужения семенных чешуй и с меньшей вытянутостью их верхней части. Напротив, повышенные температуры, соответственно больший период вегетации, повышенное количество осад-

ков способствуют формированию популяций с большей длиной шишек и сильнее выраженной вытянутостью семенных чешуй при одновременном уменьшении коэффициента сужения". И в то же время автор склоняется к представлениям о "неадаптивной" роли формы семенной чешуи. Чтобы примерить эти на первый взгляд взаимоисключающие точки зрения им высказывается гипотеза, согласно которой гены, определяющие форму семенной чешуи, одновременно с этим могут определять некоторые экофизиологические свойства, могущие играть важную роль в адаптации организма ели к действию климатических факторов. Таким образом, согласно данной гипотезе, хотя сама форма семенной чешуи и не играет роли в адаптации особей популяции к локальному климатическому режиму, но в связи с наличием коррелятивной изменчивости (Дарвин, 1892) фенофонд популяции по форме семенной чешуи формируется под действием естественного отбора, направленного на приспособление к локальным климатическим условиям.

Однако ранее, вслед за Л.Ф. Правдиным, в монографии, обобщающей результаты совместных исследований С.А. Мамаева и П.П. Попова отмечалось, что форма семенной чешуи не является биологически нейтральным признаком. "Характерным отличием ели сибирской является более раннее выпадение семян из шишек - оно происходит в западной части ареала обычно в сентябре, иногда позже. У ели европейской (*f. acuminata*) семена в шишках находятся гораздо дольше и выпадают в конце зимы. Это в значительной мере связано со строением чешуй, которые вследствие своих больших размеров и мягкой структуры раскрываются медленно. Способствуют более позднему раскрытию шишек и особенности климата Центрально Европы, где в основном сосредоточены насаждения этой разновидности - влажная осень, снежная зима со слабыми морозами, повышенная влажность воздуха. Другие вариации ели европейской с более короткими семенными чешуями начинают выбрасывать семена гораздо раньше. Запаздывание в сроках по сравнению с елью сибирской в данном случае объясняется мягким климатом места обитания этих вариаций ели европейской, поздним наступлением заморозков и медленным иссушением

тканей шишки, что и определяет замедленное раскрывание чешуй. В результате семена европейской ели частично сохраняются в шишках до конца зимы".

Возможно ли, что сроки раскрывания шишек оказываются значимыми для выживания популяции в разных климатических условиях? Первое, самое простое предположение связано с их влиянием на успешность зимовки семян - возможно при более суровых зимах Сибири лучше выживают формы, семена которых зимуют под снегом.

— Какие доказательства в пользу данной гипотезы можно привести? В мягких условиях Европы встречаются формы с семенами, зимующими как под снегом, так и над снегом; в Сибири же, когда жесткие условия зимы (предположительно) лимитируют выживание семян структура популяций по форме семенной чешуи и следовательно синхронности раскрывания шишек более однобразна. С другой стороны нам неизвестны указания на факты пониженной всхожести семян ели вследствие действия на них мороза.

Первая гипотеза может быть дополнена представлениями, о том, что успешность зимовки не обязательно может быть связана с разной устойчивостью семян к действию климатических факторов. Семена, зимующие в шишках на дереве служат основой зимнего рациона целого ряда животных, и прежде всего белки. Таким образом, высокая численность белки теоретически может служить фактором отбора, благоприятствующим выживанию форм с опадающими семенами. Семена, зимующие под снегом, входят в рацион питания мышевидных грызунов. И в условиях Европы, при малой численности белки, но высокой плотности поселения мышевидных грызунов мог действовать отбор на увеличение в популяции доли форм ели, семена которых зимуют на дереве.

Можно предложить еще одну гипотезу, объясняющую биологическую значимость сроков раскрывания шишек и выпадения семян. Анализируя эколого-биологические аспекты смены сосны елью И.С. Мелехов и А.А. Листов (1980) отмечали, что сосна обыкновенная и ель европейская сильно отличаются по дальности распространения семян в связи с разными сроками раскрывания шишек. Шишки сосны раскрываются в мае-июле, семена ее выпадают в период, когда снежный покров отсутствует и разнос по насту невозможен. По-

этому радиус рассеивания семян для сосны составляет 50–100м. Семена ели европейской выпадают в марте-апреле и разносятся по насту на расстояние 300м и более (по данным М.Е. Ткаченко на расстояние 8–10 км). Таким образом, можно предположить, что наличие градиента изменчивости по форме семенной чешуи может быть связано с отбором на дальность распространения семян.

В каких же случаях, формы ели, распространяющие семена на значительные расстояния могут получать преимущество в борьбе за существование перед формами, рассеивающими семена неподалеку от материнского дерева? Прежде всего, в том случае, когда вокруг будет много “свободного жизненного пространства” и будет идти соревнование за скорость овладения им. При этом интенсивнее будут размножаться формы с далеко распространяющимися семенами. Также, в случае, если на локальных участках часто будут уничтожаться все особи популяции, всех возрастных категорий. При этом формы с недалеко распространяющимися семенами буду погибать вместе со своим потомством.

Режим, отвечающий этим условиям, в создается в лесу при частых лесных пожарах. Формы, недалеко рассеивающие семена будут “выбиты” пожарами, подпологовый подрост будет погибать вместе с материнским пологом, а заселяться гарь будет семенами, прилетевшими с незатронутых пожаром участков леса, которые находятся на значительном расстоянии. Заселят гарь в первую очередь острочешуйчатые формы ели, раскрывшие шишки в марте и отпра- вившие свои семена по насту на большое расстояние от материнского дерева. Понятно, что ель не всегда способна возобновиться на гари без смены пород, но возникший на гари березняк, еще без елового подроста – это для семян ели также, по сути “свободное жизненное пространство”.

Приняв эту кажущуюся логичной гипотезу, необходимо посмотреть на следствия, которые из нее вытекают, и проверить насколько они соответствуют фактам. То, как умозрительные следствия из гипотезы будут подтверждаться на фактическом материале может служить критерием верности гипотезы.

Первое умозрительное следствие будет заключаться в том, что в местах с низкой частотой пожаров формы с окружной семенной чешуей должны встре-

чаться в большей доле, чем в окружающих насаждениях. Действительно, целый ряд авторов наблюдал приуроченность округлочешуйчатых форм к переувлажненным экотопам (Панин, 1957; Москвитин, 1959; Милютин, 1963; Юркевич и др. 1974; Письмеров, 1999). Это могло бы быть следствием отличий по засухоустойчивости и влаголюбию у деревьев ели с разной формой семенной чешуи, однако результаты наших дендроклиматических исследований данную версию не подтверждают (Румянцев, 2002; Румянцев, Александрова, 2006).

Второе следствие. Сплошная рубка производит на экосистему еловых действие в основном аналогичное пожару: погибает весь материнский полг, а вместе с ним и выставленный на свет подполковый подрост. Поэтому резкое увеличение интенсивности сплошных рубок в данном районе должно выражаться в общем снижении доли округлочешуйчатых форм в популяции. Резкое увеличение объемов сплошных рубок наблюдалось в областях расположенных к западу от Москвы после 1861 года, что было связано с общим ростом промышленного производства после отмены крепостного права, а в первую очередь со строительством железных дорог, приблизивших рынки сбыта (Якушин, 1946; Цветков, 1957). Сравнение данных о современной фенотипической структуре популяций ели в таких районах как Беловежская пуща (Татаринов, 1989); Тверская область (Татаринов, 1987); Брянская область (Милютин, 1963) показывает исчезновение округлочешуйчатых форм и увеличение доли острочешуйчатых форм.

Следствием из второго заключения является также то, что современная структура популяций должна отражать и степень нарушенности района рубками. Для того чтобы проверить это предположение мы использовали данные П.П. Попова (1999) о географической изменчивости коэффициента формы семенной чешуи в популяциях ели. За критерий интенсивности рубок мы избрали долю площади спелых хвойных древостоев в общей площади спелых древостоев Минсельхоза (Лесной фонд..., 1999). Коэффициент корреляции между двумя рядами данных составляет 0,80. Ряды данных отражены на рис. 1. Используя данные П.Г. Мельника мы так же нашли высокий уровень связи между рядами данных 0,70. Ряды данных отражены на рис. 2. При выборе критерия на-

рушенности района рубками мы руководствовались следующим. Исторически хозяйство в сельских лесах СССР велось гораздо менее системно (Кожухов и др., 2001), поэтому обедненность их структуры в конкретном регионе наиболее ценными древостоями (спелые хвойные) будет на наш взгляд лучше характеризовать антропогенное воздействие на еловые леса в течении последних столетий в данном регионе. Структура лесов МПР более выровнена в соответствии с потребностями непрерывного и неистощительного лесопользования и для целей подобной оценки менее пригодна.

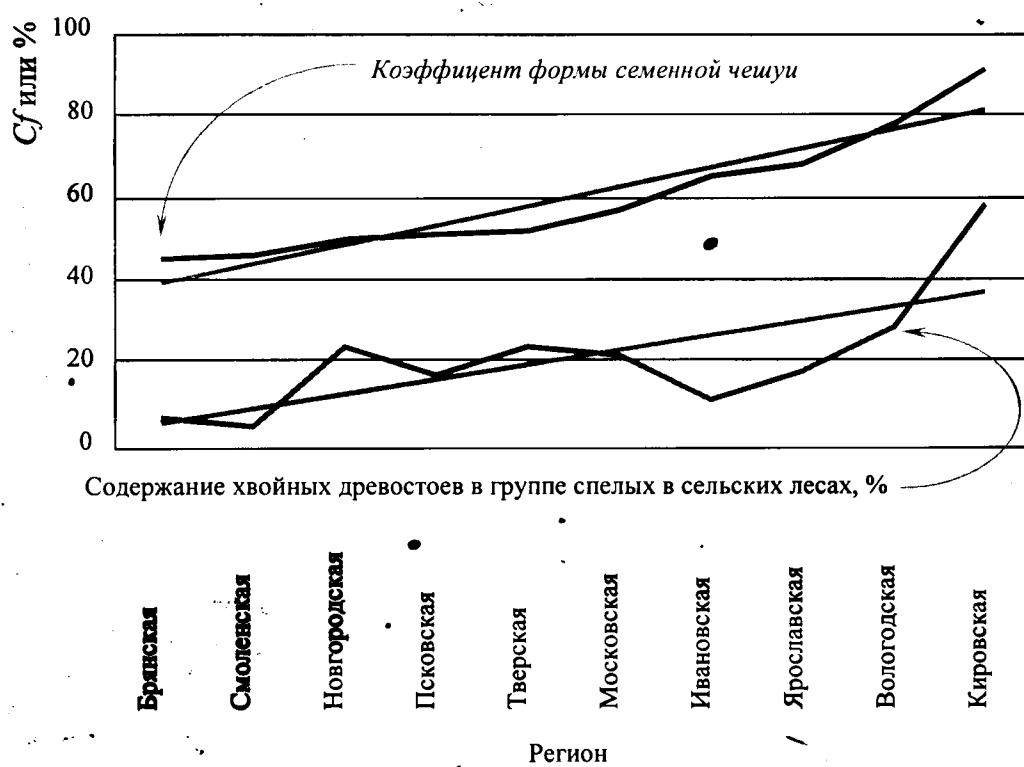


Рис. 1 Сопряженность структуры популяций ели и интенсивности лесопользования (данные П.П. Попова): серая сплошная линия - линейный тренд.

Третье следствие. При заселении свободного от ели экотопа для выживания индивида и последующего оставления им потомства большую роль будет играть скорость его роста в высоту. Как отмечал еще Г.Ф. Морозов: “Биологический смысл роста в высоту - вынести вершину для беспрепятственного пользования светом. Быстрота роста имеет большое значение при борьбе пород друг с другом – как разных видов, так и в пределах одного вида. Экземпляры,

наделенные большей индивидуальной силой роста, скоро приобретают господство над другими, которые при этом и переходят в разряд заглушенных и угнетенных.”. Таким образом, гены ответственные за быстрый рост в молодом возрасте чаще должны встречаться в тех же генотипах, что и гены ответственные за раскрывание шишки в марте (острую форму семенной чешуи).

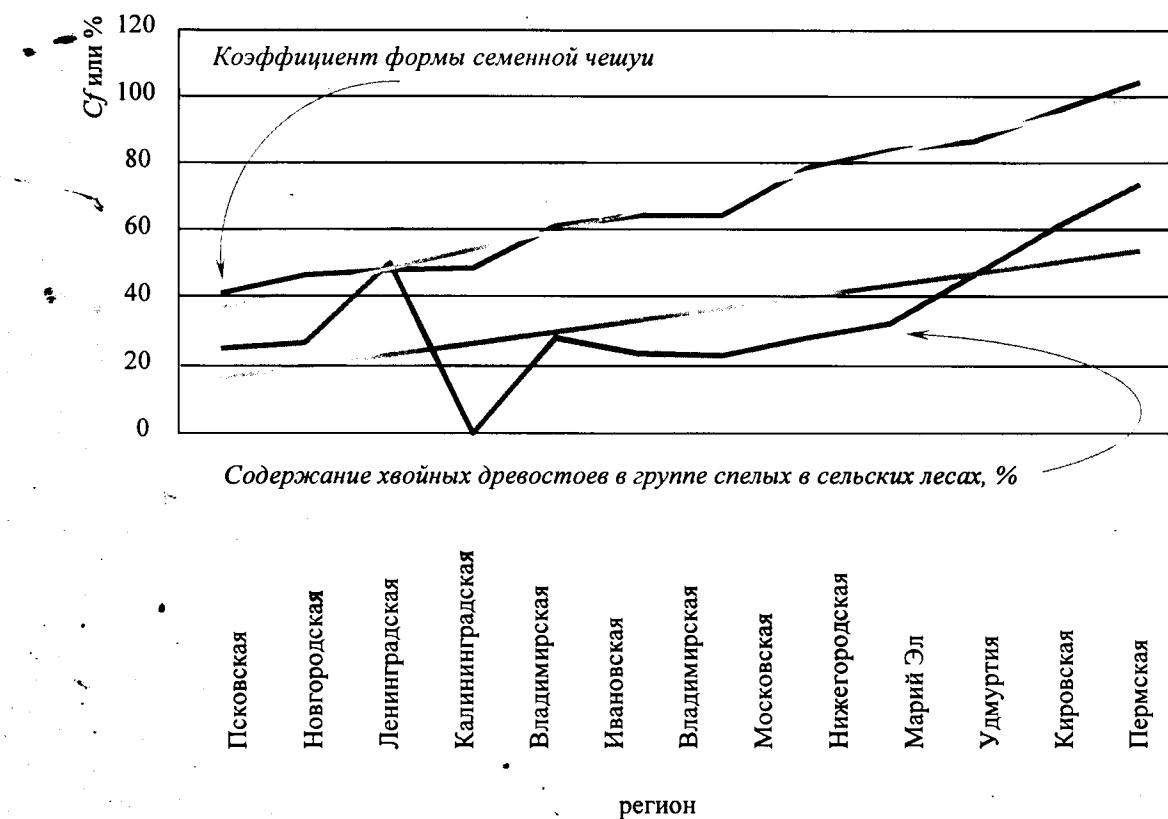


Рис. 2 Сопряженность структуры популяций ели с интенсивностью лесопользования (данные П.Г. Мельника): серая сплошная линия - линейный тренд.

Для подполового подроста быстрый рост бесполезен, материнские деревья по высоте ему ни в коем случае не обогнать, наоборот скорее выгоден медленный рост, не требующий большого количества ресурсов – ведь так подрост может расти гораздо дольше по времени и следовательно имеет больше шансов дождаться смерти дерева верхнего яруса и освобождения жизненного пространства. Есть ли факты, подтверждающие данное следствие? Действительно, известно, что сильнее выраженная заостренность и вытянутость чешуй сопро-

вождается более быстрым ростом семенного потомства популяций (Попов, 1999, 2005).

Подтверждение умозрительных следствий из гипотезы на фактическом материале служит достаточным основанием для вывода о том, что она оказалась близкой к истине.

Подводя итог можно нарисовать следующую картину продвижения ели европейской по Русской равнине, отводя ведущую роль в формировании современной популяционной структуры естественному отбору, направленному на приспособление к антропогенно преобразованной среде. В настоящее время сложно судить, какова была структура популяций ели по фену формы семенной чешуи ели в географическом градиенте после отступления ледника, так как позднее она могла формироваться в тесной связи с заселением территории славянами.

Древнейшее восточнославянское государство было зафиксировано в VI веке в Карпатах у волынян (дулебов) (Греков, 2004) и по видимому в V–VII веке шла миграция славянского населения на север и северо-восток (Гудзь-Марков, 1997). Уже обитая на западе Русской равнины славянские племена практиковали подсечную систему земледелия, о чем, например, свидетельствуют названия месяцев традиционных славянских календарей (польского, чешского, украинского, белорусского). Первый месяц, когда производилась рубка деревьев обозначали как сечень, второй - когда срубленные деревья подсыхают - сухий; третий - когда деревья сжигают для получения золы - березозол, дальше идут травень, цветень, серпень, вересень (от слова вреши-молотить.). Точно также традиционные названия месяцев у чувашей привязаны к собственной системе земледелия, у якутов к рыбному промыслу, у казахов к событиям в жизни скота. (Греков, 2004). Таким образом, можно ставить знак равенства между увеличением численности славянского населения и возрастанием уровня сплошных рубок в лесных массивах. Причем, при подсечной системе земледелия поле используется лишь несколько лет и затем забрасывается, вновь зарастая лесом. Также, при выжигании участков леса не могла не возрасти частота лесных пожаров, что увеличивало и площадь гарей. Следовательно, среда

стала более благоприятной для возобновления острочешуйчатых форм ели, по сравнению с округлочешуйчатыми. Характерно, что самые “острочешуйчатые” популяции ели расположены на территории древнейшего восточнославянского государства.

Появление славян, а затем возрастание плотности их населения должно было вызвать еще один биогеоценотический эффект, повышающий выживаемость семян острочешуйчатых форм (зимующих в шишках), и снижающий вероятность выживания семян округлочешуйчатых форм (зимующих под снегом), а именно существенное снижение численности популяции белки, и увеличение численности популяций мышевидных грызунов.

Посетивший Восточную Европу испано-арабский писатель XI века Абу-Хамид (Древняя Русь..., 2000) описывает товарно-денежные отношения у славян следующим образом: “Рассчитываются они между собой старыми беличьими шкурками, на которых нет шерсти, и которые нельзя ни на что никогда использовать, и которые ни на что не годятся. Если же шкурка головы и шкурка ее лапок целы, то каждые восемнадцать стоят по счету серебряный дирхем... И за каждую из таких шкурок дают отличный круглый хлеб, которого хватает сильному мужчине. На них покупают любые товары: невольниц и невольников, и золото, и серебро... Когда они (шкурки) испортятся в их домах, то их рваные несут в мешках, направляясь с ними на известный рынок...нанизывают их на крепкие нитки... И никто не может отказаться от них, на них продают и покупают”. Сложно ошибиться, предположив, что такого рода денежные отношения снизили численность популяции белки, об этом косвенно свидетельствует и сам источник – в обмене, используются уже никуда не годные шкурки, но обязательно беличьи – что контролируется по голове и лапкам на шкурке. Очевидно, что со снижением численности белки стал выживать больший процент зимующих в шишках семян.

Помимо белки объектом славянского экспорта были меха горностая, куницы, лисицы (Нидерле, 2000). Снижение численности данных видов снимало пресс давления с популяций мышевидных грызунов. Появление же посреди леса участков с посевами злаков расширило для них кормовую базу, сделало ее

более устойчивой, что также должно было способствовать увеличению численности их популяций. Поэтому стала снижаться выживаемость семян у округлочешуйчатых форм ели, семена которых зимовали в подстилке.

Таким образом, есть веские основания полагать, что с появлением на Русской равнине славян экологическая среда стала более благоприятна для форм ели, семена которых зимуют в шишках на дереве и способны распространяться по насту на большие расстояния, т.е. для острочешуйчатых форм, и менее благоприятна для округлочешуйчатых. Несомненно, что при этом шла свободная гибридизация между деревьями ели с разной формой семенной чешуи, что обусловило не полное вытеснение острочешуйчатыми формами округлочешуйчатых, а формирование гибридных елей с промежуточным строением семенной чешуи.

ЛИТЕРАТУРА

- Астрологова Л.Е., Гортинский Г.Б.** Методические указания к проведению полевой практики по ботанике. Архангельск: АЛТИ, 1980. 32 с.
- Багаев С.С.** Культуры карельской березы в подзонах южной тайги (Костромская и Кировская области): Автореф. дис... канд. с.-х. наук. Л. 1988. 13 с.
- Белов С.В.** Лесоводство. М., 1983. 352 с.
- Бобров Е.Г.** Интрогрессивная гибридизация в роде *Picea* // Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород. Свердловск: УНЦ АН ССР. 1974. С. 60-66.
- Войт К.В., Словцов А.М.** Лесосеменное дело. М.-Л.: Гослестехиздат, 1947. Изд. 2. 135 с.
- Волосевич И.В.** К определению возраста ели по коре // Вопросы лесоустройства и таксации лесов Европейского Севера. Вологда: Сев.-Зап. кн. изд-во, 1970. Вып.2. С. 124-134.
- Гниденко В.И.** Выращивание карельской березы в полиэтиленовых и стационарных теплицах // Лесохозяйственная информация. 1978. № 11. С. 12-13.
- ГОСТ 16483** Древесина. Отбор образцов и методы испытаний. М.: Изд-во стандартов, 1985. 216 с.

- Греков Б.Д.** Киевская Русь. М.: ООО “Издательство АСТ”, 2004. 671 с.
- Гудзь-Марков А.В.** История славян. М.: ВИНИТИ, 1997. 488 с.
- Данилов Д.Н.** Изменчивость семенных чешуй *Picea excelsa* // Ботанический журнал. Т. 28. №5. 1943. С. 191-195.
- Дарвин Ч.** Происхождение видов путем естественного отбора. 2-е изд., доп. СПб.: Наука. 2001. 126 с.
- Дворецкий М.Л.** Практические пособие по вариационной статистике. М.: Лесная пром-сть, 1971. 102 с.
- Древняя Русь в свете зарубежных источников /** Под редакцией Е.А. Мельниковой. М.: Логос. 2000. 246 с.
- Евдокимов А.П.** Биология и культура карельской березы. Л.: Лен. ун-т, 1989. 224 с.
- Ермаков В.И.** Механизм адаптации березы к условиям Севера. Л.: Наука, 1986. 144 с.
- Иванова З.Я.** Биологические основы и приемы вегетативного размножения древесных растений стеблевыми черенками. Киев: Наукова думка, 1982. 288 с.
- Исаков Ю.Н.** Генетика и некоторые методологические вопросы лесной селекции // Проблемы лесоведения и лесоводства (Институту леса НАН Беларуси - 75 лет). Сб. науч. тр. Вып. 63. Гомель: ИЛ НАН Беларуси, 2005. С. 149-150.
- Каппер В.Г., Борткевич В.М.** Семенное дело в русском лесном хозяйстве // Тр. Всероссийской лесной конференции. Вып. 1, М.: МЛТИ, 1922. С. 46-58.
- Кобранов Н.П.** Обследование и исследование лесных культур. Л., 1973. 76 с.
- Кожухов Н.И, Коротков С.А., Румянцев Д.Е., Бондаренко В.В., Стоноженко Л.В.** Устойчивое развитие сельских лесов и повышение эффективности ведения хозяйства в них. // Лесной экономический вестник. №2. 2001. С. 28-33.
- Козубов Г.М.** Внутривидовое разнообразие сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris L.*) в Карелии и на Кольском полуострове: Автореф. дисс... канд. с.-х. наук. Л., 1962. 20 с.
- Комиссаров Д.А.** Биологические основы размножения древесных растений черенками. М.: Лесная пром-сть, 1964. 292 с.

- Коровин В.В., Новицкая Л.Л., Курносов Г.А.** Структурные аномалии стебля древесных растений. М.: МГУЛ, 2003. 280 с.
- Корчагов С.А.** Качество древесины сосны обыкновенной в посевах на северном пределе ее ареала (на примере Архангельской области). Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Архангельск, 2002. 20 с.
- Лаур Н.В.** Семенное размножение селекционно улучшенного материала. Лесное семеноводство / А. П. Царев, С. П. Погиба, В. В. Тренин. Селекция и продукция лесных древесных пород. М.: Логос, 2001. С. 153-197.
- Лаур Н.В., Царев А.П.** Отбор плюсовых деревьев и насаждений. Петрозаводск: ПетрГУ, 2005. 36 с.
- Левин В.И.** К вопросу о строении сосняков Архангельской области. Труды АЛТИ, т. XIII. Архангельск, 1949. С. 193-215.
- Леса Республики Коми** / Под ред. Г.М. Козубова, А.И. Таскаева. М.: Дизайн. Информация. Картография, 1999. 332 с.
- Лесной фонд России** (по данным государственного учета лесного фонда по состоянию на 1 января 1998г.) / Справочник. М.: ВНИИЦлесресурс, 1999. 650 с.
- Любавская А.Я.** Селекция и разведение карельской березы. М.: Лесная промстъ, 1966. 123 с.
- Любавская А.Я.** Карельская береза. М.: Лесная пром-сть, 1978. 158 с.
- Любавская А.Я.** Лесная селекция и генетика. М.: Лесная пром-сть, 1982. 286 с.
- Любавская А.Я.** Селекционное значение агротехники выращивания сортового посадочного материала березы карельской // Науч. тр. МЛТИ. 1989. Вып. 221. С. 13-17.
- Малецкий С.И., Левитес Е.В., Батурина С.О., Юданова С.С.** Репродуктивная биология покрытосеменных растений - генетический словарь. Новосибирск. 2004. 106 с.
- Мамаев С.А., Попов П.П.** Ель сибирская на Урале (внутривидовая изменчивость и структура популяций). М.: Наука. 1989. 104 с.
- Махнев А.К.** Интродукция карельской березы на Среднем Урале // Интродукция и акклиматизация декоративных растений. Свердловск, 1982. С. 30-35.

- Мелехов И.С.** Некоторые итоги и задачи изучения концентрированных рубок в лесах Севера / Возобновление леса при концентрированных рубках на Севере. Архангельск, 1954. С. 5-17.
- Мелехов И.С., Листов А.А.** Некоторые аспекты смены сосны елью на Европейском Севере СССР // Лесоведение, №3. 1980. С. 42-51.
- Мельник П.Г., Рубанская О.В., Процкая А.В.** Изменчивость формы семенных чешуй и популяционно-географическая структура ареала ели в Центральной и Восточной Европе // Мат. IV Междунар. конф. молод. уч. "Леса Евразии - Восточные Карпаты". М.: МГУЛ. 2004. С. 169-171.
- Милютин Л.И.** Формы ели Брянской области, их лесоводственное и хозяйственное значение. Автореф. дис. ...канд с.-х. наук. Красноярск. 1963. 20 с.
- Молотков П.И., Паттай И.Н., Давыдова Н.И. и др.** Селекция древесных пород. М.: Лесная промышленность, 1982. 222 с.
- Молотков П.И.** Проявление признаков "карелистости" у березы при выращивании ее в районе г. Харькова // Лесоводство и агролесомелиорация. 1984. Вып. 69. С. 21-23.
- Морозов Г.Ф.** Избранные труды. М.: ВНИИЛМ. 2004. 57 с.
- Наквасина Е.Н., Шаврина Е.В.** Геоботанические исследования. Архангельск, ПГУ, 1998. 40 с.
- Наставление по лесосеменному делу.** ГУ лесного хозяйства и охраны леса при СМ РСФСР. М., 1963, 64 с.
- Непогодьева Т.С., Сизов И.И., Барабин А.И., Улисова Н.В.** Культуры сосны из инорайонных семян на Европейском Севере // Материалы отчетной сессии по итогам научно-исследовательских работ в девятой пятилетке. Архангельск, 1976. С. 25-28.
- Нидерле Л.** Славянские древности. М.: "Алтей", 2000. 590 с.
- Огиевский В.В., Хиров А.А.** Обследование и исследование лесных культур. Л., 1967. 50 с.
- ОСТ 56-69-83** Площади пробные лесоустроительные. Метод закладки. М.: Изд-во стандартов, 1983. 60 с.

ОСТ 56-81-84 Полевые исследования почвы. Порядок и способы проведения работ, основные требования к результатам. М.: Изд-во стандартов, 1984. 30 с.

Отчет о НИР (промежуточный): Внутривидовая изменчивость хвойных и изучение состояния лесорастительных сообществ в условиях загрязнения атмосферы Северо-Двинского бассейна. Рук. С.Н. Тарханов. № ГР 01 200.112255. Архангельск: ИЭПС УрО РАН, 2004. 350 с.

Панин В.А. Лесоводственные особенности форм ели средней тайги Европейской части СССР.// Молодые лесоводы сорокалетию Великого Октября. М.: Научно-техническое общество сельского и лесного хозяйства. 1957. С. 48-58.

Паршевников А.Л. Руководство по полевому исследованию лесных почв. Архангельск, АИЛиЛХ, 1974. 46 с.

Письмеров А.В. Флористические особенности коренных лесов (Русская равнина и Предуралье) // www.ecoline.ru/news/JUL97/JUL.txt (16 декабря 1999).

Побединский А.В. Изучение лесовосстановительных процессов. Методические указания. Красноярское кн. изд-во, 1962. 63 с.

Погиба С.П. Селекционная инвентаризация культур карельской березы в Загорском мехлесхозе // Науч. тр. МЛТИ. 1982. Вып. 139. С. 166-168.

Погиба С.П. Селекционно-генетические основы плантационного разведения карельской березы: Автореф. дис... канд. с.-х. наук. М., 1988. 16 с.

Погиба С.П., Казанцева Е.В., Смирнова Т.А. Изменчивость карельской березы в географических культурах Московской области // Науч. тр. МГУЛ. 1995. Вып. 280. С. 128-132.

Погиба С.П., Казанцева Е.В. Фенетический анализ популяций карельской березы и ее географических культур // Тез. докл. II Междунар. конф. "Строение, свойство и качество древесины-96". М.: МГУЛ, 1996. 27 с.

Полевой справочник таксатора. Архангельск: Сев-Зап. кн. изд-во, 1971. 196 с.

Полубояринов О.И. Плотность древесины. М.: Лесная пром-сть, 1976. 160 с.

Попов П.П. Ель на востоке Европы и в Западной Сибири: популяционно-географическая изменчивость и ее лесоводственное значение. Новосибирск: Наука. 1999. 169с.

- Попов П.П.** Ель европейская и сибирская: структура, интеграция и дифференциация популяционных систем. Новосибирск: Наука. 2005. 231с.
- Пороки древесины.** ГОСТ 2140. М., 1981 60 с.
- Правдин Л.Ф.** Задачи и методы современного лесного семеноводства. М.: Гослесбумиздат, 1963. 48 с.
- Правдин Л.Ф.** Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М.: Наука, 1964. 172 с.
- Правдин Л.Ф.** Ель европейская и ель сибирская в СССР. М.: Наука, 1975. 178 с.
- Прозина М.Н.** Ботаническая микротехника. (Учеб. пособие для гос. ун-тов). М.: Высшая школа, 1960. 206 с.
- Проказин А.Е.** Состояние работ по сохранению генетического фонда основных лесообразующих пород в России и зоне деятельности Центрлессем // Мат. совещ.: Программы сохранения и постоянного воспроизводства лесных генетических ресурсов в новых независимых государствах бывшего СССР. Беловежа. 1996. С. 46-50.
- Родин А.Р., Мерзленко М.Д.** Методические рекомендации по изучению лесных культур старших возрастов. М.: ВАСХНИЛ, 1983. 36 с.
- Романовский М.Г., Погиба С.П., Зайцева Т.Л.** Возрастные изменения морфологической структуры насаждений карельской бересклета // Генетика. 1987. Т. 23., №7. С. 1230-1239.
- Ромедер Э., Шенбах Г.** Генетика и селекция лесных пород. М.: Сельхозиздат. 1962. 268 с.
- Румянцев Д.Е.** Результаты дендрохронологического анализа деревьев ели с разной формой семенной чешуи // Науч. тр. МГУЛ. Вып 315 М.: МГУЛ. 2002. С. 96-98.
- Румянцев Д.Е., Александрова М.С.** Дендрохронологическая диагностика отдельных экологических свойств у видов *Picea* // Бюллетень Главного Ботанического сада РАН. Вып. 190. М.: Наука. 2006. С. 87-93.

- Сакс К. А., Бандер В. Л.** Новые данные о происхождении карельской берески. Тр. Ин-та экологии растений и животных АН СССР. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1975, С. 91.
- Скляров Г.А., Шарова А.С.** Методические указания к изучению почв в лесах Европейского Севера. Архангельск: АЛТИ, 1972. 26 с.
- Соколов Н. О.** Карельская береска. Петрозаводск: Госиздат Карело-Финской ССР, 1950. 114 с.
- Тарасенко М.Т.** Зеленое черенкование садовых и лесных культур (теория и практика). М.: Изд-во МСХА, 1991. 270 с.
- Тарханов С.Н., Щекалев Р.В.** Внутривидовые формы хвойных устьевой области реки Северной Двины в условиях атмосферного загрязнения // Актуальные проблемы экологии: Матер. межд. конф. Гродно, 2004. С. 23.
- Татаринов В.В.** Сравнительный анализ фенотипической изменчивости популяций ели в сообществах еловых лесов центральной части Русской равнины // Ботанический журнал. 1987. Т. 72. №2. С. 229-238.
- Татаринов В.В.** Внутривидовая изменчивость ели на юго-западной границе ее сплошного распространения // Популяционные исследования растений в заповедниках. М.: Наука. 1989. С. 19-33.
- Толстопятенко А.И.** Биология плодоношения карельской берески и результаты учета ее географических посевов: Автореф. дис... канд. с.-х. наук. Л., 1971. 22 с.
- Тольский А.П.** Лесное семеноводство. М.-Л.: Гослесбумиздат, 1950. 166 с.
- Турецкая Р.Х.** Физиология корнеобразования у черенков и стимуляторы роста. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 280 с.
- Туртиайнен М., Юнтуунен А.** Заготовка и переработка семян. Лесная служба Финляндии (перевод серии пленок). 2000. 60 с.
- Указания по разработке проектов организации объектов постоянной лесосеменной базы на селекционной основе.** Союзгипролесхоз, М., 1986, 227 с.
- Указания по лесному семеноводству в Российской Федерации.** М.: Федеральная служба лесного хозяйства России, 2000. 198 с.
- Фурст Г.Г.** Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. М.: Наука, 1979. 155 с.

Царев А.П., Лаур Н.В. Генотипическая оценка плюсовых деревьев сосны обыкновенной по росту их вегетативного потомства // Проблемы лесоведения и лесоводства. Сб. науч. тр. Вып. 63. Гомель: ИЛ НАН Беларуси, 2005. С. 252-254.

Цветков М.А. Изменение лесистости Европейской России с конца XVII столетия по 1914 год. М.: АН СССР. 1957. 213 с.

Шварц С. С. Экология и эволюция. М.: Звание, 1974. 64 с.

Щекалев Р.В., Тарханов С.Н. Динамика радиального прироста ствола у деревьев сосны с различной шириной кроны в дельте Северной Двины // Актуальные проблемы. Тр. БГИТА. Вып. 5. Брянск, 2002. С. 52-55.

Щекалёв Р.В., Тарханов С.Н. Динамика состояния сосновых древостоев Северо-Двинского региона при аэротехногенном загрязнении // Стационарные лесоэкологические исследования. Сыктывкар: ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2003. С. 151-152.

Щекалев Р.В. Изменчивость прироста и качества древесины сосны обыкновенной в естественных насаждениях Северо-Двинского бассейна в условиях аэротехногенного воздействия: Автореф. дис... канд. биол. наук. Сыктывкар: ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2004. 21 с.

Щекалев Р.В., Тарханов С.Н., Торлопова Н.В., Капиталинин Д.Ю. Радиальный прирост сосны обыкновенной как индикатор загрязнения лесных экосистем бассейна Северной Двины. Деп. в ВИНТИ 23.06.2004. № 1070 - В2004. 20 с.

Щербакова М.А. Генэкология ели обыкновенной *Picea abies* (L.) Karst. в разных лесорастительных районах: Автореф. дис... канд. биол. наук. Красноярск, 1973. 26 с.

Этверк И.Э. Разнообразие ели обыкновенной в Эстонской ССР: Автореф. дис. докт. с.-х. наук. Таллин, 1974. 131 с.

Юркевич И.Д., Голод Д.С., Парfenov В.И., Сидорович Е.А., Чубанов К.Д. Формовое разнообразие древесных растений в лесах Белорусской ССР // Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород. Свердловск: УНЦ АН СССР. 1974. С. 51-59.

Яблоков А.С. Лесосеменное хозяйство. М. 464 с.

Якушев М.Р. Леса Смоленской области (материалы по истории лесов области). Смоленск: СКНИИ, 1946. 85 с.

Etholen K. Kokemuksia visakoivun kasvatuksesta Lapissa // *Silvafennica*. 1978. V. 12. P. 264-274.

Humphreys D., Gosens J., Jackson M.J., Plasmeijer A., Wouter van Betuw, Mohren F. Biotechnology in the Forest? Policy Options on Research on GM Trees / European Forest Institute. Discussion Paper, 12. 2005. 35 p.

Zobel B., Talbert J. Applied Forest Tree Improvement / Printed in United States of America. New York: John Wiley & Sons, 1984. 505 p.

ГЛАВА II

РЕАКЦИИ НА СТРЕССОВЫЕ НАГРУЗКИ

МЕТОДЫ ОТБОРА ПОКАЗАТЕЛЕЙ И ПАРАМЕТРОВ ДЛЯ ОЦЕНКИ ИЗМЕНЕНИЙ СОСТОЯНИЯ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Рассмотрим выдвигавшиеся критерии выбора параметров. Эта проблема подробно обсуждена в плане параметрического описания биогеоценоза. Схема выбора параметров состоит из двух этапов. На первом - стратегическом - исходя из цели исследования, строится модель, и определяются параметрические характеристики, необходимые для построения этой модели. На втором - тактическом - определяются наиболее рациональные способы получения требуемых параметрических характеристик, для чего проводится отбор оптимальных параметров. Предлагается несколько принципов выбора (Куркин, 1980):

1. Для интегральных характеристик необходимо искать способы их целостной оценки, а не получать последние путем суммирования;
2. Предпочтение необходимо отдавать таким параметрам, измерение которых не требует разрушения объектов;
3. Характерное время изменения параметров должно совпадать с характерным временем процессов;
4. Параметр должен быть жестко функционально связан с характеризуемым процессом;
5. Принцип функциональной изометричности: "масштаб" параметра должен соответствовать "масштабу" процесса (например, для оценки действия фитофагов, повреждающих точки роста растений, параметром должна служить их численность, а не биомасса).

Выдвигаются и другие требования к переменным. Параметр должен:

1. относиться к процессам с гомеостатическим механизмом регулирования;

2. давать неспецифический отклик на разные факторы;
3. давать отклик, существенно превышающий природный фон;
4. обладать минимальным временем формирования отклика;
5. продолжительно фиксировать отклик и не требовать длительного времени для его измерения;
6. несложно и недорого измеряться (Трофимов, 1990);
7. относиться к процессам с гомеостатическим механизмом регуляции;
8. давать неспецифический отклик;
9. быть интегральными характеристиками (Федорову, 1977).

Рассматриваемое множество показателей можно разделить на две неравнозначные группы. Первую группу составят показатели, удовлетворяющие, по крайней мере, одному из основных критериев, во вторую войдут коррелятивные показатели, удовлетворяющие, например, только четвертому критерию. Различия между этими двумя группами касаются интерпретации наблюдающихся изменений. Изменения первых могут быть непосредственно интерпретированы в ценностных шкалах, вторых - нет. Другими словами, если изменяется основной показатель, можно непосредственно сказать, плохо это или хорошо. В отношении же коррелятивных переменных такого заключения сделать нельзя. Но коррелятивные переменные, как правило, должны быть опережающими индикаторами, т. е. свидетельствовать об изменении основных параметров в будущем. В качестве примеров в отношении искусственных насаждений, по-видимому, могут служить: основные показатели - бонитет насаждения, запас древостоя, а коррелятивные - отражающие изменение состояния листового аппарата.

Для формирования перечня переменных предложено несколько подходов и направлений:

1. концептуально-балансовые модели экосистем (Базилевич и др., 1986);
2. обобщения, касающиеся реакции биосистем разных рангов на техногенные воздействия (Алексеев, 1990);

3. списки переменных, информативных для геосистемного мониторинга (Исаев и др., 1986).

В работах многих авторов (Тихомиров, 1984) отмечено, что снижение производительности и другие подобные эффекты могут проявиться не сразу, а через некоторое время. Поэтому для их прогноза необходимо использовать более чувствительные показатели клеточного уровня. Это положение представляется весьма плодотворным, поскольку позволяет разделить показатели по степени важности.

Измерение параметров продукции всего биогеоценоза затруднительно, поэтому для оценки предлагается использовать популяции видов, играющих наиболее важную роль в круговороте вещества (виды – эдификаторы и доминанты), в качестве которых может выступать древесная растительность. Особое внимание должно быть уделено “критическим звеньям” экосистем. Например, в лесных биогеоценозах ими являются хвойные породы.

Академиком С.С. Шварцем была поставлена задача построения “теории измененного мира”, для этого необходимо всестороннее изучение экосистем, развивающихся под влиянием антропогенного воздействия на фоне разных физико-географических условий (Садыков, 1991).

Важнейшим в этой связи стало положение (Шварц, 1979) о том, что антропогенное упрощение экосистем - это не обязательно их деградация, а эволюция в новых условиях. При этом не все последствия нежелательны. Если в измененной человеком среде биогеоценоз поддерживает себя как систему в оптимальном состоянии, это значит, что степень антропогенного воздействия не превышает его адаптационных возможностей.

При этом, одним из главных ориентиров для конструирования искусственных биогеоценозов является синтез большого количества продуктов растительного происхождения для удовлетворения потребностей населения и, в данном случае “...есть все основания считать его «хорошим», независимо от того, развивается ли он в естественной или урбанизированной среде” (Шварц, 1979).

Отмечается, что при обосновании ценностных ориентиров для оценки состояния экосистем неприемлемо интерпретировать антропогенные трансформации исключительно как деградацию, при этом указывается, например, на распространенную смену ельников и сосняков березняками, дубрав - буковыми лесами. "Но становится ли при этом хуже природе?" (Криволуцкий и др., 1986).

Известен следующий подход к определению допустимости изменений в экосистемах: "Если нарушения в экосистемах под действием антропогенных нагрузок существенно слабее возможных естественных изменений и не приводят к необратимым последствиям, такие экологические нарушения следует признать допустимыми" (Тихомиров, Розанов, 1985). Это позволяет принять следующий универсальный критерий - правомерность снижения продуктивности на 20–25%.

Как видно, критерии, предлагаемые разными авторами, существенно пересекаются и для выбора показателей можно руководствоваться ролью компонента:

1. в круговороте вещества - энергии и в поддержании устойчивости системы;
2. в осуществлении вклада в функционировании систем более высокого ранга;
3. в выполнении социально-экономических и эстетических функций;
4. а также высокая чувствительность, надежность и малое характерное время реагирования на действие техногенных факторов.

Обращая внимание на различную ценность экосистем отмечается, что допустимость нагрузки определяется целями природопользования (Израэль и др. 1991). С этой точки зрения все экосистемы можно разделить на три категории:

1. уникальные (заповедные);
2. широко распространенные (естественные);
3. сильно преобразованные (искусственные).

В экосистемах первой категории нагрузка должна исключать выпадение любого вида; для второй - допустимы некоторые изменения, но так, чтобы сохранялось высокое качество среды; в искусственных экосистемах возможны

любые обоснованные изменения в соответствии с намеченными целями (Шварц, 1979).

К настоящему времени выполнено много работ, посвященных анализу воздействия атмосферных загрязнений на лесную растительность. Имеется достаточно данных о накоплении поллютантов в растениях, а также физиологических реакциях и соответствующих анатомических и морфологических отклонениях. В ряде работ приведены шкалы чувствительности различных видов к основным загрязнителям, иногда с указанием пороговой дозы (Бялобок, 1988), Много исследований посвящено анализу биохимических изменений (особенно в органах ассимиляции), вызываемых поллютантами (Биоиндикация..., 1988; Burton, 1986; и др.). Хорошо изучены признаки острых и хронических повреждений у основных видов деревьев-лесообразователей (Алексеев, 1990). Все эти данные позволяют осуществлять биоиндикацию на уровне вида. Высказывается мнение (McLaughlin, 1985), что именно на этом уровне возможно выявление таких сигналов, которые могли бы быть замечены, прежде чем влияние на всю экосистему станет видимым и значимым.

В лесном хозяйстве существует множество различного рода методических рекомендаций, инструкций, указаний, методик, устанавливающих применение разработанных нормативов техногенного воздействия, показателей и методов их определения. Главным образом рассматриваются вопросы сохранения естественных экосистем, насаждений и особое внимание уделяется уникальным и заповедным (Мартынюк и др., 2004), менее изученными остаются вопросы, касающиеся выявления и определения допустимости аномалий, техногенных изменений в искусственных насаждениях. (Курносов, 2002).

Проведенный анализ подходов к решению проблемы определения нормы и оценки состояния лесных насаждений в условиях антропогенного воздействия показал следующее:

1. Разработанные основные теоретические и методические установки по решению проблемы оценки нормы состояния лесных насаждений свидетельству-

ют о том, что она должна решаться отдельно для каждого конкретного случая в соответствии с целевым назначением насаждений и их ценностью;

2. Искусственные лесные насаждения отличаются по целевому назначению, структуре, происхождению от естественных и заповедных, и в этой связи оценка их состояния в техногенных условиях должна осуществляться самостоятельно, и совершенствоваться с учетом наследственной изменчивости и устойчивости к новым антропогенным факторам.

ОЦЕНКА НОРМЫ СОСТОЯНИЯ ЛЕСНЫХ НАСАЖДЕНИЙ

Абсолютной или идеальной чистоты воздуха на Земле не существует, поэтому состояние среды, в которой выращиваются лесные насаждения, следует принимать как допустимое, необходимое для их сохранения, нормального развития, роста и осуществления целевых функций. В этой связи известный вопрос о норме состояния растительности (Садыков, 1991) необходимо рассматривать с учетом адаптивных признаков, наследственной изменчивости и устойчивости к новым антропогенным экологическим факторам.

Само понятие “норма” отнюдь не ново для лесной науки. Обычные лесоводственные понятия бонитета леса и почвы, типа леса и так далее - то есть любые описания идеальных объектов - это описания соответствующих норм. Особенно активно понятие нормы стало использоваться сравнительно недавно - начиная с 70-80-х годов - в связи с развитием прикладных аспектов, когда оно лишь приобрело специфический “антропогенный” оттенок.

Общие проблемы нормы и патологии экосистем рассмотрены в трудах исследователей (Федоров, Левич, 1978; Федоров и др., 1982). В.Д. Федоров (1976) одним из первых поставил вопрос о том, “что такое хорошо, что такое плохо” для экосистемы. Он также одним из первых указал на необходимость установления предельно допустимых уровней техногенного воздействия.

Нередко происходит смешение понятий “норма” и “норматив”, но необходимо производить их разделение: нормы отражают реальное состояние объекта, а норматив - степень его познанности, т.е. норматив есть отражение объективной нормы, которое может быть и неполным.

В противовес пониманию нормы организма как среднего существует понимание нормы как зоны оптимального функционирования живой системы. По А.А. Королькову и В.П. Петленко (1977) наиболее рациональным определением нормы живых систем является характеристика ее как функционального оптимума. Такого же мнения придерживаются и другие авторы (Сорвачев, 1983). В соответствии с этим под нормой понимается “...интервал, в пределах которого количественные изменения колебаний в физиологических процессах способны удерживать основные жизненные константы на уровне физиологического оптимума” (Корольков, Петленко, 1977).

Процесс трансформации лесного сообщества по мере удаления от нормального состояния можно представить как последовательную смену стадий:

1. Стадия выпадения чувствительных видов. Наблюдается элиминация наиболее чувствительных видов эпифитных лишайников. По большинству остальных параметров экосистемы неотличимы от фонового уровня;
2. Стадия структурных перестроек. Регистрируется ухудшение санитарного состояния древостоев, но плотность древостоя и его запас не изменяются. Происходят изменения в травяно-кустарниковом ярусе (выпадают чувствительные виды лесного разнотравья). Значительно уменьшается численность дождевых червей. Замедлены процессы, осуществляемые почвенными микроорганизмами. Незначительно увеличивается толщина подстилки. Существенно уменьшаются разнообразие и обилие эпифитных лишайников. Параметры населения птиц и мелких млекопитающих остаются на уровне фона;
3. Стадия частичного разрушения. Древесный ярус угнетен и изрежен, значительно уменьшены его запас полнота, нарушено возобновление. В травяном ярусе почти отсутствуют лесные виды, которые заменены луговыми и видами-эксплерентами. Повышена кислотность верхних почвенных горизонтов,

из них выносятся обменный кальций и магний. Активизируются эрозионные процессы. Биологическая активность почвы резко снижена. Крупные почвенные сапрофаги отсутствуют. Уменьшена скорость деструкции опада, который накапливается в виде толстого слоя подстилки. Лишайниковый покров сохраняется только у самого основания стволов, представлен одним - тремя устойчивыми видами. Происходит элиминация крупных лесных видов птиц, меньше общая плотность орнитонаселения. В то же время наблюдается вселение синантропных видов и видов, приуроченных к открытым местообитаниям (это характерно для населения птиц, мелких, млекопитающих и муравьев). Беспозвоночные - хортобионты увеличивают численность;

4. Стадия полного разрушения ("коллапса"). Древесный ярус полностью разрушен, сохраняются лишь отдельные сильно угнетенные экземпляры деревьев. Травяной ярус представлен одним - двумя видами злаков, в увлажненных местах встречается хвощ. В микропонижениях встречаются "захоронения" неразложившегося опада. Биологическая активность почвы снижена до нуля. Типично почвенные животные отсутствуют (только под куртинами мха и в "захоронениях" опада встречаются личинки щелкунов и литобииды). Группировки птиц и мелких млекопитающих не поддерживают свою структуру и существуют за счет притока мигрантов с соседних участков.

Приведенное деление на стадии достаточно условно, поскольку между ними имеются соответствующие переходы. Тем не менее, характерные сообщества разных стадий отличаются друг от друга достаточно отчетливо и такое представление традиционно для прикладных исследований (Аржанова, Елпатьевский, 1990).

Общее направление техногенных смен противоположно ходу естественных сукцессий и может быть охарактеризовано как движение вспять. Состояние техногенной пустыни аналогично стадии пионерного сообщества при демутационных сукцессиях. По мере увеличения нагрузки экосистема как бы продвигается к нему от климаксного (фонового) состояния через ряд последовательных стадий. Но в значительной степени это сходство внешнее, поскольку

механизмы, лежащие в основе техногенных и естественных смен, естественно, различны.

Техногенная сукцессия сопровождается снижением общего биологического разнообразия, падением продуктивности и упрощением структуры, замедлением и разрывом круговорота биогенов. Тормозятся как продукционные, так и деструкционные процессы, нарушается баланс между ними. Ряд структурных элементов полностью элиминируется (лесное разнотравье, почвенные сапрофаги, эпифитные лишайники и др.). Все это дает основание рассматривать наблюдающиеся изменения не просто как трансформацию экосистемы, а именно как ее деградацию. Две последние стадии очевидно патологичны. Переход к ним означает для экосистемы полную потерю устойчивости как способностиозвращаться в исходное состояние. Таким образом, для определения нормы необходимо решить вопрос о состоянии системы.

Вопрос нормы был также рассмотрен В.Д. Федоровым и А. П. Левичем (Федоров, Левич, 1978; Федоров и др., 1982) и по способу формирования ими выделены несколько вариантов норм.

При проведении опытов с популяциями и сообществами предлагается использовать эмпирическую норму, в качестве которой выступает так называемый контроль. Такое понимание нормы широко распространено в практике лесоводственных экспериментов, когда контроль (объекты, не подвергающихся исследуемому воздействию) по своей задаче должен быть близким к норме (Строганов, 1983). Очевидно, что здесь норма выступает в качестве вспомогательного рабочего понятия.

Формулировка критериев нормальности особенно необходима при создании искусственных лесных насаждений, поскольку в данном случае критерии выступают непосредственно частью управляющих решений. По В.В. Плотникову (1986), основные цели человека при этом - максимальная чистая продукция и максимальная устойчивость. Особый акцент делается на последнем: "Человек все чаще вынужден прибегать к созданию именно устойчивых биогеоценозов, иной раз, пренебрегая их прочими полезными свойствами".

Проблема выбора необходимых показателей рассматривалась не однократно (Федоров, 1976, Федоров, Левич, 1978; Федоров и др., 1982). В частности, предлагается использовать интегральные параметры, которые могут быть быстро и надежно измерены инструментально (например, общее количество хлорофилла и АТФ); неспецифические отклики на разные воздействия (например, снижение видового разнообразия). Наконец, основное требование - параметры должны относиться к процессам с гомеостатическими механизмами регуляции.

В качестве одного из критериев допустимости нагрузки, пригодных для практической реализации, принимается (Израэль, 1984) такая нагрузка, при которой отклонение от нормального, понимаемого как среднее, состояния не превышает в среднем естественных флюктуаций.

Это может следовать и из того, что устойчивое (равновесное) состояние наиболее вероятно и нормальным будет наиболее вероятное состояние в заданных условиях (наиболее вероятное соотношение частей системы). Такой способ определения нормального состояния считается наиболее естественным и традиционным, примером чего могут быть широко используемые понятия бонитета и типа леса (Пузаченко, 1992).

Высшая растительность играет ключевую роль в большинстве наземных экосистем. Являясь первичными продуцентами, растения определяют все природные статьи баланса вещества и энергии. Трансформация растительности в результате сильного техногенного загрязнения кардинально меняет внешний облик экосистемы и влечет за собой изменение всего ее внутреннего мира.

Установлено, что при аэротехногенном загрязнении среды наибольшему повреждению подвергается древостой (Кулагин, 1974). При этом фиксируется уменьшение сомкнутости полога, плотности древостоя, его плотности и запаса (Алексеев, 1990; McLaughlin, 1985; Sienhiegwieg, 1989). Наблюдаются понижение класса бонитета и уменьшение продуктивности (Шялятене, 1988; McLaughlin, 1985).

Обычно выделяют три группы показателей состояния, которые могут использоваться для обнаружения реакций на антропогенные факторы:

1. параметры насаждения (сомкнутость полога, полнота древостоя, класс бонитета, запас и санитарное состояние);
2. возобновление лесообразующих пород (количество и качество подроста);
3. напочвенный покров (видовой состав, биомасса, соотношение экотипов, ценотипов и так далее).

Наибольшее значение имеет первая группа, поскольку древостой принимает на себя основную негативную нагрузку, определяя все последующее состояние экосистемы.

Показатели второй группы менее информативны. Обычно наблюдается не столько прямое действие токсикантов на процесс возобновления, сколько косвенное (через изменение ценотической среды). Это затрудняет интерпретацию результатов.

Из третьей группы особого внимания заслуживает флористический состав, изменение которого является типовой реакцией любого фитоценоза на стрессовое воздействие (Лесные экосистемы..., 1990; Шляттене, 1988; McLaughlin, 1985; Sienhiegwieg, 1989; и др.). Травяно-кустарничковый ярус наиболее мобилен и раньше древостоя реагирует на изменение среды.

Определенное значение имеет изучение действия токсикантов на процесс возобновления. Обычно отмечается снижение семенной продуктивности и всхожести семян в условиях загрязнения (Лесные экосистемы..., 1990; McLaughlin, 1985).

Возобновление на стадии подроста при атмосферном загрязнении изучено менее подробно. В большинстве работ этот вопрос едва затронут (Лесные экосистемы..., 1990). Показано изменение соотношения категорий состояния молодняка сосны в зависимости от расстояния до источника эмиссии (Шляттене, 1988). Отмечается снижение общей успешности возобновления в условиях загрязнения (Сыроид, 1987).

При анализе травяно-кустарникового яруса авторы (Сыроид, 1987; Маркин, 1991; Шялятене, 1988; McLaughlin, 1985; Sienhiegwieg, 1989) в первую очередь регистрируют изменение флористического состава, сопровождающееся уменьшением общего видового богатства. Обычно наблюдается как выпадение чувствительных видов и усиленное развитие толерантных, так и внедрение в сообщество видов, ранее для него не характерных, но оказавшихся хорошо приспособленными к новым условиям. При этом общая биомасса травостоя может не претерпевать закономерных изменений (Степанов, 1988). Отмечено, что в условиях средней тайги действие выбросов медеплавильных комбинатов приводит к выпадению видов лесного разнотравья, увеличению доли злаков, синантропных и луговых видов (Махнев и др., 1990).

Анализ предложенных подходов позволяет выделить три основные качественные индикатора хорошего качества искусственных экосистем, насаждений:

1. большая продуктивность и продукция;
2. разнообразная продукция необходимого качества;
3. высокая устойчивость к техногенному воздействию.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОСТОЯНИЯ СОСНОВЫХ НАСАЖДЕНИЙ В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ

В настоящее время важнейшим фактором, влияющим на функционирование лесных биогеоценозов, является воздушное промышленное загрязнение. Крупнейшим загрязнителем воздуха Сыктывкарского промузла является предприятие целлюлозно-бумажного производства ОАО “Монди Бизнес Пейпа Сыктывкарский Лесопромышленный Комплекс” (МБП СЛПК). Основными компонентами его атмосферных выбросов являются окислы азота и серы, ментилмеркаптан, неорганическая пыль и др. В зоне аэробиогенного загрязнения преобладают сосновые леса. В условиях хронического загрязнения их структура и функционирование постепенно перестраиваются. Наиболее чувствитель-

ными к изменениям экологических условий являются сосняки лишайниковые (Торлопова, Робакидзе, 2003).

Цель работы состоит в оценке изменения структуры и состояния сосновых фитоценозов лишайникового типа леса за семилетний период в условиях аэро-техногенного воздействия со стороны предприятий целлюлозно-бумажной промышленности.

Район исследований расположен в зоне средней тайги (Республика Коми). Для оценки воздействия выбросов комбината на насаждения в 1998-1999 гг. на разном расстоянии от источника эмиссии загрязняющих веществ нами заложены постоянные пункты наблюдений (ПП). В 2005 году проведены повторные исследования по локальному мониторингу влияния эмиссий на лесные фитоценозы. Повторные измерения проводили на 7 ПП: фоновые насаждения (3 шт.) расположены на расстоянии более 50 км к северу от МБП СЛПК и опытные на расстоянии менее 11 км от источника эмиссии (участки №5 и №13 расположены к северо-востоку, а №14 и №17 - к востоку от комбината) (рис. 1). Таксационное описание проведено согласно общепринятым в лесной таксации методам (ГОСТ 16128, Захаров, 1967).

Описание подроста проводили согласно принятой методике (Мелехов и др., 1965). В категорию полроста относили деревья с диаметром менее 6 см и не ниже 0,25 м. Классификацию подроста с учетом его состояния проводили по категориям благонадежности: "благонадежный", "неблагонадежный" и "сухой" (Лесотаксационный справочник..., 1986).

Сосняки лишайниковые (*Pinetum cladinosum*) представлены вторичными приспевающими и спелыми древостоями послерубочного и послепожарного происхождения. Они развиваются на боровых террасах на железистых подзолах. Древостои чистые по составу, разновозрастные и низкой продуктивности. Подлесок отсутствует. Подрост состоит в основном из сосны иложен по участкам куртинами, общее количество колеблется от 300 до 3000 шт*га⁻¹. Слабо развитый травяно-кустарничковый ярус представлен брусникой, пятнами

толокнянки обыкновенной, вереска обыкновенного и осоки верещатниковой. В мохово-лишайниковом покрове содоминируют лишайники *Cladina rangiferina*, *C. stellaris* и *C. sylvatica*, пятнами мхи *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum juniperinum* и *Polytrichum commune*.

Исследование экологической структуры сосновых древостоев на фоновых участках как и в непосредственной близости от МБП СЛПК проведено согласно “Руководству по методам и критериям согласованного отбора образцов, оценки, мониторинга и анализа воздействий загрязнения воздуха на леса” (Manual on methods..., 1994), используемому в международной программе-методике *ICP-Forests*. Методика основана на визуальной оценке состояния деревьев и включает также исследование химического состава ассимилирующих органов, коры, почвы и осадков. Каждому дереву присваивается определенный класс повреждения:

0 класс - здоровое дерево (нет внешних признаков повреждения кроны и ствола; густота кроны обычна для господствующих деревьев; сухие ветви сосредоточены в нижней части кроны; хвоя зеленого цвета; продолжительность жизни хвои типична для региона; любые повреждения хвои менее 10% по отношению ко всей массе ассимиляционного аппарата не сказываются на состоянии дерева);

I класс - слабо поврежденное дерево (повреждение по одному или сумме всех признаков составляет 11–25%);

II класс - средне поврежденное дерево (26–60% повреждений);

III класс - сильно поврежденное дерево (61–99% повреждений);

IV класс - отмершее дерево (100% повреждений).

Проведен сравнительный анализ состояния насаждений по результатам исследований за 1998 и 2005 годы.

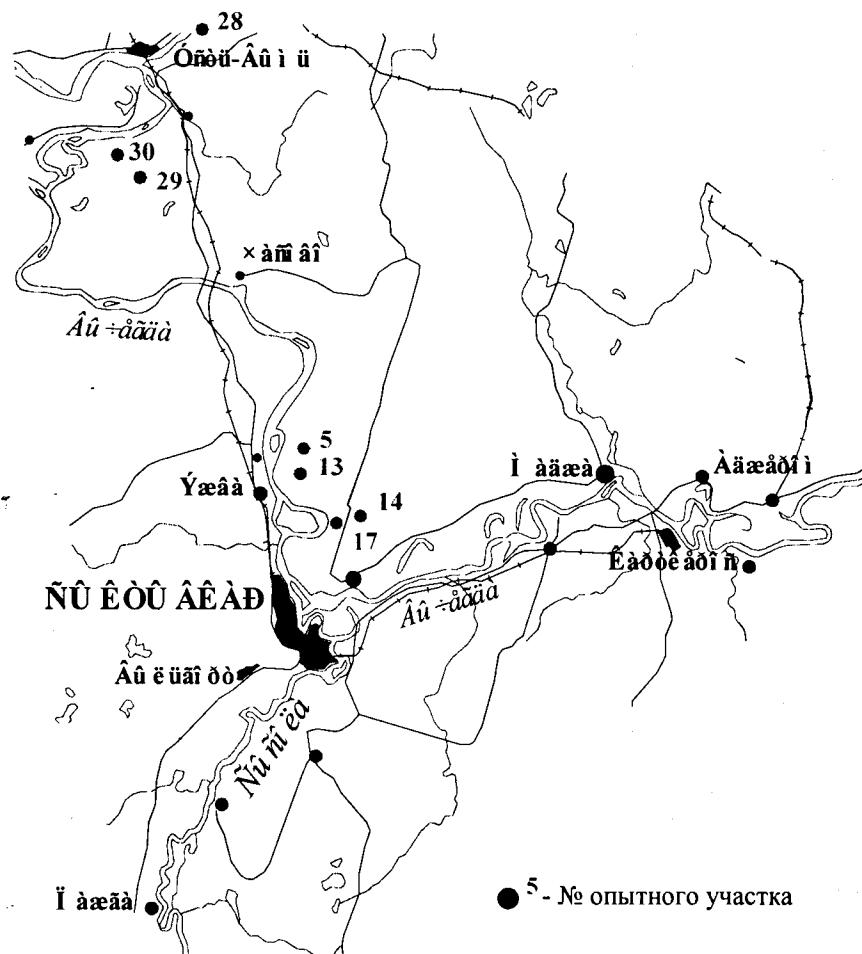


Рис. 1 Схема расположения опытных участков

Наиболее информативным признаком текущего состояния деревьев является дефолиация кроны (степень потери хвои по сравнению с объемом хвои здорового дерева). В зоне влияния выбросов целлюлозно-бумажного производства с 1998 по 2005 гг. доля деревьев без потерь хвои увеличилась в 3,4 раза. Число деревьев 1 класса поврежденности почти не изменилось. Значительно (в 8,5 раз) снизилась доля деревьев со средними повреждениями. Деревьев с сильной дефолиацией не осталось совсем. На фоновых участках количество деревьев без потери хвои также увеличилось и в целом примерно на треть превышает их число в загрязненном районе. Дефолиация верхней трети крон деревьев на загрязненных участках уменьшилась, тогда, как в фоновом районе этот пара-

метр остается на прежнем уровне. Обобщенные результаты изменений отдельных показателей приведены на рис. 2.

Степень дехромации (изменения цвета хвои вследствие различных причин) по результатам исследований 2005 г. относительно данных 1998 г. снизилась, но в меньшей степени, чем дефолиация. Количество деревьев без пожелтевшей хвои увеличилось на 20%. Деревьев со слабой и средней степенью дехромации стало меньше в 1,1 и 3,0 раза соответственно. В фоновых условиях количество деревьев с изменённым цветом хвои несколько увеличилось, но в целом меньше чем на участках в окрестностях комбината. В зоне загрязнения наблюдается "техногенная осень": естественное пожелтение самой старой хвои начинается раньше, чем в фоновом районе.

Объем сухих сучьев. Доля деревьев без сухих сучьев в сосняках лишайниковых за период наблюдений увеличивается в 6 раз. Количество деревьев 1 класса повреждения (10-25% сухих сучьев) уменьшается в 4,0 раза, количество деревьев с участием сухих сучьев в кроне 25-50% уменьшается в 13,0 раз. Однако сухих сучьев в кronах сосен на загрязненной территории остается все же больше, чем в фоновых условиях.

Состояние верхушек деревьев как наиболее важной части ствола деревьев оценивается отдельно. В насаждениях зоны техногенного воздействия количество деревьев со здоровой неповрежденной вершиной уменьшилось - у 5% деревьев она усыхает. На фоновых участках доля деревьев со здоровой вершиной осталось на прежнем уровне.

Наблюдается различная реакция сосны на атмосферное загрязнение. Так, если в 1998 г. в северо-восточном направлении от источника эмиссий в фитоценозах не наблюдалось деревьев без потери хвои (преобладали деревья со средней степенью дефолиации), то в 2005 г. тут преобладают деревья без признаков дефолиации, отсутствуют деревья с сильной степенью дефолиации. Дехромация хвои за 7 лет усилилась, поэтому доля здоровых деревьев уменьшилась в 1,6 раза. На участке №13 (7,3 км. от источника эмиссий) доля деревьев со средней степенью пожелтения хвои возросла в 2,0 раза, так же появилось 30%

деревьев со слабой дехромацией. На ПП №5 появляются деревья с пожелтением кроны более чем на 50%, а доля деревьев с дехромацией кроны от 25 до 50% остается прежним, со слабой степенью дехромации - увеличивается в 2,0 раза. В восточном направлении в 11,0 км от источника загрязнения расположены участки №14 и №17. Доля деревьев без потери хвои с 1998 по 2005 гг. увеличивается на 30%, количество деревьев со средней степенью дефолиации уменьшается в 2,0–3,0 раза. Доля деревьев без пожелтения хвои увеличивается в 3,0 раза, а со слабой дехромацией уменьшается на 30%.

Каждому дереву присвоен класс повреждения с учетом степени дефолиации, дехромации, наличия сухих сучьев в кроне и состояния верхушки дерева. По интегральному классу повреждения в сосновых насаждениях лишайникового типа леса в 2005 году более половины – это здоровые деревья, около 20% – слабоповрежденные и менее 10% приходится на средне- и сильноповрежденные. Такое распределение характерно для всех участков, расположенных в загрязненном районе. Состояние сосняков лишайниковых в зоне влияния целлюлозно-бумажного производства за прошедшие семь лет улучшилось (рис. 3).

Участие здоровых деревьев увеличилось в 2,4 раза. Доля слабоповрежденных деревьев уменьшилась в 3,0 раза, среднеповрежденных на 70%. По сравнению с 1998 г., в 2005 г. разница между количеством деревьев разной степени повреждения между фоновыми и загрязненными территориями сокращается, и распределение деревьев по степени поврежденности становится практически одинаковым. Так, если в 1998 году в “загрязненных” насаждениях преобладали слабоповрежденные деревья, то в 2005 году преобладают здоровые.

Индекс поврежденности является интегральным показателем состояния, на основания которого можно сравнивать совершенно разные по составу древостои. Индекс поврежденности каждого древостоя определен по формуле средневзвешенного класса повреждения составляющих его деревьев (рис. 4). В фоновых условиях на участке №28 индекс остался прежним, а на участках №29 и №30 он улучшился на 90 и 30% соответственно.

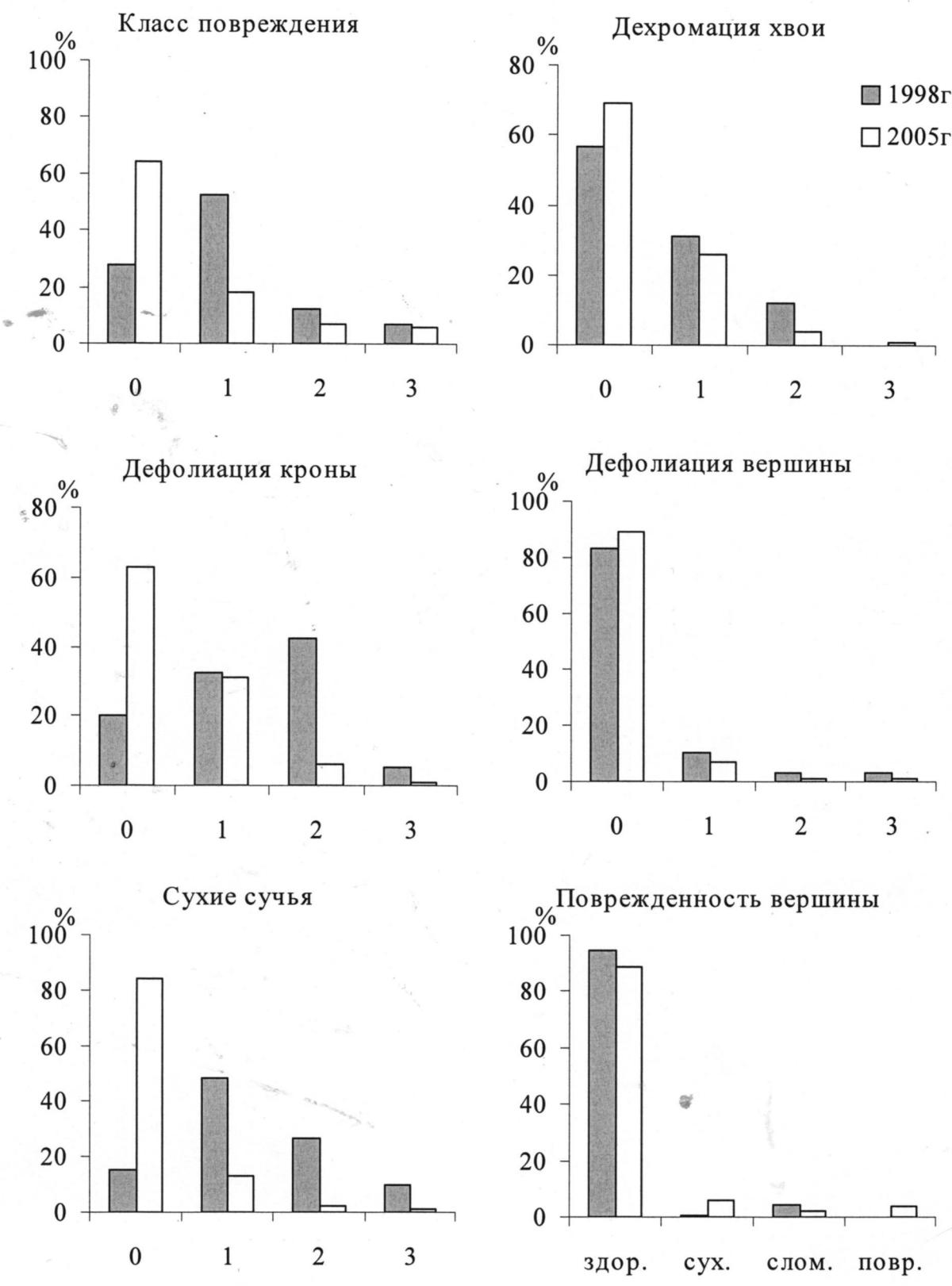


Рис. 2 Параметры состояния деревьев сосны в сосновках лишайниковых загрязненного района (0 - от 0 до 10%; 1 - от 11 до 25%; 2 - от 26 до 50%; 3 - от 51 до 99% повреждений).

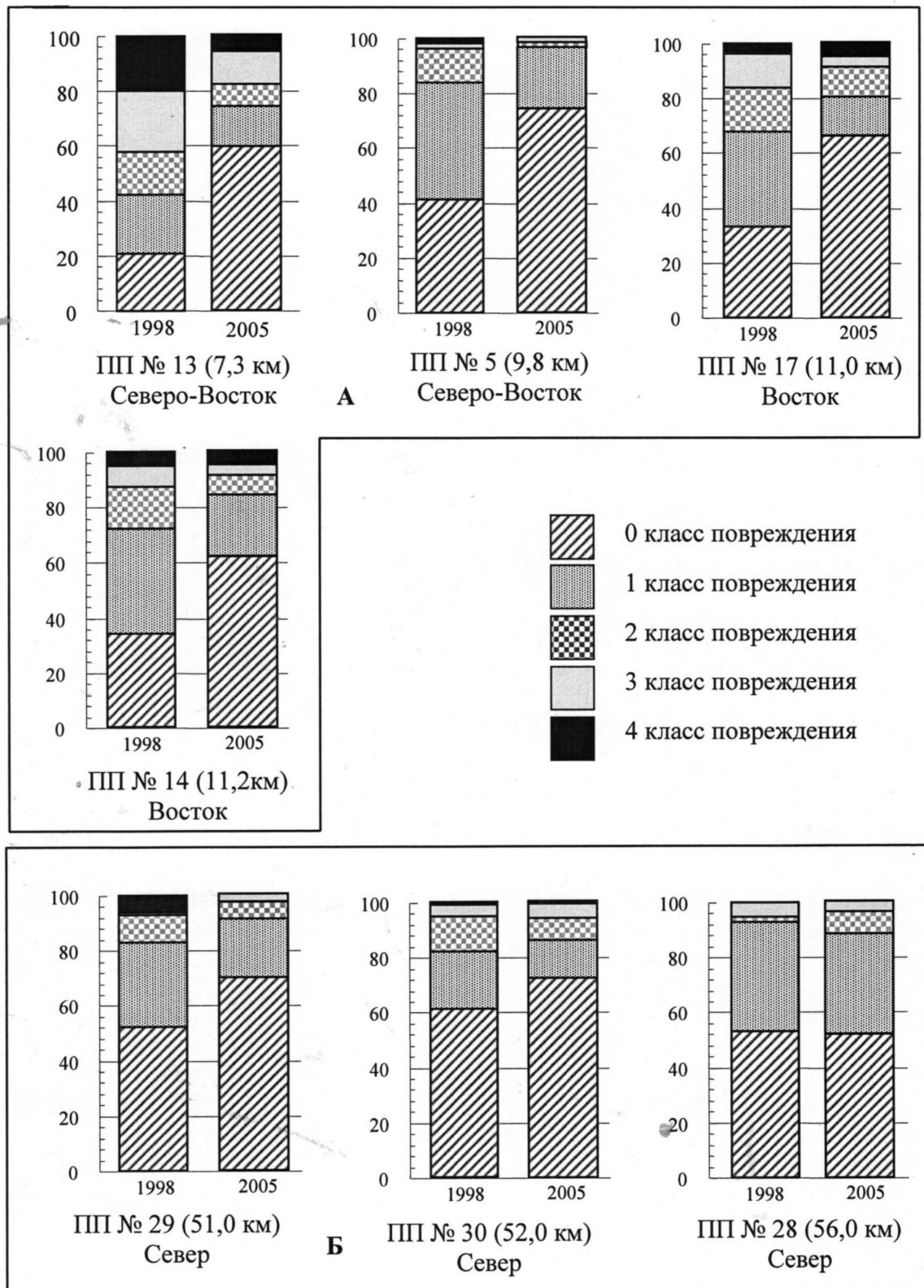


Рис.3 Распределение деревьев сосны по классам повреждённости на загрязнённых (А) и фоновых (Б) участках. По оси ординат - доля в процентах от общего количества деревьев на опытном участке

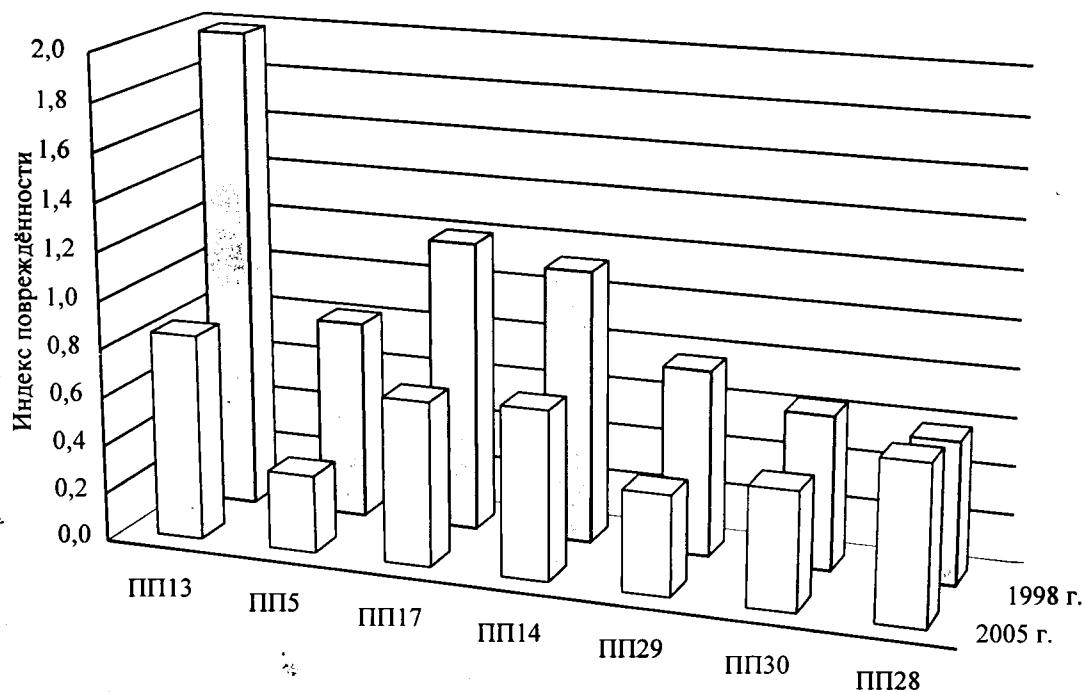


Рис. 4 Индекс поврежденности сосняков лишайниковых.

По интегральному индексу поврежденности древостои загрязненного района характеризуются как слабоповрежденные ($i_{cp} = 0,67$). К северо-востоку от источника эмиссий на ПП №13, расположенной в 7,3 км от источника выбросов, индекс поврежденности уменьшается в 2,3 раза, на участке №5, удаленном от источника на 9,8 км в 2,6 раза. К востоку от источника загрязнения на ПП №14 и №17 на расстоянии 11,0 км от источника выбросов индекс поврежденности уменьшается на 60 и 80% соответственно. В среднем, состояние древостоев сосняков лишайниковых в районе действия МБП СЛПК улучшается в 2 раза, тогда как сосняков лишайниковых в фоновых условиях в 1,3 раза, черничных фоновых в 1,1 раза, а черничных загрязненных в 1,5 раза (Торлопова, Робакидзе, 2005).

Состояние хвойного подроста. В сосняках лишайникового типа леса подрост состоит исключительно из сосны и очень редко можно встретить угнетенные деревца ели и березы. Отмечается большая вариабельность количества подроста и его распределения по категориям состояния на отдельных участках.

В среднем, на территории, подверженной влиянию аэробиогенного загрязнения, количество “благонадежного” и “неблагонадежного” подроста соотносится как 1:1, тогда как в фоновом районе эта пропорция составляет - 3:1 (рис. 5)

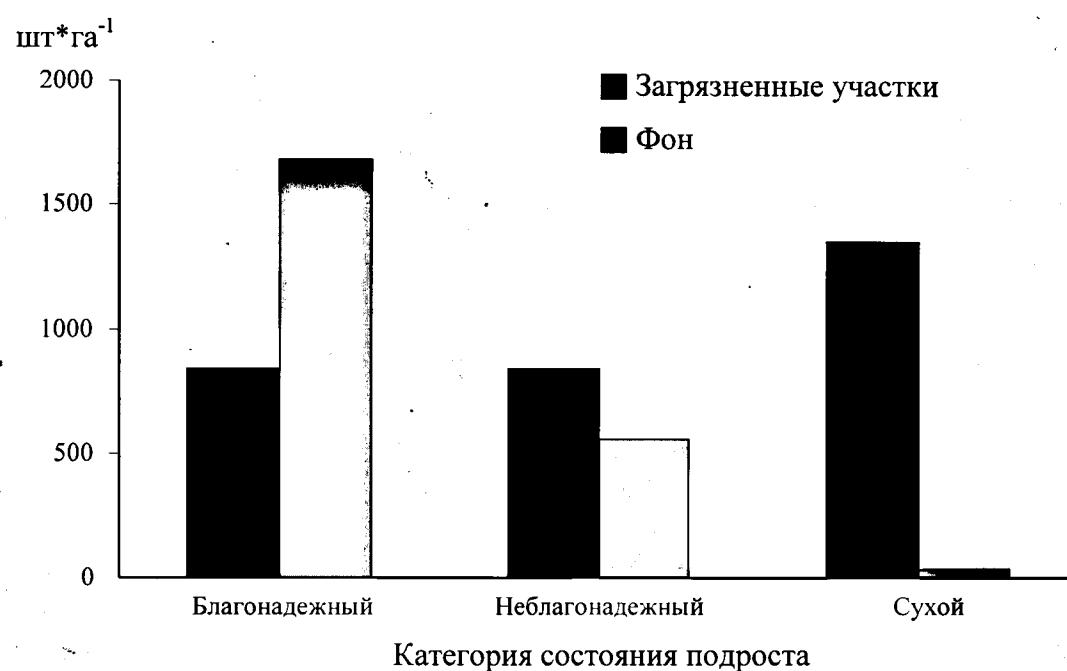


Рис. 5. Динамика распределения соснового подроста в сосняках лишайниковых

По сравнению с данными 1998 года, в 2005 году распределение подроста сосны по категориям состояния на загрязненных участках изменилось в сторону ухудшения - количество здорового подроста снизилось, а количество усохшего подроста увеличилось в 2 раза. Так если в 1998 г количество “благонадежного” подроста в насаждениях фоновых участков составляло 61%, а на подверженных влиянию территории - 58%, то в 2005 г эти показатели составили до 75 и 28% соответственно. То есть в фоновых условиях общее состояние подроста улучшилось, а на “загрязненных” участках - ухудшилось более чем в 2 раза.

Таким образом, за последние семь лет состояние соснового подроста заметно ухудшилось. Подрост сосны испытывает световую и корневую конкуренцию со стороны древостоя, поэтому дополнительное негативное воздейст-

вие промышленных выбросов приводит к увеличению числа усыхающих и сущих сосенок.

Жизненное состояние древостоев сосняков лишайниковых в 2005 году приближается к состоянию сосняков черничных, тогда как в 1998 году состояние сосняков лишайниковых было хуже, чем черничных (Торлопова, Робакидзе, 2003).

Древостои сосняков лишайниковых зоны действия МБП СЛПК в настоящее время характеризуются как слабоповрежденные. Изменения, произошедшие в сосняках лишайниковых за период с 1998 по 2005 гг., по визуальным оценкам направлены на улучшение состояния древостоев. Поскольку поврежденность лесных экосистем к началу исследований была невысокой и сосняки характеризовались как слабо- и среднеповрежденные, то заложенный в их структуре потенциал естественной устойчивости позволяет им восстанавливаться.

Сокращение вредных выбросов комбината за последние годы положительно сказывается на окружающей среде. Несмотря на значительное улучшение состояния древостоев в загрязненном районе с 1998 по 2005 гг., значение основных оцениваемых параметров (дефолиация, дехромация, поврежденность вершин) остается все же хуже, чем в фоновом районе. Тенденция к снижению выбросов будет способствовать восстановлению естественной структуры лесных фитоценозов, которые в полной мере будут выполнять средообразующую, водоохранную, рекреационную, эстетическую функции.

КАЧЕСТВО ДРЕВЕСИНЫ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В УСЛОВИЯХ ДЛИТЕЛЬНОГО ТЕХНОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ

Работа выполнена в хвойных фитоценозах бассейна реки Северная Двина. В окрестностях городов: Архангельск и Сыктывкар, в сосняках черничниках свежих и кустарничково-сфагновых на различном удалении от "высоких" ис-

точников техногенных эмиссий заложено 59 пробных участка. Исследуемые насаждения характеризуются сходным возрастом (IV–V класс), бонитетом (IV–V - сосняк черничник свежий и V–Va - сосняк кустарничково-сфагновый) и полнотой древостоя от 0,5 до 0,8. Величина техногенной нагрузки устанавливалась по уровню общего содержания Cu , Hg , Pb , Zn ($\text{мг} \cdot \text{кг}^{-1}$) и S (%) от абсолютно сухой массы) в хвое (1–2-ух летнего возраста), почве (горизонт от 0 до 15 см.), с использованием карт рассеивания диоксидов серы и азота в атмосферном воздухе.

Результаты проведенных нами исследований свидетельствуют о наличии тесной корреляции между макроструктурными показателями радиального прироста и сопротивлением древесины сосны при сжатии вдоль волокон, как наиболее показательным параметром, характеризующим механические свойства древесины. При этом изменчивость механических свойств в большей степени определяется интенсивностью радиального прироста, чем долей содержания поздней древесины в годичном кольце.

Таблица 1

Предел сопротивления древесины сосны при сжатии вдоль волокон
в зависимости от района произрастания, $\text{kgs} \cdot \text{cm}^{-2}$

Район работ	Тип леса	
	сосняк черничник свежий	сосняк кустарничково-сфагновый
Архангельск	$489 \pm 10,23$	$515 \pm 09,01$
Сыктывкар	$458 \pm 10,96$	$481 \pm 10,88$

Выявлено некоторое превышение предела сопротивления древесины сосны при сжатии вдоль волокон в сосняке кустарничково-сфагновом относительно древостоев черничного типа леса (табл. 1). Но при этом можно говорить лишь о тенденции увеличения прочностных характеристик древесины при ухудшении

условий произрастания, так как порог достоверности не превышает критических значений при 5%-ом уровне вероятности.

Для насаждений района Архангельска отмечено более значимое снижение предела сопротивления древесины сосны в сосновках кустарничково-сфагнового типа леса (рис. 1). При сопоставлении рассматриваемых районов кривая снижения предела сопротивления древесины по мере увеличения расстояния относительно источника эмиссий менее выражена для насаждений г. Сыктывкара (табл. 2).

Таблица 2

Снижение предела сопротивления древесины
при сжатии вдоль волокон по мере удаления от источника эмиссий

Тип леса	Район работ	
	Архангельск	Сыктывкар
сосняк черничник свежий	27,4%	19,1%
сосняк кустарничково-сфагновый	18,9 %	12,3%

Не выявлено достоверного влияния концентрации фитотоксикантов в хвое и почве на прочностные характеристики древесины сосны для рассматриваемых типов леса.

Проведенные исследования в хвойных насаждениях бассейна реки Северная Двина позволяют отметить следующее:

- ✓ Установлена высокая обратная зависимость сопротивления древесины сосны от величины радиального прироста (r составляет для древостоев Архангельска - 0,944, Сыктывкара -0,757). Так же выявлена положительная связь между механическими прочностными показателями древесины и содержанием поздних

трахеид в годичном кольце (r составляет для древостоев Архангельска 0,845, Сыктывкара 0,444);

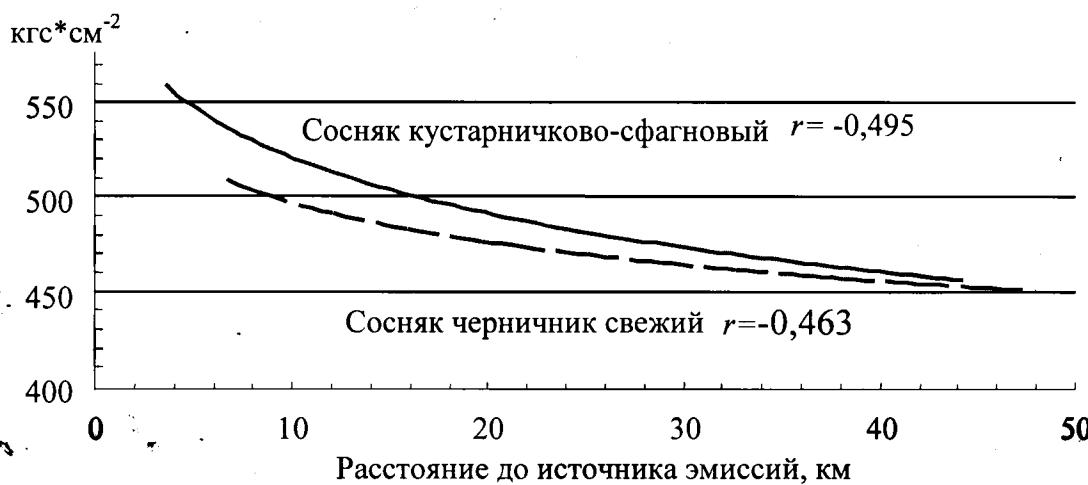


Рис. 1 Зависимость сопротивления древесины при сжатии вдоль волокон от расстояния до источника эмиссий (Архангельск),
 r – коэффициент корреляции

- ✓ В поперечном разрезе ствола в радиальном направлении от сердцевины к коре выявлено достоверное увеличение сопротивления древесины сжатию вдоль волокон на участке от 10 до 60–75% радиуса с последующем снижением к камбию. Получена обратная зависимость сопротивления древесины и таксационного диаметра растущего дерева, $r = -0,510 \pm 0,096$;
- ✓ Выявлено снижение прочностных характеристик древесины по мере увеличения относительной высоты отбора испытуемого образца до высоты 0,6Н, с последующим незначительным увеличением;
- ✓ Выявлена тенденция повышения предела сопротивления древесины при сжатии вдоль волокон по мере приближения к источнику эмиссий. Отмечено достоверное снижение предела сопротивления древесины сосны пораженной патогенными грибами при сжатии вдоль волокон для района Архангельской агломерации в сосняках черничниках на 25% и кустарничково-сфагновых на 30%;
- ✓ На предел сопротивления древесины сосны при сжатии вдоль волокон достоверно-значимое влияние оказывают: величина радиального прироста, базисная

плотность, диаметр дерева на высоте груди и доля поздних трахеид в годичном кольце.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев В.А.** Некоторые вопросы диагностики и классификации поврежденных загрязнением лесных экосистем // Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л., 1990. С. 38-54.
- Аржанова В.С., Елпатьевский П.В.** Трансформация и степень устойчивости горно-лесных экосистем в условиях аэротехногенного воздействия // Проблемы устойчивости биологических систем. Харьков, 1990. С. 337-339.
- Базилевич Н.И., Гребенщиков О.С., Тишков А.А.** Географические закономерности структуры и функционирования экосистем. М.: Наука, 1986. 296 с.
- Биоиндикация загрязнений наземных экосистем / Под ред. Р. Шуберта.** М.: Мир, 1988. 350 с.
- Бялобок С.** Регулирование загрязнения атмосферы // Загрязнение воздуха и жизнь растений. Л., 1988. С. 500-531.
- ГОСТ 16128** Пробные площади лесоустроительные. М., 1970. 23 с.
- Захаров В.К.** Лесная таксация. М.: Лесная промышленность, 1967. 406 с.
- Лесотаксационный справочник для Северо-Востока европейской части СССР. Архангельск: Сев.-Зап. книжное изд-во, 1986. 357 с.
- Израэль Ю.А.** Экология и контроль состояния природной среды. М.: Гидрометеоиздат, 1984. 560 с.
- Израэль Ю.А., Семенов С.Н., Кунина И.М.** Экологическое нормирование: методология и практика // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л., 1991. Т. 13. С. 10-24.
- Исаков Ю.А., Казанская Н.С., Тишков А.А.** Зональные закономерности динамики экосистем. М.: Наука, 1986. 149 с.
- Корольков А.А., Петленко В.П.** Философские проблемы теории нормы в биологии и медицине. М.: Медицина, 1977. 393 с.

- Криволуцкий Д.А., Тихомиров Ф.А., Федоров Е.А.** Биоиндикация и экологическое нормирование // Влияние пром. предприятий на окруж. среду. М., 1987. С. 18-26.
- Криволуцкий Д.А., Степанов А.М., Тихомиров Ф.А., Федоров Е.А.** Экологическое нормирование на примере радиоактивного и химического загрязнения экосистем // Методы биоиндикации окружающей среды в районах АЭС. М., 1988. С. 4-16.
- Криволуцкий Д.А., Федоров Е.А.** Принципы экологического нормирования // Влияние промышленных предприятий на окружающую среду: Тез. док. Пущино, 1984. С. 104-106.
- Кулагин Ю.З.** Древесные растения и промышленная среда. М.: Наука, 1974. 180 с.
- Лесные экосистемы и атмосферные загрязнения / Под ред. В.А. Алексеева. Л.: Наука, 1990. 197 с.
- Куркин К.А.** Параметры биогеоценозов и системный подход к их определению // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85. Вып. 3. С. 40-56.
- Курносов Г.А.** Структурные аномалии стебля древесных растений и их использование в селекции. Автореф. дисс. д.с.-х. н., М.: МГУЛ, 2002. 47 с.
- Мартынюк А.А., Касимов В.Д., Маслов А.Д.** Леса Ясной Поляны: Монография. М.: ВНИИЛМ, 2004. 120 с.
- Махнев А.К., Мамаев О.А.** Итоги исследования по проблемам создания защитных и декоративных насаждений в условиях медеплавильных заводов на Урале // Проблемы создания защитных насаждений в условиях техногенных ландшафтов. Свердловск, 1974. С. 3-47.
- Мелехов И.С., Корконосова Л.И. и др.** Руководство по изучению типов концентрированных вырубок. 2-е издание. М.: Наука, 1965. 180 с.
- Плотников В.В.** Эволюционно-фитоценологические предпосылки конструирования биоценозов // Пограничные проблемы экологии. Свердловск, 1986. С. 50-59.

- Пузаченко Ю.Г.** Проблемы устойчивости и нормирования // Структурно-функциональная организация и устойчивость биологических систем. Днепропетровск, 1990. С. 122-147.
- Пузаченко Ю.Г.** Методологические основания экологического нормирования // Экологическое нормирование: проблемы и методы. М., 1992. С. 122-125.
- Садыков О.Ф.** Современные проблемы и перспективы прикладной экологии // Развитие идей академика С.С. Шварца в современной экологии. М., 1991. С. 143-213.
- Сорвачев К.Ф.** Норма и патология на молекулярном уровне // Теоретические проблемы водной токсикологии. Норма и патология. М., 1983. С. 121-131.
- Степанов А.М.** Методология биоиндикации и фонового мониторинга экосистем суши // Экотоксикология и охрана природы. М., 1988. С. 28-108.
- Строганов Н.С.** Биологический аспект проблемы нормы и патологии в водной токсикологии // Теоретические проблемы водной токсикологии. Норма и патология. М., 1983. С. 5-21.
- Сыроид Н.А.** Влияние газообразных отходов промышленных предприятий на фитоценозы окружающих территорий // Проблемы изучения и охраны природы Прибелиоморья. Мурманск, 1987. С. 10-41.
- Тихомиров Ф.А.** Методологические аспекты проблемы охраны окружающей среды от загрязнений // Влияние промышленных предприятий на окружающую среду. Пущино, 1984. С. 191-193.
- Тихомиров Ф.А., Розанов Б.Г.** Методологические вопросы охраны почвенного и растительного покрова от загрязнения // Экология. 1985. №4. С. 3-11.
- Торлопова Н.В., Робакидзе Е.А.** Влияние поллютантов на хвойные фитоценозы (на примере Сыктывкарского лесопромышленного комплекса) Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 147с.
- Торлопова Н.В., Робакидзе Е.А.** Мониторинг сосновых лесов в зоне загрязнения целлюлозно-бумажного производства // Известия Самарского научного центра РАН. 2005. Специальный выпуск. Т. 2. С. 283-287.

Трофимов В.Н. Использование различных групп насекомых для мониторинга лесных биогеоценозов // Экология и защита леса. Л., 1990. С. 89-96.

Федоров В.Д. Проблема предельно допустимых воздействий антропогенного фактора с позиций эколога // Всесторонний анализ окружающей природной среды. Л., 1976. С. 192-211.

Федоров В.Д. Проблема оценки нормы и патологии состояния экосистем // Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. Л., 1977. С. 6-12.

Федоров В.Д., Левич А.П. Анализ данных. Экспликация понятия «норма» и целостные свойства систем // Человек и биосфера. М., 1978. Вып. 2. С. 3-16.

Федоров В.Д., Сахаров В.Б., Левич А.П. Количественные подходы к проблеме оценки нормы и патологии экосистем // Человек и биосфера. М., 1982. Вып. 6. С. 3-42.

Шварц С.С. Проблемы экологии человека // Новые идеи в географии. М., 1979. С. 25-30.

Шялятене Я.А. Закономерности усыхания сосняков в зоне интенсивных промышленных выбросов // Лесное хозяйство. 1988. № 2. С. 43-46.

Burton M. Biological monitoring of environmental contaminants (Plant). L.: MARC, 1986. 247 p.

Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forest. Hamburg, Prague, 1994. 177p.

McLaughlin S.B. Effect of air pollution on forest // Air. Pollution Control Association, 1985. Vol. 35. P. 512-534.

Sienhiegwieg J. Forest community changes as bioindicators of contaminations // Air Pollut. and forest Decline: Proc. 14th Int. Meet. Birmensdorf, 1989. Vol. 1. P. 245-248.

ГЛАВА III

ЭКОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПРОДУКТИВНОСТИ

ЭМИССИЯ CO_2 С ПОВЕРХНОСТИ СТВОЛОВ И ВЕТВЕЙ ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ИХ ТОЛЩИНЫ

Выделение CO_2 с поверхности стволов и ветвей (Цельникер, Малкина, 1993) объединяет собственно выделение CO_2 при дыхании живых клеток феллогена, феллемы, луба, камбальной зоны и древесины в месте измерения эмиссии, а так же диффузию CO_2 , выделенного нижележащими живыми тканями и переносимого вверх током пасоки. У побегов и молодых ветвей к диффузии CO_2 из тканей оси древесного скелета по градиенту концентраций добавляется еще дыхание покоящихся почек. В хлоренхиме побегов в светлое время суток (а у C4 растений и в темный период) происходит связывание CO_2 при фотосинтезе. При заселении древесины древоразрушающими организмами, а луба - лубоедами и так далее - в газообмен ствола включается и гетеротрофная составляющая. Однако у непораженных растений дыхание живых клеток луба, древесины и латеральных меристем составляет главную долю в комплексе газообмена.

Суточная динамика стволового дыхания сложна и многофакторна. Ведущие ее определители:

1. суточные изменения температуры воздуха, ствола и ветвей (Цельникер, Малкина, 1993; Экосистемы ..., 2004; Negisi, 1979; Negisi, 1981);
2. градиент давления в системе “воздух - ствол (ветвь)” (Negisi, 1979);
3. интенсивность транспорта углекислоты с ксилемным током пасоки (Кайбийнен, Ялынская, 2004; Negisi, 1981).

Средняя за сутки интенсивность дыхания, если ее измерять выделением CO_2 на единицу массы ствола (ветви) Rm , уменьшается с увеличением толщины (диаметра D) скелетных органов, так как в общей их массе прогрессивно нарас-

тает участие инертных тканей, не участвующих дыхании (ядро, корка) (Экосистемы ..., 2004).

Как зависит интенсивность дыхания, приведенная к единичной поверхности скелетных органов Rs (далее $Rs = R$), от их толщины, - менее понятно. В 1950-1960-е гг. предполагали, что величина $R(D)$ примерно постоянна (Якшина, 1967; Sassa T. and oth., 1984). Позднее было показано, что $R(D)$ растет с увеличением D почти линейно (Цельникер, Малкина, 1993). Однако в отдельных исследованиях была отмечена обратная тенденция (Соловьев, 1983). Априори зависимость $R(D)$ должна быть достаточно сложной. По мере роста и увеличения диаметра скелетных образований условия газообмена существенно изменяются. Побег быстро утрачивает способность к фотосинтезу. Сокращается запас почек. Утолщается пробка, с началом перезакладок феллогена образуется корка, что меняет теплопроводность и газопроницаемость оси в радиальном направлении.

Дуб черешчатый (*Quercus robur L.*) среди видов древесных растений - один из наиболее подробно изученных в отношении дыхания ствола и ветвей. Имеются данные и по другим представителям рода *Quercus* (Negisi, 1981; Sassa and oth., 1984). Основная масса наблюдений получена на интактных стволах с помощью накладных камер (Загирова, Кузин, 1998; Молчанов, 1983; Молчанов, Татаринов, 2004; Negisi, 1981). Это важно, потому что газообмен отрезков ствола имеет свои особенности: иная интенсивность и суточная динамика, особое "травматическое" дыхание (Negisi, 1979; Соловьев, 1983).

Мы ставили перед собой задачи систематизации накопленных данных по $R(D)$ у дуба черешчатого, построения эмпирической зависимости $R(D)$ и ее интерпретации в связи с изменениями анатомической макроструктуры скелетных органов по мере их старения и роста (Романовский, Гопиус, 2006).

Использованы доступные нам литературные данные по интактной регистрации дыхания ствола и ветвей дуба, а также наши наблюдения, выполненные в 1990-1992 гг. Ю.А. Гопиусом под руководством А.Г. Молчанова в Теллермановском опытном лесничестве Института лесоведения РАН (южная лесостепь,

Воронежская область). Литературные данные о дыхании скелетных органов дуба (Цельникер, Малкина, 1993; Якшина, 1967) в основном покрывали диапазон D от 2 до 20 см. Наши замеры расширили область изменения D до 75 см. Сумма всех данных позволила построить достаточно полную модель $R(D)$.

Таблица 1
Характеристика деревьев,
у которых в 1990-1992 гг., измеряли “дыхание” ствола

Параметры	Дерево 1	Дерево 2	Дерево 3	Дерево 4
Возраст, лет	50	250	250	75
Диаметр на 1,3 м, см	25	57	75	15
Диаметр без коры	23	51	69	12
Периметр на 1,3 м, см	78	179	235	47
Высота, м	15,8	22,2	25,5	15,0
	----	----	7,0	----
Высота установки камер, м	1,3	1,3	1,3	1,3
	----	0,2	0,2	----

Интенсивность дыхания определяли на ствалах 4-х деревьев (табл.1) диаметром от 15 до 75 см с помощью укрепленных на стволе камер открытого типа. Концентрации CO_2 измеряли инфракрасным газоанализатором сравнения. Тарировку газоанализатора ГИП-10 проводили по методике А.Г. Молчанова (1983). Рассмотрены среднесуточные величины интенсивности дыхания. Данные сгруппированы по месяцам и ступеням толщины скелетных органов.

Зависимость $R(D)$ описывали двумя способами:

- огибающими ломаными линиями, ограничивающими максимальные и минимальные значения $\max R(D)$, $\min R(D)$ в совокупности литературных и оригинальных данных;
- расчетом средних значений R по классам D (рис. 1).

Предварительная обработка данных показала, что зависимость $R(D)$ не линейна и, вероятно, имеет достаточно сложный вид, а число имеющихся оценок $R(D)$ невелико, особенно в области $D > 25$ см. Поэтому мы пытались отыскать макроструктурные анатомические параметры, коррелирующие с изменениями $R(D)$, и интерпретировать $R(D)$ как их функцию (Романовский, Гопиус, 2006; Экосистемы ..., 2004). Были рассмотрены: толщина луба $F(D)$, толщина заболони (Sw), коры (Bk), корки (Obk) и плотность (Nr) широких сердцевинных лучей (СЛ шириной $\geq 0,30$ мм) на единицу длины периметра годичного кольца ствола, ветви (дм^{-1}).

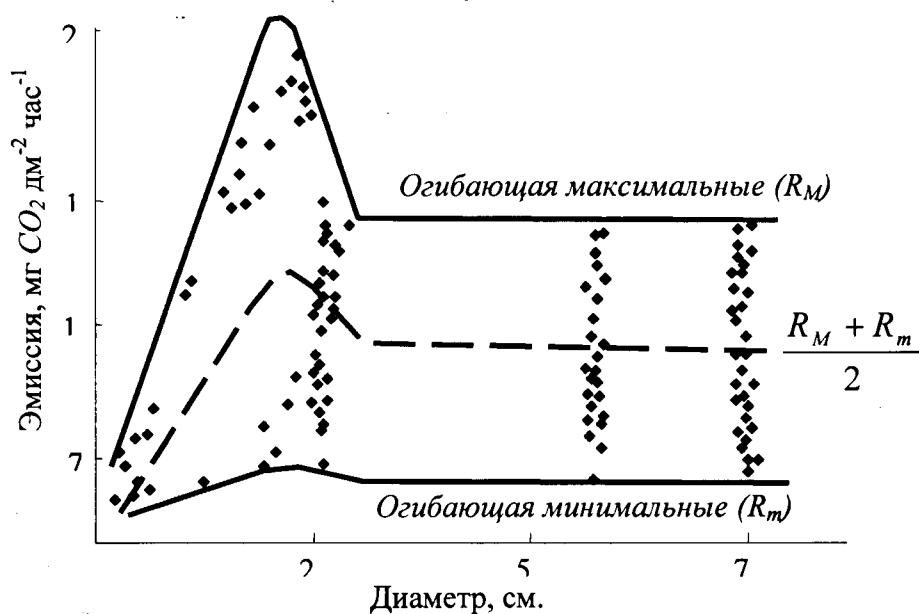


Рис.1 Среднесуточная интенсивность июльской эмиссии CO_2 с поверхности ствола (ветви) R , в зависимости от ее толщины D в месте измерения - $R(D)$, $\text{мг} CO_2 \text{дм}^{-2} \text{час}^{-1}$.

Оценки среднесуточной интенсивности дыхания $R(D)$ при заданном диаметре ствола (D) сильно вариируют ($CV \approx 40\%$). Это обусловлено:

1. колебаниями среднесуточной температуры;
2. разным статусом деревьев в древостое (при одинаковых D угнетенные деревья имеют меньшие величины $R(D)$ в сравнении с господствующими);
3. изменениями $R(D)$ в стрессовых ситуациях (при засухах и пр.).

Соответственно, собранные нами оценки $R(D)$, выполненные разными авторами в разные годы и на разных деревьях имеют большой разброс. В тоже время, они дают ясное представление об общем характере зависимости $R(D)$ (рис.1).

Общая черта зависимостей $R(D)$: линейное, или почти линейное нарастание R до $D = 18-22$ и затем “сброс” R при $D > 22$ см. В области диаметров более 25 см дыхание $R(D)$, по-видимому, остается более или менее постоянным и колебания его величины мало зависят (или не зависят) от диаметра. Средние классовые величины $R(D)$, рассчитанные по совокупностям экспериментальных оценок, тесно коррелируют со средними между линейными аппроксимациями максимальных и минимальных значений $[R_M + R_m]/2$ (табл. 2). Коэффициент корреляции (C) составляет 0,95.

$R(D) \approx 1,0 * [R_M + R_m]/2$. Это позволило заполнить пробелы в экспериментальных наблюдениях и по средним между огибающими максимальных и минимальных значений воссоздать непрерывный ряд $R(D)$. Модельная реконструкция полной зависимости $R(D)$ на всем диапазоне диаметров представлена в табл.2.

Результат измерения R в области низких диаметров полностью согласуется с данными других авторов. Июльская эмиссия CO_2 деревом, имевшим диаметр ствола 15 см, оказалась равной $11 \text{ мг} CO_2 * \text{дм}^2 * \text{час}^{-1}$.

Величина эмиссии CO_2 меняется в течении сезона, достигая своего максимума в июле, и снижаясь к осени (рис. 2). Наиболее интенсивная эмиссия CO_2 идет из ветвей $D \approx 20$ см. Только в осенних наблюдениях (сентябрь, октябрь) максимум $R(D)$ в районе $D \approx 20$ см выражен слабо.

Из полученной зависимости $R(D)$ вытекает, что достижение диаметра ~ 20 см есть некоторое критическое событие в онтогенезе ствола или скелетной ветви. Пороговый характер диаметра ~ 20 см, подтверждается анализом макроструктурных анатомических признаков. Ширина заболони и ширина луба к $D \approx 20$ см завершают свое развитие по параболическому типу и переходит к росту по экспоненциальной зависимости (Экосистемы ..., 2004; Романовский, Гопи-

ус, 2006). Но особенно четко пороговый характер диаметра ~ 20 см прослеживается при анализе числа и процентного участия в древесине крупных сердцевинных лучей (СЛ).

Таблица 2

Средняя интенсивность эмиссии CO_2 поверхностями стволов (ветвей) дуба чешчатого R , в зависимости от их диаметра в коре (мг $CO_2 \cdot dm^{-2} \cdot час^{-1}$) по данным авторов и литературным данным (Крамер, Козловский, 1983; Цельниker, Малкина, 1993; Якшина, 1967)

Диаметр, см	июнь		август		сентябрь		октябрь	
	$\frac{R_M + R_m}{2}$	R(D)						
3	5,3	5,7	4,3	3,5	1,3	1,2	0,8	0,6
6	7,1	7,0	6,2	5,7	2,1	1,6	1,2	1,2
11	10,2	8,7	9,5	8,7	3,5	4,1	1,9	2,1
18	13,3	12,7	12,5	11,8	4,9	5,1	2,5	2,7
25	8,5	---	8,4	9,0*	3,9	4,1*	1,5	1,3*
57	8,5	9,3*	8,4	8,6*	3,9	2,0*	1,5	1,5*
75	8,5	7,3*	8,4	7,8*	3,9	4,2*	1,5	1,6*

Примечание. $(R_M + R_m)/2$ - средние между максимальными R_M и минимальными R_m значениями R , R - средняя интенсивность дыхания по прямым определениям, в том числе - * данные авторов.

Линейная плотность $Nr(D)$ широких СЛ, шириной $\geq 0,3$ мм, (табл.3), достаточно тесно коррелирует с оценками интенсивности дыхания $R(D)$. Коэффициент корреляции Nr vs R в летние месяцы составил 0,74–0,89. Коэффициенты корреляции R с толщиной луба $F(D)$, толщиной заболони $Sw(D)$ и прочими анатомическими показателями, рассмотренными нами, низки и недостоверны 0,0–0,4. К осени, однако, отмечается тенденция их увеличения. Сентябрьские оценки коэффициентов корреляции $F(D)$ vs $R(D)$ и $Sw(D)$ vs $R(D)$ возрастают до $r = 0,41$ и $r = 0,30$ соответственно.

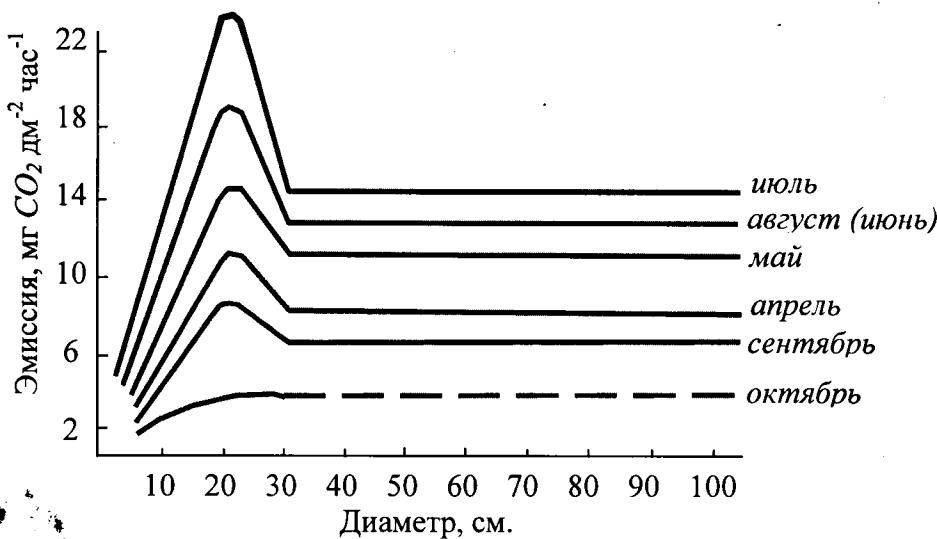


Рис. 2 Среднесуточная интенсивность эмиссии CO_2 , $\text{мг } CO_2 \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$,
в зависимости от толщины осей кроны в течении вегетации.

Густота наиболее многочисленных мелких СЛ (ширина $\leq 0,20$ мм) почти не коррелирует с интенсивностью газообмена скелетно-проводящих органов дерева. Соответственно и общая численность СЛ (ширина $\geq 0,03$ мм), в которой мелкие СЛ превалируют, тоже мало связана с интенсивностью эмиссии CO_2 . Только широкие (крупные) СЛ: их наличие, плотность, участие в поверхности, - несмотря на свою малочисленность, играют значительную, а возможно, и ведущую роль в CO_2 -газообмене надземных осевых скелетных органов деревьев дуба.

Тема зависимости дыхания от диаметра ствола и ветвей активно разрабатывалась в 1960-1980 гг. (Якшина, 1967; Sassa and oth., 1984). Исследования отрезков стволов и ветвей показали приблизительное постоянство дыхания единичной площадки. Во многих случаях наблюдался слабый тренд к уменьшению R с ростом D (Якшина, 1967; Sassa and oth., 1984). В.А. Соловьев (1983), занимавшийся исследованием газообмена на срубленных стволях, отмечает неоднозначность литературных данных по $R(D)$.

Первые наблюдения на интактных стволях, выполненные с помощью накладных камер, также не выявили определенной зависимости $R(D)$. Негиси

(1981) отметил отсутствие общей закономерности. А.М. Якшина (1967), работавшая в основном с молодыми растениями *Quercus robur* толщиной 2–5 см, говорит об уменьшении R с ростом диаметра. Отметим, что в ее опытах регистрировалось, по-видимому, совокупное дыхание ствола (ветви) и покоящихся почек, достаточно обильных у дуба на осиях 2–5 лет. Опыты Якшиной убедительно показали необходимость дифференцированного подхода к скелетным осям разной толщины при оценке общих дыхательных затрат дерева. Последующие, более точные и обширные исследования, выполненные в Институте лесоведения РАН, обнаружили практически линейное нарастание среднесуточной поверхностной эмиссии CO_2 деревьями дуба (при стандартной температуре $+15^{\circ}C$ и $Q_{10} = 2,2$), с увеличением толщины скелетных органов (Цельникер, Малкина, 1993). При этом оказалось безразличным ствол это или ветвь: вся совокупность точек ($R; D$) описывалась единой регрессией $R(D)$ (Цельникер, Малкина, 1993).

На рис.1 приведены данные о дыхании стволов дуба черешчатого в зависимости от их диаметра (D) в месте измерения R , приведенные к температуре $15^{\circ}C$ ($Q_{10} = 2,2$ (Negisi, 1979; Соловьев, 1983; Экосистемы ..., 2004)). Построив огибающую экспериментальных точек, мы видим, что максимальные значения $R(D)$ различаются в 2–4 раза. Эти изменения могут быть связаны с выраженной зависимостью от D ростовой (R_g) и транспортной (R_t) составляющих дыхания.

Интенсивность роста, а следовательно и величина R_g зависят от D . При фиксированном возрасте в однотипных условиях роста толстые деревья дают больший прирост ΔD вплоть до окончания “большого роста” (Кайбиянен, Ялынская, 2004). Величина прироста по диаметру ΔD , ширина годичных колец, – меняются в ходе роста каждого дерева. Для описания интенсивности роста в зависимости от диаметра мы воспользовались таблицами хода роста дубрав по Шустову (Лесная вспомогательная книжка).

Таблица 3

Коэффициенты корреляции $r \pm m$ (r) интенсивности дыхания $R(D)$ скелетных осей разной толщины D с линейной плотностью сердцевинных лучей (дм^{-1}) и долей их участия в поверхности древесного цилиндра (%)

Месяц определения $R(D)$	Ширина сердцевинных лучей				
	$\geq 0,03 \text{ мм}$	$\geq 0,25 \text{ мм}$	$\geq 0,30 \text{ мм}$	$\geq 0,35 \text{ мм}$	$\geq 0,40 \text{ мм}$
<i>линейная плотность СЛ по периметру, дм^{-1}</i>					
июль	$0,07 \pm 0,33$	$0,64 \pm 0,12$	$0,82 \pm 0,07$	$0,89 \pm 0,04$	$0,85 \pm 0,06$
август	$0,14 \pm 0,20$	$0,55 \pm 0,15$	$0,74 \pm 0,09$	$0,81 \pm 0,07$	$0,77 \pm 0,08$
сентябрь	$0,29 \pm 0,18$	$0,68 \pm 0,11$	$0,75 \pm 0,09$	$0,75 \pm 0,09$	$0,74 \pm 0,09$
октябрь	$0,27 \pm 0,19$	$0,49 \pm 0,16$	$0,70 \pm 0,11$	$0,79 \pm 0,08$	$0,75 \pm 0,09$
<i>% СЛ в поверхности древесного цилиндра</i>					
июль	$0,12 \pm 0,21$	$0,67 \pm 0,11$	$0,82 \pm 0,07$	$0,79 \pm 0,08$	$0,80 \pm 0,07$
август	$0,18 \pm 0,19$	$0,57 \pm 0,13$	$0,79 \pm 0,08$	$0,69 \pm 0,11$	$0,67 \pm 0,11$
сентябрь	$0,41 \pm 0,17$	$0,68 \pm 0,11$	$0,69 \pm 0,11$	$0,60 \pm 0,13$	$0,65 \pm 0,12$
октябрь	$0,12 \pm 0,22$	$0,52 \pm 0,15$	$0,78 \pm 0,08$	$0,69 \pm 0,11$	$0,64 \pm 0,12$

Интенсивность транспортной составляющей дыхания должна быть пропорциональна величине исходящего потока через поперечное сечение проводящего луба. Эту величину приближенно можно приравнять отношению листовой массы дерева к периметру ствола (то есть листовой массе, приходящейся на единицу периметра). Данные, полученные на модельных деревьях дуба в Теллермановском лесу приведены в табл.4.

В период старения на стволе образуются сухобочины, часто скрытые, и, несмотря на видимое увеличения диаметра, транспортная нагрузка луба не меняется. По-видимому, достигнув максимума ($\sim 1,55 \text{ кг дм}^{-1}$ для ширококронных деревьев I класса роста; $\sim 1,33 \text{ кг дм}^{-1}$ для средних II класса и $1,12 \text{ кг дм}^{-1}$ для узкокронных III класса роста), транспортная нагрузка луба перестает увеличиваться и становится постоянной.

Участие ростовой и транспортной компонент “дыхания” меняется в течение сезона. Поэтому мы рассчитали регрессии дыхания отдельно для двух летних и двух осенних месяцев. Полученные коэффициенты регрессий (табл.5) вполне логичны и согласуются с нашими представлениями о сезонной динамике флоэмного транспорта и прироста древесины. Ростовая составляющая дыхания максимальна в июле, в период роста древесного кольца и параллельного утолщения вторичных оболочек анатомических элементов древесины (Эссая, 1969; Цельникер, Малкина, 1993; Ялынская, 1999). В осенние месяцы после завершения прироста она близка нулю. Транспортная составляющая, постепенно снижаясь, остается заметной вплоть до октября. Наконец, аддитивная постоянная уравнений, которую можно интерпретировать как “дыхание поддержания”, описывает в том числе расходы на формирование и хранение запасных веществ, - она достигает максимума в конце вегетации (в августе), но сохраняется на высоком уровне и в сентябре и в октябре.

Таблица 4

Листовая масса, приходящаяся на единицу периметра ствола на высоте 1,3 м ($\text{кг}^*\text{дм}^{-1}$, - транспортная нагрузка единичной длины периметра ствола) в зависимости от диаметра дерева на высоте груди DBH и его положения в пологе древостоя (класс роста) (Ватковский, 1969; Дубравы ..., 1975)

Класс роста	DBH, см											
	4	8	12	16	20	24	28	32	36	40	60	80
I-II	0,29	0,29	0,36	0,72	0,96	1,13	1,28	1,34	1,41	1,47	1,00	0,75
II-III	0,17	0,17	0,17	0,18	0,50	0,72	0,89	1,03	1,11	1,22	0,81	0,61
IV	0,10	0,10	0,10	0,10	0,10	0,32	0,51	0,67	0,81	0,93	0,62	0,47

В области $D \leq 20$ см наши результаты совпадают с известными ранее оценками $R(D)$ (Цельникер, Малкина, 1993). Сходное нарастание величины $R(D)$ при переходе к более толстым стволам недавно обнаружено и у ели (Молчанов, Татаринов, 2004). Однако, линейный рост R при увеличении диаметра

деревьев дуба должен быть ограничен сверху, иначе при $D \geq 40$ см оценки R заранее превысят максимально возможную интенсивность дыхания. Измерения дыхания, выполненные нами на толстых стволах дуба черешчатого $D = 50\text{--}70$ см и длительных временных интервалах не только подтвердили ограниченность верхнего предела дыхания, но показали также, что при больших диаметрах интенсивность R существенно снижается.

Последние отечественные работы по измерению интенсивности поверхностного дыхания сосны обыкновенной (Загирова, Кузин, 1998; Загирова, 1999; Ялынская, 1999) позволяют предполагать и у нее сходный эффект: интенсивность дыхания возрастает до диаметра 15–17 см и затем, при больших диаметрах, сокращается.

По данным В.А. Соловьева (1983) в среднем 88–92% дыхательных затрат дуба связано с клетками луба, камбимальной зоны и первого слоя древесины. На более глубокие слои заболони, включая границу с ядром, приходятся остальные 8–12%. С периферическим слоем древесины связан и наиболее интенсивный ток пасоки, переносящий CO_2 в течении светового дня. Таким образом, в дыхательном газообмене участвуют прикамбимальные слои древесины и луба толщиной 2 см, в котором наиболее активно дышат клетки всего лишь одного сантиметра, вокруг камбимального цилиндра.

Из макроструктурных анатомических характеристик ствола и ветвей с интенсивностью дыхания по ступеням толщины в наибольшей степени коррелирует обилие в древесине крупных сердцевинных лучей (табл.3). Общая плотность размещения СЛ и плотность мелких СЛ не связаны с интенсивностью дыхания. Только осенью (сентябрь, октябрь) дыхание начинает достаточно тесно коррелировать с плотностью размещения СЛ, что, возможно, связано с участием СЛ всех классов крупности в накоплении зимних запасов органических веществ.

Небольшой слой дышащих клеток изолирован от внешнего мира корой и коркой. Широкие СЛ образуют в непроводящем лубе рыхлые дилатационные зоны (Эссай, 1969) с межклетниками, заполненными газовой фазой (Романов-

ский, Гопиус, 2006). Можно предположить, что они играют особую роль в радиальном газообмене ствола (Вихров, 1950). Статистическая и морфологическая обособленность крупных СЛ дуба, (Ширнин, 1999) как и многих других древесных пород, свидетельствуют об их функциональной специализации.

Таблица 5

Регрессии среднесуточного дыхания (R_i) ствола по месяцам (i) на “транспортную” нагрузку луба (f) и прирост стволовой древесины ($\sim \Delta d$): $R_i = a \cdot f + b \cdot \Delta d + c$, где f - листовой масса, приходящаяся на единицу длины поперечного сечения луба в месте измерения R_i , кг дм^{-1} ; Δd - прирост по диаметру, мм

Месяц	Дыхание*, $\text{мг CO}_2 \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$	Составляющие R_i , $\text{мг CO}_2 \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$			C^{**}
		транс-портная	ростовая	поддержания	
июль	$R_7 = 9,1$	+ 1,4 f	+ 2,0 $\cdot \Delta d$	+ 3,7	0,4
август	$R_8 = 8,6$	+ 1,1 f	+ 0,5 $\cdot \Delta d$	+ 6,5	0,6
сентябрь	$R_9 = 3,8$	+ 0,6 f	+ 0,0 $\cdot \Delta d$	+ 3,2	0,6
октябрь	$R_{10} = 2,1$	+ 0,1 f	+ 0,0 $\cdot \Delta d$	+ 2,0	0,8

Примечание: * численные значения R_{7-10} приведены для транспортной (листовой) нагрузки луба $f = 1 \text{ кг} \cdot \text{дм}^{-1}$ и среднего прироста $\Delta d = 2 \text{ мм год}^{-1}$, ** - коэффициент корреляции.

Полученные данные позволяют более точно рассчитать дыхательные затраты дубняков: с учетом не только общей поверхности скелетных органов, но и ее распределения по ступеням толщины осей древесного скелета и их неравнозначном участии в эмиссии CO_2 из ствола. Уточнение размера дыхательных затрат древесных растений приобретает особое значение в связи с моделированием роста и развития деревьев и определением роли лесов в глобальном углеродном цикле (Куль К., Куль О., 1989; Waring and oth., 1998).

ПОВЕРХНОСТИ НАДЗЕМНОГО СКЕЛЕТА ДЕРЕВЬЕВ ДУБА

“Живая” часть взрослых древесных растений, как пленка покрывает систему их скелетно-проводящих надземных органов: стволы и ветви. Центральные области древесного “скелета”, зона спелой (ядровой) древесины живых клеток не содержат. Эти “мертвые” ткани следует относить скорее к мортмассе, чем к фитомассе. Прижизненное разложение древоразрушающими грибами спелой (ядровой) древесины, обычное у растущих деревьев после определенного возраста (Состояние..., 1989), подтверждает принадлежность к мортмассе центральных областей ствола.

На долю древесины в лесах приходится до 90% запасов органического вещества, что делает лесные фитоценозы несопоставимыми с травяными сообществами (Орлов, 1931; Экосистемы..., 2004). Причем, наибольшую часть запаса углерода в фитомассе приспевающих и более старых древостоев составляет ксилема центральных “мертвых” зон древесного скелета.

Для эколого-физиологических исследований задача определения объема и массы “живых” частей древостоев имеет особое значение. Интенсивность многих процессов (рост, нисходящий транспорт, дыхание и т.п.) определяется только живыми тканями и живыми клетками, которые у древесных растений составляют лишь 15–20% массы дифференцированной заболонной древесины.

Оценками массы живых клеток у деревьев лесообразующих пород (кроме листвы) мы до сих пор не располагаем. В то же время, неоднократно была определена площадь поверхности живых тканей древостоя (камбиальная поверхность, поверхность листвы, общая поверхность древостоя...) (Уткин, 1975; Ватковский, 1978; Усольцев и др., 1988; Марченко, 1995 и др.). Эти величины тесно связаны с массой “живых” тканей и клеток.

Мы попытались оценить “живую” фитомассу лесостепных дубняков опираясь на оценки их поверхностей (Молчанов, 1970; Ватковский, 1978) и впервые описанные нами зависимости толщины заболони и луба от диаметра стволов и ветвей (осей скелета) (Экосистемы..., 2004). Зависимость интенсивности

газообмена и макроанатомических показателей от диаметра оси (Экосистемы..., 2004) требовала описания распределений общей протяженности и поверхности ствола и ветвей по диаметру.

Основой послужили данные о фитомассе и поверхности надземных скелетно-проводящих органов деревьев дуба, накопленные при исследованиях дубрав Теллермановского опытного лесничества (ТОЛ) Института лесоведения РАН, южная лесостепь, Грибановский район Воронежской обл. (Ватковский, 1968, 1978; Молчанов, 1970; Дубравы..., 1975; Романовский, Ильюшенко, 1991; Экосистемы..., 2004 и др.). Как вспомогательный материал для проверки общих закономерностей использованы наблюдения, выполненные на других древесных породах (Габделхаков, 1977).

Нами было принято, что структура крон и параметры ствола в значительной мере независимы: распределение общей длины ветвей по толщине определяется подкроновым диаметром (Ватковский, 1968), а основные параметры ствола (высота - H , диаметр на высоте 1,3 м - DBH) - бонитетом и статусом дерева в древостое (классом Крафта).

Основой для расчетов поверхностей растения служили регрессии их площадей на показатели, обеспеченные наибольшим числом экспериментальных данных (Ватковский, 1968, 1978; Основы..., 1964; Дубравы..., 1975; Состояние..., 1989 и др): на одностороннюю листовую поверхность (SF) и на диаметр (DBH) ствола на высоте 1,3 м. Чтобы расширить выборку, SF в отдельных случаях рассчитывали по листовой массе, исходя из средней поверхностной плотности листвы дуба черешчатого $90 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ ($120 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ для световых листьев и $60 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ для теневых).

Остальные показатели выражали через SF . Поверхность побегов последней вегетации $SSp \approx 0,04 \cdot SF$. Поверхность ветвей кроны старше 1 года $SBr \approx 0,3 \cdot SF - 0,5$. Поверхность корней диаметром менее 0,1 мм $SfR \approx 2,6 \cdot SF$; остальных корней - $SrR \approx 1,4 \cdot SF$; общая поверхность корней $SR \approx 4,0 \cdot SF$ (Ватковский, 1968).

Информация о ширине заболони и флоэмы (луба), в зависимости от диаметра оси древесного скелета, собрана нами на вырубках Теллермановского опытного и Грибановского лесничеств Теллермановского лесхоза (Экосистемы..., 2004). Зависимость высоты ствола от его диаметра определена по таблицам хода роста дуба черешчатого (Орлов, 1931; Новосельцев, Бугаев, 1985) и данным А.А. Молчанова (Дубравы, 1975; Экосистемы..., 2004), О.С. Ватковского (Ватковский, 1968, 1978), А.Ф. Ильюшенко, Н.К. Кондрашевой, собранным непосредственно в нагорных дубравах Теллермановского леса.

Отрезки ствола и ветвей аппроксимировали коническими поверхностями. Подкроновый диаметр ствола принимали равным $0,85 * DBH$ (Ватковский, 1968). Столовая поверхность определена как $SSt \approx 2,07 * DBH * H$ (табл. 1).

В табл. 1-4 приведены оценки поверхностей деревьев (стволы и кроны) даны в зависимости от DBH . Площади поверхности ствола (табл. 1) дифференцированы по классам бонитета насаждения. До $DBH = 8-10$ см различия между стволами из насаждений разной продуктивности практически отсутствуют. Затем они начинают нарастать, и при $DBH = 40$ см стволы дуба в насаждениях I класса бонитета имеют поверхность $\sim 25 \text{ м}^2$, то есть в 2,5 раза большую чем в низко производительных дубравах Vа класса бонитета (табл. 1).

Сведения о численности и распределении ветвей кроны по диаметру у основания взяты из первичных обмеров модельных деревьев дуба и статей О.С. Ватковского (1978). Оценки общей поверхности листвы, побегов текущего года и остальных ветвей кроны; корневых систем, с выделением тонких корней (диаметром $\leq 0,1$ мм), приводятся нами отдельно для деревьев разных классов роста (табл. 2 - 4). Стволы одинакового диаметра в зависимости от положения дерева в пологе древостоя могут нести кроны, почти в два раза отличающиеся по площади листвы, побегов и ветвей.

Таблица 1

Поверхность ствола деревьев дуба черешчатого (SSt , м²)
в зависимости от их диаметра (DBH , см)

DBH , см	Класс бонитета					
	I	II	III	IV	V	Va
2	0,14	0,14	0,14	0,14	0,14	0,14
4	0,41	0,41	0,41	0,41	0,41	0,41
6	0,87	0,87	0,87	0,87	0,87	0,87
8	1,32	1,32	1,32	1,32	1,32	1,16
10	2,17	2,17	2,17	2,17	1,86	1,66
12	3,10	3,10	3,10	2,86	2,48	2,24
14	4,06	4,06	4,06	3,62	3,19	2,90
16	5,30	5,30	4,95	4,64	3,48	3,31
18	6,89	6,33	5,96	5,59	4,47	3,72
20	8,28	7,66	7,04	6,21	4,97	4,14
22	9,65	9,11	8,42	7,06	5,69	4,78
24	11,18	10,43	9,44	7,95	6,21	5,22
26	12,92	12,11	10,23	8,61	7,00	5,92
28	14,49	13,62	11,30	9,27	7,53	6,38
30	16,46	14,90	12,42	9,94	8,38	6,83
32	18,55	15,90	13,25	10,93	8,94	7,62
34	20,41	17,24	14,08	11,61	9,85	8,09
36	22,36	18,63	15,28	12,67	10,43	8,94
38	23,60	20,06	16,52	13,37	11,01	9,44
40	25,25	21,11	17,39	14,08	11,59	9,94

Сложнее определить общую площадь поверхностей стволов и ветвей в древостоях. Необходимо учесть полноту насаждений, задать распределение деревьев по диаметру, соотношения деревьев разных классов роста, учесть изменения, вносимые лесохозяйственной деятельностью и др. Варьирование этих параметров определяет неоднозначность оценок. Мы провели такие расчеты для сомкнутых дубрав контрастной продуктивности в возрасте 40 лет. Индексы

поверхностей древостоя (поверхность, приходящихся на единицу площади насаждения, га^{*}га⁻¹) оценены для наиболее и наименее продуктивных типов дубрав (табл. 5).

Таблица 2

Поверхность, м² на 1 дерево: листвы (*SF* - односторонняя), побегов (*SSp*) и ветвей старше 1 года (*SBr*), корней (*SR*), в том числе диаметром менее 0,1 мм (*SfR*) и более крупных (*SrR*) при разном диаметре ствола (*DBH*, см) у господствующих и сопротивляющихся деревьев

<i>DBH</i> , см	<i>2 SF</i>	<i>SSp</i>	<i>SBr</i>	<i>SSp+SBr</i>	<i>SfR</i>	<i>SrR</i>	<i>SR</i>
2	2,0	0,08	0,1	0,18	2,6	1,4	4
4	4,0	0,16	0,7	0,86	5,2	2,8	8
6	6,0	0,24	1,3	1,54	7,8	4,2	12
8	8,0	0,32	1,9	2,22	10,4	5,6	16
10	10,0	0,40	2,5	2,90	13,0	7,0	20
12	15,0	0,60	4,0	4,60	19,5	10,5	30
14	27,0	1,08	7,6	8,68	35,1	18,9	54
16	40,0	1,60	11,5	13,10	52,0	28,0	80
18	52,0	2,08	15,1	17,18	67,6	36,4	104
20	67,0	2,68	19,6	22,28	87,1	46,9	134
22	80,0	3,20	23,5	26,70	104,0	56,0	160
24	95,0	3,80	28,0	31,80	123,5	66,5	190
26	110,0	4,40	32,5	36,90	143,0	77,0	220
28	125,0	5,00	37,0	42,00	162,5	87,5	250
30	137,0	5,48	40,6	46,08	178,1	95,9	274
32	150,0	6,00	44,5	50,50	195,0	105,0	300
34	165,0	6,60	49,0	55,60	214,5	115,5	330
36	177,0	7,08	52,6	59,68	230,1	123,9	354
38	190,0	7,60	56,5	64,10	247,0	133,0	380
40	205,0	8,20	61,0	69,20	266,5	143,5	410

В нагорных автоморфных широколиственных лесах южной лесостепи наиболее продуктивны дубравы снытево-осокового типа, растущие по сценарию I₅ класса бонитета (Экосистемы..., 2004). Их надземные скелетно-проводящие органы, без учета трещиноватости корки имеют индекс поверхности равный ~ 1,6.

В низкопродуктивных солонцовых дубравах *Va* класса бонитета индекс поверхности древесного скелета примерно в 2 раза меньше, в основном за счет меньших поверхностей стволов и наиболее толстых ветвей. Примерно вдвое различаются индексы листовой поверхности снытево-осоковой и солонцовой дубрав в полном соответствии с их продуктивностью.

Таблица 3

Поверхность, м² на 1 дерево: листвы (*SF*), побегов (*SSp*) и ветвей (*SBr*), корней (*SR*), в том числе тонких (*SfR*) и скелетных (*SrR*) у сопоставляемых и подчиненных деревьев при разном диаметре ствола (*DBH*, см)

<i>DBH</i> , см	<i>2 SF</i>	<i>SSp</i>	<i>SBr</i>	<i>SSp + SBr</i>	<i>SfR</i>	<i>SrR</i>	<i>SR</i>
2	1,0	0,04	0,04	0,08	1,30	0,70	2,0
4	2,2	0,09	0,16	0,25	2,86	1,54	4,4
6	3,5	0,14	0,55	0,69	4,55	2,45	7,0
8	4,7	0,19	0,91	1,10	6,11	3,29	9,4
10	6,0	0,24	1,30	1,54	7,80	4,20	12,0
12	7,0	0,28	1,60	1,88	9,10	4,90	14,0
14	8,2	0,33	1,96	2,29	10,66	5,74	16,4
16	10,0	0,40	2,50	2,90	13,00	7,00	20,0
18	22,0	0,88	6,10	6,98	28,60	15,40	44,0
20	35,0	1,40	10,00	11,40	45,50	24,50	70,0
22	47,0	1,88	13,60	15,48	61,10	32,90	94,0
24	60,0	2,40	17,50	19,90	78,00	42,00	120,0
26	75,0	3,00	22,00	25,00	97,50	52,50	150,0
28	87,0	3,48	25,60	29,08	113,10	60,90	174,0
30	100,0	4,00	29,50	33,50	130,00	70,00	200,0
32	115,0	4,60	34,00	38,60	149,50	80,50	230,0
34	127,0	5,08	37,60	42,68	165,10	88,90	254,0
36	140,0	5,60	41,50	47,10	182,00	98,00	280,0
38	155,0	6,20	46,00	52,20	201,50	108,50	310,0
40	170,0	6,80	50,50	57,30	221,00	119,00	340,0

Расчеты, поверхности растений и оценки периметра стволов и ветвей (Ватковский, 1968, 1978; Марченко, 1995; Стороженко, 2000) (табл. 5) приобретают особый смысл в эколого-физиологических исследованиях. Интенсивность большинства физиологических процессов определяется лишь узким слоем живых тканей, чехлом одевающих древесный скелет.

Таблица 4

Поверхность, м²: листвы (*SF*), побегов (*SSp*) и ветвей (*SBr*), корней (*SR*),
в том числе тонких (*SfR*) и скелетных (*SrR*) у угнетенных деревьев

<i>DBH</i> , см	2 <i>SF</i>	<i>SSp</i>	<i>SBr</i>	<i>SSp+ SBr</i>	<i>SfR</i>	<i>SrR</i>	<i>SR</i>
2	0,7	0,003	0,003	0,006	0,91	0,49	1,4
4	1,5	0,060	0,060	0,120	1,95	1,05	3,0
6	2,0	0,080	0,100	0,180	2,60	1,40	4,0
8	2,7	0,110	0,310	0,420	3,51	1,89	5,4
10	3,5	0,140	0,550	0,690	4,55	2,45	7,0
12	4,0	0,160	0,700	0,860	5,20	2,80	8,0
14	4,7	0,190	0,910	1,100	6,11	3,29	9,4
16	5,5	0,220	1,150	1,370	7,15	3,85	11,0
18	6,0	0,240	1,300	1,540	7,80	4,20	12,0
20	6,7	0,270	1,510	1,780	8,71	4,69	13,4
22	15,0	0,600	4,000	4,600	19,50	10,50	30,0
24	27,0	1,080	7,600	8,680	35,10	18,90	54,0
26	40,0	1,600	11,500	13,100	52,00	28,00	80,0
28	50,0	2,000	14,500	16,500	65,00	35,00	100,0
30	62,0	2,480	18,100	20,580	80,60	43,40	124,0
32	75,0	3,000	22,000	25,000	97,50	52,50	150,0
34	90,0	3,600	26,500	30,100	117,00	63,00	180,0
36	102,0	4,080	30,100	34,180	132,60	71,40	204,0
38	115,0	4,600	34,000	38,600	149,50	80,50	230,0
40	130,0	5,200	38,500	43,700	169,00	91,00	260,0

Учитывая то, что интенсивность дыхания весьма существенно зависит от диаметра осей древесного скелета (Цельникер, Малкина, 1993), для корректно-

го расчета суммарного дыхания нефотосинтезирующих осей кроны нам нужно иметь представление не только об общей поверхности стволов и ветвей, но и об её распределении по ступеням толщины осей. Учитывая относительную малочисленность исходных данных, важно было определить границы области распределения ветвей по D . Мы использовали для этого огибающие максимальных диаметров ветвей ($\text{Max } D$) в зависимости от диаметра ствола DBH (табл.6). Максимальные диаметры ветвей были описаны нами у 300 деревьев дуба в диапазоне DBH от 1 до 70 см. Величины, приведенные в табл. 6, соответствуют ломанной линии, огибающей $\text{Max } D (DBH)$.

Таблица 5

Поверхность ($\text{га}^* \text{га}^{-1}$) 40-летних сомкнутых древостоев снытево-осоковой I₅ и солонцовой Va классов бонитета дубрав (Молчанов, 1970; Дубравы..., 1975; Ватковский, 1978)

Тип дубравы	Стволы ¹	Живые ветви	Побеги	Всего надземный скелет	Листья ² 2-SF	Корни	Итого ³
Снытево-осоковая	0,9	0,6	0,15	1,6	7,3	15	17–24
Солонцовая	0,4	0,2	0,09	0,7	4,4	10	11–15

Примечание: 1 - за счет трещиноватости корки поверхность осей толще 10 см возрастет в ~ 1,2–1,5 раза; 2 - общая двухсторонняя поверхность листьев, к ней следовало бы добавить поверхность черешков; 3 - общая поверхность древостоя зимой и летом.

Распределение общей поверхности ветвей в кроновом пространстве дерева по ступеням толщины осей в пермилях ($^0/\text{oo}$) приведено в табл. 7, а табл. 8 задает распределение поверхности ствола по ступеням толщины его отрезков. Даные табл. 7 пригодны для описания распределения по толщине осей кроны у среднего абстрактного дерева, независимо от его класса роста. Мы исходили при этом из того, что несмотря на все различия абсолютных площадей поверхности кроны у деревьев, имеющих разный социальный статус в древостое, ха-

рактер распределений осей древесного скелета по диаметру примерно одинаков у всех деревьев. В зависимости от класса роста изменяется в основном соотношение площади поверхности ствола и кроны. В сумме данные таблиц 7 и 8 позволяют описать общее распределение скелетно-проводящих осей дерева по ступеням толщины в зависимости диаметра ствола. Распределения поверхностей древесного скелета по ступеням толщины осей дерева имеют два максимума. Один в области модальной толщины годичных побегов, второй в области максимальных диаметров в прикомлевой части ствола (рис. 1).

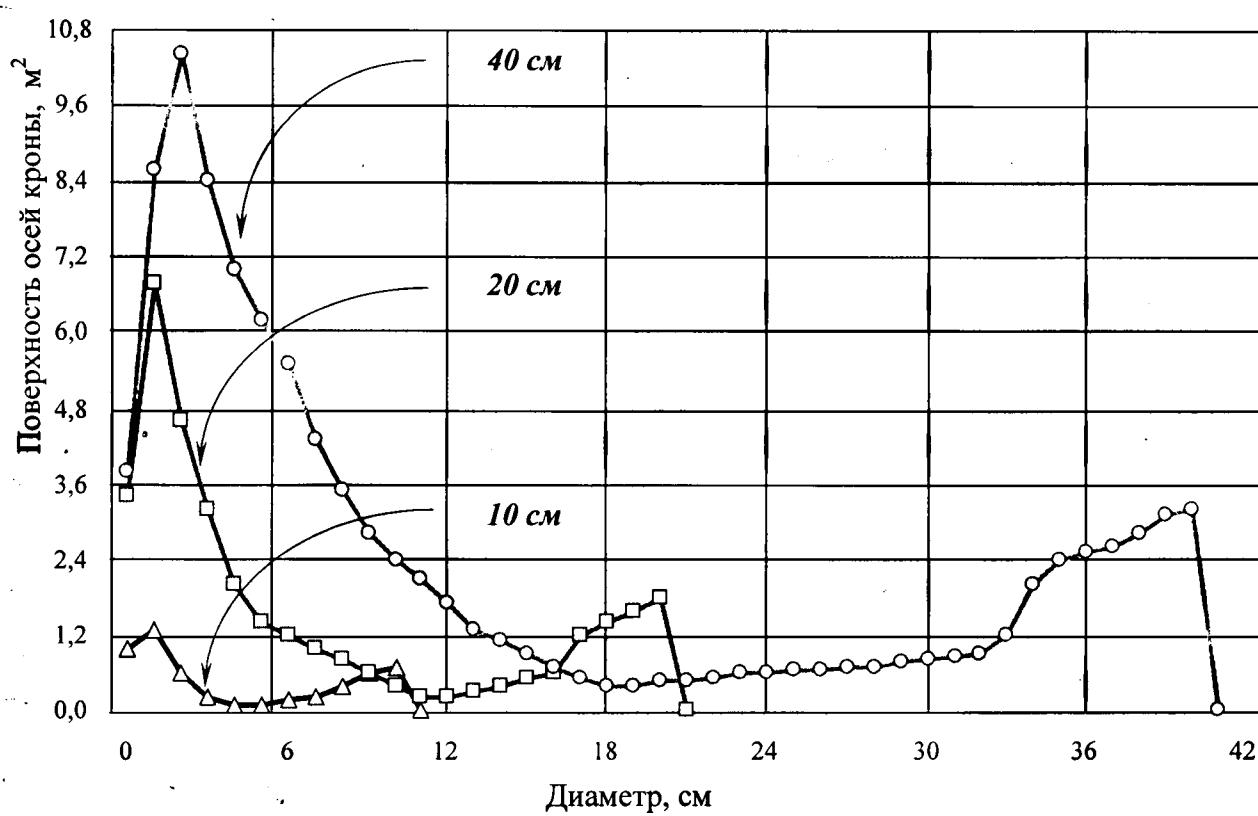


Рис. 1 Распределение общей поверхности ствола и ветвей кроны по ступеням толщины осей древесного скелета у деревьев дуба I класса роста при диаметре ствола на 1,3 м.

Зная распределение стволов насаждения по *DBH* (Орлов, 1931; Новосельцев, Бугаев, 1985) и абсолютные величины площадей поверхности стволов и крон деревьев, с помощью данных табл. 7 и 8 мы можем представить, как поверхности кронового и стволового пространств будет распределяться по диаметру *D* осей древесного скелета в древостое. Распределения имеют два четких

максимума плотности (побеги и стволы), разделенные минимумом, приходящимся на промежуточные диаметры (рис.2).

Таблица 6

Максимальный диаметр ветвей первого порядка ($Max D$, см)
в зависимости от диаметра ствола (DBH , см)

DBH , см	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20
$Max DBr$	1,2	2,0	3,0	4,0	5,0	6,0	7,0	8,0	9,0	10,0
DBH , см	22	24	26	28	30	32	34	36	38	40
$Max DBr$	11,2	12,2	13,5	14,5	15,5	16,5	17,7	18,7	20,0	21,0
DBH , см	42	44	46	48	50	52	54	56	58	60
$Max DBr$	22,0	23,0	23,7	24,5	25,2	26,0	26,7	27,5	28,2	29,0

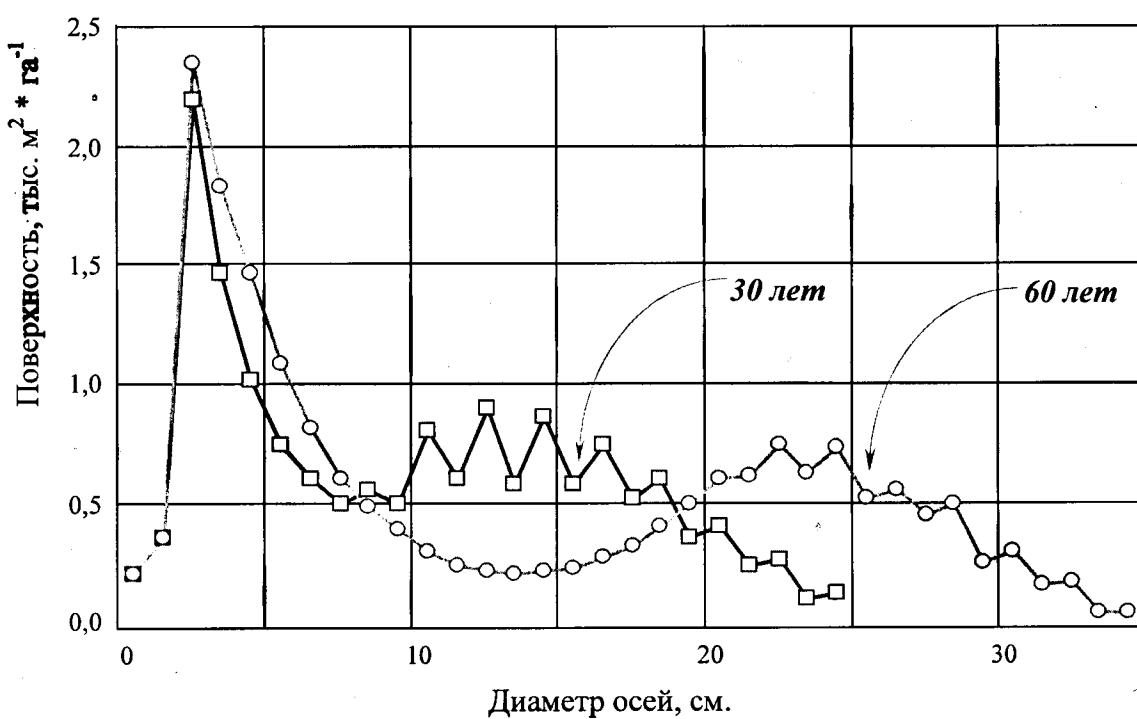


Рис. 2 Распределение общей поверхности стволов и ветвей в сомкнутых дубняках.

Таблица 7

Распределение поверхности ($\%$) побегов и ветвей кроны по ступеням толщины (D , см) в зависимости от диаметра ствола (DBH , см)

DBH , см	D , см										
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
2	498	502									
4	427	542	31								
6	390	542	56	12							
8	342	497	140	19	2						
10	288	479	158	61	13	1					
12	247	444	159	90	43	13	4				
14	218	400	182	98	59	31	10	2			
16	192	372	195	96	67	45	23	8	2		
18	169	339	190	117	75	52	34	17	6	1	
20	153	309	188	132	79	57	41	25	12	4	0
22	136	279	184	137	92	63	45	32	19	9	4
24	120	253	178	141	102	68	51	37	25	15	7
26	107	230	172	137	106	76	56	41	31	21	13
28	97	210	169	133	108	81	58	45	35	26	18
30	88	192	163	129	108	86	65	48	37	30	22
32	79	176	162	123	108	89	68	50	40	32	26
34	72	162	157	123	105	90	71	54	43	34	28
36	66	149	154	123	103	89	73	56	44	35	30
38	60	138	149	122	101	88	74	59	46	37	31
40	55	127	147	121	99	87	74	60	47	38	32

DBH , см	D , см										
	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	
24	3	0									
26	6	3	1								
28	11	5	3	1							
30	15	9	5	2	1						
32	19	13	8	4	2	1					
34	22	17	11	6	3	1	1				
36	25	19	14	9	6	3	1	1			
38	26	22	17	12	8	5	3	1	1		
40	28	24	19	15	11	7	5	2	1	1	

Хотя выполненные нами расчеты приближенны, но они, как мы полагаем, дают результат близкий к истине. Экспериментальная проверка потребует не только времени, но и энтузиазма. Надежды на более точные приближения мы связываем с появившимися в последние годы исследованиями с применением электронно-цифровой фотографии и соответствующих программ обработки изображения (Кончиц, 2003). Результаты этих работ в общих чертах соответствуют нашим расчетам: основной максимум длины и, соответственно, поверхности осей надземного скелета приходится на самые тонкие ветви; а второй - лежит в области самых толстых диаметров.

Таблица 8
Распределение поверхности ствола ($\%$) по ступеням толщины отрезков
(D , см) в зависимости от диаметра ствола на высоте 1,3 м (DBH , см)

DBH см	D , см													
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
2	67	333	60											
4	25	70	103	306	496									
6	11	28	56	84	125	292	404							
8	6	15	29	44	59	84	125	282	356					
10	3	9	18	28	37	46	65	85	169	247	293			
12	2	6	12	19	25	31	38	46	60	75	187	231	268	
14	2	4	8	13	17	21	25	30	34	46	58	85	191	217
16	1	3	6	9	13	16	19	23	27	30	37	46	61	92
18	1	2	5	7	10	12	15	17	20	23	27	30	36	43
20	1	2	4	6	9	11	12	13	15	18	21	24	27	30
22	1	1	3	5	7	9	10	11	12	14	17	20	22	25
24	0	1	2	4	5	7	8	9	10	11	13	15	17	20
26	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	12	14	16
28	0	1	2	3	4	5	6	6	7	8	8	9	11	13
30	0	1	1	2	3	4	5	5	6	6	7	8	9	11
32	0	0	1	2	2	3	4	5	5	6	6	7	8	9
34	0	0	1	1	2	3	3	4	4	5	5	6	6	7
36	0	0	1	1	2	2	3	3	4	4	5	5	6	6
38	0	0	1	1	1	2	2	3	3	3	4	4	4	5
40	0	0	1	1	1	2	2	2	3	3	4	4	4	5

Продолжение табл. 8

DBH см	D, см													
	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
14	249													
16	180	207	230											
18	56	129	169	189	209									
20	34	44	54	140	162	181	192							
22	28	30	33	47	68	140	153	167	177					
24	22	25	27	29	32	66	102	129	140	150	156			
26	18	21	23	25	27	30	33	78	111	122	131	139	145	
28	15	17	19	21	23	25	27	29	34	85	109	117	125	133
30	12	14	16	18	19	21	23	25	26	27	35	84	105	115
32	10	12	14	15	17	18	20	22	24	24	25	25	36	84
34	9	10	12	13	15	16	18	20	21	22	23	23	24	24
36	7	9	10	12	13	15	16	18	19	20	21	22	22	23
38	6	7	8	10	11	13	14	16	17	18	19	19	20	21
40	5	6	7	9	10	11	13	14	15	16	17	18	19	20

DBH см	D, см													
	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
28	133	138												
30	115	125	132	135										
32	84	103	112	121	127	132								
34	24	36	89	100	108	116	124	130						
36	23	23	24	36	88	97	106	113	119	125				
38	21	22	23	24	26	58	85	92	99	106	113	120		
40	20	21	21	22	22	23	36	65	81	86	91	96	110	114

Многие физиологические процессы у древесных растений определяются одними только поверхностными тонкими слоями живых клеток. Поэтому для моделирования жизни дерева как целостной системы (Куль, Куль, 1989) оценки поверхности скелетно-проводящих органов необходимы. Камбий (камбимальная зона), проводящий луб, последние 1–2 годичных соля древесины у кольцепоровых пород; не говоря уже о листовом аппарате, – контролируют ключевые физиологические процессы у древесных видов. Используя полученные нами дан-

ные о толщине заболони и луба у дуба черешчатого (Экосистемы..., 2004), мы попытались оценить долю "живых" тканей и клеток в общей биомассе дубравного фитоценоза (табл. 9).

В условиях I_5 бонитета летняя масса «живых» тканей «выработанного» фитоценоза перестойной дубравы составляет всего лишь $100\text{--}120 \text{ т}^*\text{га}^{-1}$, то есть вполне сопоставима с биомассой травяных фитоценозов. И, хотя, в настоящее время мы с достаточной достоверностью можем просчитать величину "живой" фитомассы только для одновозрастных и условно одновозрастных дубняков, однако, та же картина, по-видимому, будет наблюдаться и в полидоминантных разновозрастных сообществах при исключении из состава их фитомассы "мертвой", - спелой и ядровой древесины, и далее при исключении массы мертвых одревесневших клеток (Экосистемы..., 2004).

Таблица 9

Оценки фитомассы живых тканей в перестойных
250-летних дубравах, $\text{т}^*\text{га}^{-1}$ (% общей фитомассы фитоценоза)

Фракция фитомассы	Тип дубравы					
	Снытево-осоковая	Осоково-снытевая	Липово-осоковая	Полево-кленовая	Бересклетовая	Солонцовая
Вся фитомасса ¹	583 (100)	497 (100)	424 (100)	301 (100)	216 (100)	107 (100)
Без ядра и корки	264 (45)	233 (47)	197 (47)	142 (47)	123 (57)	74 (69)
Без либриформа и сосудов ²	120 (21)	109 (22)	92 (22)	69 (23)	60 (28)	42 (39)

Примечание: 1 - по (Экосистемы..., 2004); 2 - использованы дифференцированные оценки плотности анатомических структур древесины дуба (Санаев, 1990) и данные об их % соотношении (Ширнин, 1999).

Характеристики распределений осей древесного скелета по толщине позволяют уточнить оценки автотрофного дыхания насаждений. Все прежние оценки были получены без учета зависимости интенсивности дыхания от диаметра осей древесного скелета (Moller, Nielsen, 1954; Крамер, Козловский, 1983; Sassa

and other, 1984; и др.). Подсчеты автотрофного дыхания с учетом зависимости величины эмиссии С (CO_2) от диаметра осей дают оценки в 1,5 раза выше (Экосистемы..., 2004).

Время пречётной (количественной) таксации, как науки, ориентированной на инвентаризацию запасов ликвидной древесины, подходит к концу. Кризис жанра определяется однообразием вычислительных работы, отсутствием свежих идей, недостаточностью получаемых результатов для более тонких исследовательских целей. Конверсионные коэффициенты (Уткин и др., 2001) позволяют использовать накопившиеся старые материалы в уточнении параметров углеродного цикла лесов. Но и этот подход не несет принципиально новых идей. Назрела острая необходимость расширения лесной “таксации” в область функционально-смысловых данных, из которых будет складываться модели работы дерева и фитоценоза, хотя это уже не будет таксация леса в ее прежнем понимании.

“ДЫХАНИЕ” СТВОЛОВ И ВЕТВЕЙ ЛЕСОСТЕПНОЙ ДУБРАВЫ

По мере накопления данных об эмиссии CO_2 поверхностями древесных стволов выяснилось, что интенсивность дыхания единичной поверхности зависит от толщины скелетно-проводящего органа (D ствола или ветви). В то же время, все расчеты автотрофного дыхания (R) насаждений (Moller, Nielsen, 1954; Молчанов, 1983 и др.), используемые при оценке баланса углерода в лесных экосистемах, исходили из предположения независимости R от D .

Связь R и D скелетно-проводящих органов понятна, если исходящий транспорт не сводится к пассивной диффузии молекул по градиенту концентраций, но включает активный, энергоемкий перенос хотя бы некоторых классов пластических веществ на отдельных этапах транспортного пути (Гамалей, Пахомова, 2000). Транспортная нагрузка на единицу периметра ствола или вет-

ви (кг листвы на 1 см) с утолщением дерева возрастет. А ведь именно “транспортная” компонента составляет основную часть R (Negisi, 1981; Соловьев, 1983; Цельниker, Малкина, 1993; Загирова, Кузин, 1998; Загирова, 1999). От толщины ствола, ветви зависит и ростовая компонента дыхания: средний прирост по диаметру тесно связан с толщиной осей (Кайрюкшис, 1967; Цельниker, Малкина, 1993 и др.).

В настоящее время первичную продукцию фотосинтеза BPP обычно реконструируют по измеренной величине годичного прироста NPP древостоя, принимая средние дыхательные затраты насаждений 50–60% BPP (Молчанов, 1983; Ялынская, 1999; Курбатова, 2002 и др.). Предполагается, что независимо от зонального положения лесов можно считать возврат углерода в атмосферу автотрофным дыханием равным ~50% брутто-продукции листового полога (BPP) (Waring, Landsberg, Williams, 1998). При использовании метода “эдди-коррелейшн” (Курбатова, 2002 и др.) из замеренных суммарных потоков $C(CO_2)$, характеризующих совокупный баланс фотосинтеза, автотрофного и гетеротрофного дыхания, искусственно, с помощью принятых *a priori* данных о соотношении $NPP:BPP$, вычленяется R нефотосинтезирующих органов.

В данном сообщении при определении дыхательных затрат надземного скелета лесостепных дубрав, мы использовали только независимые измерения автотрофного дыхания и учли также влияние диаметра скелетных органов древостоя на интенсивность эмиссии $C(CO_2)$, что существенно изменило оценки общей величины дыхательных затрат. К багажу литературных данных о дыхании стволов и ветвей дуба черешчатого *Quercus robur L.* (Цельниker, Малкина, 1993) мы добавили результаты собственных сезонных измерений R у деревьев дуба диаметром 23, 60 и 70 см.

Работа выполнена в Теллермановском опытном лесничестве Института лесоведения РАН (Воронежская обл., лесостепь). Основной материал собран в 1991 и 1992 гг. в полево-кленовой дубраве III класса бонитета (полнота 0,7) на

220-летнем дереве дуба черешчатого диаметром 70 см, высотой 25 м, первого класса роста и первой категории состояния.

Выделение $C(CO_2)$ поверхностью ствола измеряли 2-канальной газометрической установкой на основе инфракрасного газоанализатора ГИП-10 в области концентраций $[CO_2] \approx 0,00\text{--}0,05\%$ по объему. Для отбора проб воздуха использовали камеры из пластилинового кольца, валика, закрепленного на слегка выровненной (подрумяненной) площадке на корке ствола, с натянутой на кольцо полиэтиленовой пленкой. Площадь основания камеры $0,5 \text{ дм}^2$, высота 2,5 см. Скорость прокачки воздуха через камеры $\sim 60 \text{ л} \cdot \text{ч}^{-1}$. Камеры устанавливали с северной стороны ствола на высотах 0,2; 1,3; 7,0 м. Измерения R вели непрерывно в течении суток.

У остальных деревьев в полево-кленовой дубраве R определяли по той же методике. В солонцовой дубраве пробы воздуха, контрольного и пропущенного через камеру, для разовых измерений R отбирали в полихлорвиниловые емкости. Затем в стационарных условиях с помощью газоанализатора ГИП-10 определяли концентрации $C(CO_2)$ в пробах.

Фенологические наблюдения за листораспусканением, осенним пожелтением листвы и началом листопада проведены Н.К. Кондрашовой (2001). Продуктивность фотосинтеза (BPP) оценена по наблюдениям А.Г. Молчанова (2002), выполненным на том же дереве в полево-кленовой дубраве.

Фотосинтетическую продуктивность насаждений определяли исходя из трех групповой структуры листового полога древостоя. Выделяли “суперсветовые”, световые и теневые листья, - имеющие разную суточную динамику фотосинтеза и разную продуктивность единичной листовой поверхности (Экосистемы..., 2004).

При распространении результатов на другие типы леса мы исходили из установленной А.Г. Молчановым (1993) независимости интенсивности фотосинтеза и дыхания дуба черешчатого и сосны (вероятно, и других древесных растений) от типа леса и его бонитета в широкой области субоптимальных погодных условий. Только выход растений в область стрессовых экологических си-

туаций вызывает депрессию фотосинтеза. В насаждениях с низким бонитетом такие “выходы” происходят чаще (Экосистемы..., 2004), что и определят снижение общей *BPP*- продуктивности, листового индекса и индексов всех прочих поверхностей насаждений ($\text{га}^* \text{га}^{-1}$).

Наши расчеты *BPP* выполнены для субоптимальных погодных условий и учитывают бонитеты древостоев только через индексы поверхностей (Ватковский, 1978; Экосистемы..., 2004). Таким образом, полученные нами оценки относятся к субоптимальным погодным условиям (в лесостепи это ~20% календарных лет), и в отдельные годы продуктивность лесов может существенно падать.

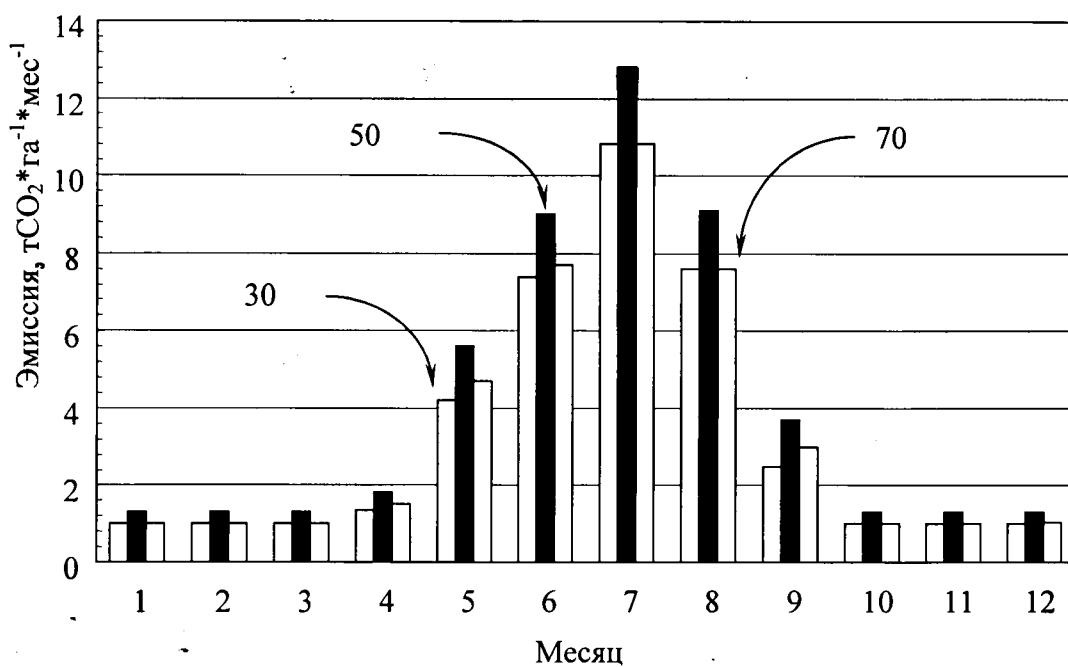


Рис. 1 Эмиссия CO_2 поверхностями стволов и ветвей дубняка разных возрастов

Используя данные об интенсивности эмиссии $\text{C}(\text{CO}_2)$, описания зависимости газообмена от диаметра осей древесного скелета $R(D)$ и распределения поверхностей в древостое по ступеням толщины D стволов и ветвей, мы получили оценки общего дыхания скелетно-проводящих надземных органов и смогли охарактеризовать сезонную и возрастную динамики газообмена в древостоях

(табл. 1, рис. 1) (Цельникер, Малкина, 1993; Гопиус, Романовский, 1998, Экосистемы..., 2004).

В общем объеме автотрофного дыхания древостоя дыхание надземных скелетных органов составляет основную часть: 61–65% (табл. 2). Дыхание стволов и ветвей – основная составляющая автотрофного дыхания всего фитоценоза: от 40 до 60% - в зависимости от участия древесного яруса в общей фитомассе сообщества.

Таблица 1

Сезонная динамика дыхания стволов и ветвей ($\text{тC}^*\text{га}^{-1}$)
в лесостепных дубравах I₅ класса бонитета (Экосистемы..., 2004)

A, лет	Месяц												Σ
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
20	0,3	0,3	0,3	0,4	1,2	2,0	2,9	2,0	0,7	0,3	0,3	0,3	11,0
50	0,3	0,3	0,3	0,5	1,5	2,5	3,5	2,5	1,0	0,4	0,4	0,4	13,6
100	0,3	0,3	0,3	0,4	1,2	2,0	2,7	2,1	0,8	0,4	0,3	0,3	11,1

Примечание: Расчет для сомкнутых снытево-осоковых нагорных дубрав

Таблица 2

Структура дыхательных затрат древостоя в снытево-осоковых ясеневых дубравах, $\text{тC}^*\text{га}^{-1}\text{год}^{-1}$ (Гопиус, Романовский, 1998; Экосистемы..., 2004)

Возраст, лет	Ростовое листвы	Темновое листвы	Надземных скелетных органов	Корней	Суммарное дыхание
20	0,5	1,1	11,2	4,4	17,2
50	0,8	1,4	13,6	5,5	21,3
100	0,5	1,1	11,2	5,5	18,3

Первичную продуктивность фотосинтеза дубрав Теллермановской рощи мы рассчитали по данным А.Г. Молчанова (1983) (табл. 3). Суточные динамики, приведенные в разных строках табл. 3, характеризуют листовые пластинки дуба разной световой специализации: “суперсветовые” (СС), световые (С) и теневые (Т) листья.

Таблица 3
Модальная интенсивность фотосинтеза ($\text{мгCO}_2 \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$ с округлением до 1).
Суточная динамика и суммарная ассимиляция для “суперсветового”,
светового и теневого листьев

Время суток, часы летнего времени																		Σ
5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	
0	2	22	40	53	63	24	16	15	14	13	13	13	11	5	2	1	0	307
0	1	9	18	28	29	24	16	15	14	13	13	13	11	5	2	1	0	212
0	2	14	18	13	7	7	7	6	6	5	4	2	2	2	0	0	0	95

Соотношение площадей СС, С и Т листьев в листовом пологе насаждения было определено по распределению листовых пластинок по странам света и высоте в кронах деревьев первого яруса сомкнутых древостоев (Экосистемы..., 2004): 34%; 45%; 21%, соответственно. При таком распределении листвы по световым типам средневзвешенная интенсивность фотосинтеза на единицу листовой поверхности составит $21,9 \text{ гCO}_2 \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{день}^{-1}$ (табл. 2), или, переходя к эмиссии С(CO_2), $\sim 6 \text{ гC} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{день}^{-1}$.

Считая, что интенсивность фотосинтеза деревьев поздней формы линейно нарастает с 15/V по 15/VI от 0 до стационарного режима, описываемого в таблице 1, и линейно убывает до 0 с 15/IX до 15/X, то средняя продолжительность вегетации равна ~ 120 суткам (средние даты развертывания листьев и массового пожелтения и начала листопада для нагорных дубрав) (Кондрашева, Романов-

ский, 2001). Отсюда находим, что годовая продукция 1 м² листовой поверхности ~0,72 кгС*м⁻²*год⁻¹.

Темновое дыхание листвы (его средняя продолжительность 6 час*сут⁻¹) при интенсивности 2 мгCO₂*дм⁻²*час⁻¹ за 120 дней вегетации унесет 0,031 кгС*м⁻²*год⁻¹. В итоге за год 1 м² листовой поверхности ассимилирует 0,689 кгС*м⁻²*год⁻¹.

Остальные расчеты *BPP*- продукции фотосинтеза определяются величиной листовых индексов фитоценоза (площадью листвы, приходящейся на единицу площади насаждения). В сомкнутых дубравах I-II класса бонитета III класса возраста листовой индекс колеблется около 3,3 для пород первого яруса, 2,0 - для второго яруса и - 1,0 для травяного покрова (55-летняя дубрава, подлесок не развит) (Экосистемы..., 2004). Первый ярус древостоя такой дубравы в комфортных погодных условиях ассимилирует ~22,7 тС*га⁻¹*год⁻¹. Породы второго яруса, работая по правилам теневой листвы, фиксируют еще ~6,0 тС*га⁻¹*год⁻¹. *BPP* всего древостоя составит 28,7 тС*га⁻¹*год⁻¹.

Представление о верхнем пределе мощности широколиственного леса в южной лесостепи дает сомкнутая дубрава I,5 класса бонитета (листовой индекс первого яруса ~3,5). В период кульминации прироста (*LAI* 1 яруса) и при благоприятной погодно-климатической обстановке ее древостой связывает 27 тС*га⁻¹*год⁻¹, подчиненные ярусы - 7 тС*га⁻¹*год⁻¹, а весь фитоценоз - 34 тС*га⁻¹*год⁻¹.

Также как и в дыхательных затратах фитоценозов, древостой играет ведущую в первичном продуцировании во всех типах леса (табл. 4). В высокопродуктивных типах дубрав вклад древесных ярусов в *BPP*- продукцию фитоценоза - 88–92%. Даже в самих «светлых» дубравах с развитым травяным покровом и подлеском более половины общей ассимиляции углерода приходится на древесный ярус.

Из разности первичной фиксации атмосферного углерода *BPP* и автотрофного дыхания *R* складывается годичный прирост фитомассы (табл. 5).

Таблица 4

Вклад ярусов лесных фитоценозов в формирование годичной ВРР - продукции, тС*га⁻¹*год⁻¹, 220 летних дубрав Теллермановского массива

Тип дубрав, класс бонитета	Древостой (все ярусы)	Подлесок и подрост	Травы	Всего
Снытево-осоковые, I, ₅	24	1	1	26
Осоково-снытевые, II	22	2	1	25
Полево-кленовые, III, ₅	14	4	1	20
Бересклетовые, IV	12	3	1	16
Солонцовая, V, ₅	6	4	1	11
Ландышево-ежевичная, II	12	3	2	15

Примечание: В плотных куртинах пойменных ландышево-ежевичных дубрав ВРР почти вдвое выше приведенной средней оценки

Подводя итог и несколько загрубляя результаты исследования округлением до 5%, мы видим (табл. 6), что в лесостепи сомкнутые насаждения превращают в продукцию биомассы только 25% первично связанного углерода.

Таблица 5

Фиксации углерода в годичном приросте биомассы фитоценоза снытево-осоковой нагорной дубравы I,₅ класса бонитета, NPP, тС*га⁻¹*год⁻¹ (Мина, 1955; Экосистемы..., 2004) в субоптимальных условиях

Возраст древостоя, лет	Листва	“Скелет”	Корни	Плоды	Всего
20	2,0	2,2	0,8	0,2	5,2
50	2,7	4,4	0,8	1,0	8,9
100	2,4	2,2	0,5	1,2	6,3

Примечание: “Скелет” - надземные скелетно-транспортные органы: ствол, ветви кроны, побеги без листьев. В категорию “Плоды” включен опад плодов, соцветий и почек

Анализируя данные, полученные в разных лесорастительных зонах, отметим, что долю дыхательных затрат в лесных фитоценозах нельзя признать постоянной. Составляя 50–55% ВРР в северной и средней тайге, в южной тайге

она приближается к 60%. В зоне широколиственных лесов дыхание автотрофов возвращает в атмосферу 65–75% BPP. На границе южной лесостепи и степи, где проводились наши исследования, дыхательные затраты близки к 75–80% BPP, то есть примерно те же, что и во влажных тропических лесах (Федоров, Гильманов, 1980; Экосистемы, 2004).

Таблица 6

Связывание и возврат углерода $C(CO_2)$ древостоем нагорной снытево-осоковой дубравы I₅ класса бонитета на темно-серых лесных суглинках, $tC \cdot ga^{-1} \cdot god^{-1}$
и % BPP (округлено до 5%)

Возраст древостоя, лет	Продукция, дыхание, $tC \cdot ga^{-1} \cdot god^{-1}$			% BPP продукции	
	BPP	ΣR_a	NPP	ΣR_a	NPP
20	21	16	5	75	25
50	27	20	7	75	25
100	24	18	6	75	25

Примечания: BPP - первичная продукция видимого фотосинтеза. ΣR_a - суммарное (надземное и корневое) автотрофное дыхание. NPP - годичная продукция древостоя

Наши оценки дыхательных затрат скелетно-проводящих органов (Гопиус, Романовский, 1998) значительно выше известных ранее благодаря вовлечению в расчет данных о разной интенсивности дыхания стволов, ветвей и побегов в зависимости от их диаметра (Цельникер, Малкина, 1993). Физиологическим механизмом, определяющим возникновение такой зависимости, может быть энергоёмкий апопластный транспорт продуктов фотосинтеза при их переносе из осей высшего порядка в симпластные системы осей низших порядков.

Мы располагаем реально существующей моделью такого переноса. В клетках мезофилла листовой пластинки, цитоплазмы которых объединены плазмодесмами, моносахара переходят симпластно, от одной цитоплазмы к другой по градиенту концентраций. Но между мезофиллом и клетками флоэмы прово-

дящих пучков листа плазмодесменные контакты обрываются. Апопластный, “сквозьмембранный” транспорт моносахаров требует энергоемкого проталкивания молекул через специфические молекулярные каналы. На преодоление одной молекулой мембранного барьера тратится 1 молекула АТФ (Гамалей, Пахомова, 2000). Дальнейший транспорт сахаров к органам и клеткам - потребителям идет по симпластным доменам ситовидных клеток флоэмы по градиенту концентраций (Гамалей, Пахомова, 2000; Экосистемы..., 2004). “Сжигание” сахаров, их использование для образования запасов и “строительства” новых тканей, создает дефицит углеводов в конце пути, а накачка сахаров из листового мезофилла во флоэму - их избыток в начале.

Барьер листовой мезофилл - флоэма проводящих пучков листа у древесных растений с их протяженными транспортными магистралями, вероятно, не единственное место активной накачки сахаров в ситовидные трубы. Представляется, что симпластные домены флоэмы время от времени обрываются, и тогда снова требуется апопластный энергоемкий перенос сахаров от одного флоэмного домена к другому. Как возможные пункты активной перекачки сахаров из одних симпластных доменов в другие мы предполагаем сочленения ствола и ветвей, а также корневую шейку, - то есть те места, в которых часто наблюдается повышенная интенсивность дыхания.

Хочется подчеркнуть, что при оценке ВРР и R, мы полностью отказались от заключений, основанных на пропорциях, установленных ранее (Moller, Nelsen, 1954; Молчанов, 1983; Цельникер, Малкина, 1993; Waring, Landsberg, Williams, 1998; Ялынская, 1999). Все наши определения основаны на независимых натурных наблюдениях за основными элементами газообмена: дыханием и ассимиляцией.

Исследования соотношений дыхания и продуктивности фотосинтеза деревьев позволяют моделировать природу различий между высоко- и низкобонитетными насаждениями. При 6-кратных различиях конечной, массовой NPP-продуктивности насаждений I и V классов бонитета, мы отмечаем у них только 2-кратные различия в листовом и хлорофильном индексах, и в потенциальной

первичной *BPP*-продуктивности (табл. 7). Разница в фактической *BPP*-продуктивности увеличивается до ~3-кратной благодаря более частым в низкобонитетных насаждениях депрессиям фотосинтеза. Кроме того, насаждения V класса бонитета в лесостепи, по-видимому, тратят на дыхание даже не 75–80%, а 85–90%. Удельный вес запасов, предназначенных для аварийной регенерации, и в случаях не востребования расходуемых на дыхание, в низкопродуктивных насаждениях, по существующим оценкам, значительно больше, чем в высоко-продуктивных (Судачкова, Романова, Милутина и др., 1994).

Таблица 7

Расход углерода, связанного в продукции видимого фотосинтеза, широколиственными лесами I и V классов бонитета, $\text{tC}^*\text{га}^{-1} \cdot \text{год}^{-1}$, (%)

Показатель	I бонитет	V бонитет
Потенциальная первичная продукция	29 (112)	14 (156)
Фактическая <i>BPP</i> - продукция	26 (100)	9 (100)
Автотрофное дыхание фитоценозов R_a	20 (77)	8 (89)
Углерод, связанный в биомассе NPP	6 (23)	1 (11)

Потери продуктивности можно измерить частотой лет, когда условия не позволяют древостоям нормально продуцировать. Рассматривая преддроссветный водный потенциал листьев Ψ_{PD} (Молчанов, 1983), как некий универсальный показатель состояния дерева, вроде температуры тела у человека, можно констатировать, что в лесостепи даже в наиболее продуктивных условиях только в 20% лет погодно-климатические можно считать комфортными (табл. 8). Низкобонитетные насаждения гораздо чаще попадают в стрессовые ситуации и дольше пребывают в них. Случай снижения $\Psi_{PD} < -2\text{МПа}$ в солонцовых дубравах V-Va класса бонитета наблюдаются ежегодно. Низкопродуктивные древостоя чаше попадают в стрессовые ситуации, теряют продуктивность и вынуж-

дены вкладывать первичную продукцию фотосинтеза в "аварийные" запасы и их обслуживание, связанное с дополнительными дыхательными затратами.

В среднем площади под нагорными лесами Теллермановского массива возвращают в атмосферу с потоками автотрофного дыхания $\sim 13 \text{ тC}^*\text{га}^{-1}*\text{год}^{-1}$. Таким образом, экосистемы широколиственного леса способны за 1 год полностью обрачивать углерод, содержащийся в столбе атмосферы над лесной территорией (Экосистемы..., 2004).

Таблица 8

Длительность периодов (% времени вегетации) с разным предрассветным водным потенциалом листьев дуба Ψ_{PD} и разной BPP продуктивностью фотосинтеза (% потенциальной) в типичные, влажные и сухие годы в нагорных сытево-осоковых дубравах ТОЛ

Ψ_{PD} , МПа	BPP , %	Условия вегетации		
		влажные	типичные	сухие
-0,2 – -0,8	100	50	30	10
-0,8 – -1,4	60	50	45	35
-1,4 – -2,0	20	0	25	35
-2,0 – -3,3	7	0	0	20
Средняя за вегетацию BPP , %	80	62	39	
Частота лет данного типа, %	20	55	25	

Дыхательные затраты лесных фитоценозов на $\sim 90\%$ (в древостоях второго класса возраста и старше) определяются древесным ярусом. Система надземных скелетно-проводящих органов древостоя создает основной поток автотрофной эмиссии CO_2 (в сомкнутых насаждениях $>50\%$ общей эмиссии древостоя). Учет зависимости интенсивности дыхания от толщины осей скелетно-проводящих надземных органов древостоя существенно повлиял на оценку величины автотрофной эмиссии. Существование зависимости $R(D)$, связанно, по-видимому, с энергоемким переносом транспортируемых веществ из симпласт-

ных доменов более тонких осей в домены толстых осей. После окончания контактов с облиственными осями ствол, или ветвь переходят к пассивному транспорту путем градиентной диффузии. Учет этой, в целом нелинейной, зависимости дыхания от толщины оси (нарастание а затем сброс дыхательных затрат) приводит к новым оценкам суммарной эмиссии С(CO₂) и к пересмотру общего углеродного баланса лесных экосистем, в которых древесные растения доминируют.

ЛИТЕРАТУРА

- Ватковский О.С.** Методы определения фитомассы стволов и крон дуба // Лесоведение. 1968. №6. С. 58-64.
- Ватковский О.С.** Фитомасса солонцовых дубрав // Лесоведение. 1969. №1. С. 90-94.
- Ватковский О.С.** Изменение поверхности растений в процессе развития солонцовых дубрав Теллермановского лесничества // Лесоведение. 1978. №5. С. 77-80.
- Вихров В.Е.** Строение и физико-механические свойства древесины дуба в связи с условиями произрастания. М.-Л.: Гослесбумиздат, 1950. 112 с.
- Габделхаков А.К.** Фитомасса липняков лесостепи Башкирского Предуралья: Автореф. дисс. к. с.-х. н. Йошкар-Ола: МГТУ, 1997. 24 с.
- Гамалей Ю.В., Пахомова М.В.** Динамика транспорта и запасания углеводов в листьях растений с симпластной и апопластной загрузкой флоэмы в норме и при экспериментальных воздействиях // Физиология растений. 2000. Т. 47. №1. С. 120-141.
- Гопиус Ю.А., Романовский М.Г.** Дыхание нефотосинтезирующих органов в газообмене дубрав // Дуб - порода третьего тысячелетия. Сб. науч. тр. Института Леса НАН Беларуси. 1998. В. 48. С. 106-108.
- Дубравы лесостепи в биогеоценотическом освещении** (под ред. А.А. Молчанова). М.: Наука, 1975. 374 с.

- Загирова С.В., Кузин С.Н.** Камбиальная активность и углекислотный газообмен ствола *Pinus sylvestris* // Физиология растений. 1998. Т. 45. №5. С. 778-783.
- Загирова С.В.** Структура ассимиляционного аппарата и CO₂-газообмен у хвойных. Екатеринбург: УрО РАН, 1999. 108 с.
- Кайбияйнен Л.К., Ялынская Е.Е.** CO₂-газообмен скелетных частей сосны различного возраста // Проблемы физиологии растений Севера: Тез. докл. Международной конференции. Петрозаводск: ИБ КарНЦ, 2004. С. 81.
- Кайрюкштис Л.А.** Рациональное использование солнечной энергии как фактор повышение продуктивности листвено-еловых насаждений // Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. М.: Наука, 1967. С. 151-166.
- Кондрашева Н.К., Романовский М.Г.** Фенологические формы дуба черешчатого // Лесные стационарные исследования: методы, результаты, перспективы. Тула: Гриф и К°, 2001. С. 472-744.
- Кончиц А.П.** Определение количественных характеристик кроны и ветвей дерева на сонве методов анализа изображений // Селекция, генетические ресурсы и сохранение генофонда лесных древесных растений (Вавиловские чтения). Сб. науч. тр. ИЛ НАН Беларуси. 2003. В. 59. С. 210-213.
- Крамер П.Д., Козловский Т.Т.** Физиология древесных растений / Пер. с англ. М.: Лесная промышленность, 1983. 464 с.
- Куль К., Куль О.** Динамическое моделирование роста деревьев. Таллинн: Валгус, 1989. 232 с.
- Курбатова Ю.А.** Вертикальные потоки тепла, влаги и углекислого газа на верхнем болоте юга Валдайской возвышенности: Автореф. дис. ... к.б.н.: 03.00.16. М.: ИПЭЭ им. Северцова РАН, 2002. 27 с.
- Марченко И.С.** Биополе лесных экосистем. Брянск: Придесенье, 1995. 188 с.
- Мина В.Н.** Круговорот азота и зольных элементов в дубравах лесостепи // Почвоведение. 1955. №6. С. 32-44.
- Молчанов А.А.** Комплексные исследования в дубравах лесостепи // Взаимоотношения компонентов биогеоценоза в лиственных молодняках. М.: Наука, 1970. С. 32-77.

- Молчанов А.Г.** Эколо-физиологическое изучение продуктивности древостоев. М.: Наука, 1983. 136 с.
- Молчанов А.Г.** Сравнение интенсивности фотосинтеза сосны в разных эдафических условиях // Лесоведение. 1993 №5. С. 76-80.
- Молчанов А.Г.** Зависимость интенсивности фотосинтеза дуба черешчатого от факторов окружающей среды // Лесоведение. 2002. №6. С. 13-22
- Молчанов А.Г., Татаринов Ф.А.** Интенсивность дыхания стволов живых и сухостойных деревьев ели разного класса роста в южной тайге // Проблемы физиологии растений Севера: Тезисы докладов Международной конференции. Петрозаводск: ИБ Кар. НЦ, 2004. С. 131.
- Новосельцев В.Д., Бугаев В.А.** Дубравы. М.: Агропромиздат, 1985. 214 с.
- Орлов М.М.** Лесная вспомогательная книжка. М.-Л.: Сельхозгиз, 1931. 729 с.
- Основы лесной биогеоценологии /** Под ред. В.Н. Сукачева и Н.В. Дылиса. М.: Наука, 1964. 574 с.
- Романовский М.Г., Гопиус Ю.А.** Макроанатомические признаки древесины в зависимости от диаметра ствола и ветвей дуба черешчатого // Лесоведение. 2006 (в печати).
- Романовский М.Г., Ильюшенко А.Ф.** Распределение листовой массы и ориентация листьев в пологе снытево-осоковой дубравы // Научные основы ведения лесного хозяйства в дубравах: Тез. Всесоюз. конф. Воронеж: ВЛТИ, 1991. С. 38-40.
- Санаев В.Г.** Физико-механические свойства элементов макроструктуры древесины // Строение, свойства и качество древесины. Симпозиум координационного совета по современным проблемам древесиноведения. М.: МЛТИ, 1990. С. 171-176.
- Соловьев В.А.** Дыхательный газообмен древесины. Л.: Изд-во Ленинградского Ун-та, 1983. 300 с.
- Состояние дубрав лесостепи /** Под ред. Орлова А.Я., Осипова В.В. М.: Наука, 1989. 230 с.

Стороженко В.Г. Структура грибных древоразрушающих биотрофных сообществ лесных экосистем // Грибные сообщества лесных экосистем. Петрозаводск: Кар. НЦ РАН, 2000. С. 224-251.

Судачкова Н.Е., Романова Л.И., Милютина И.Л. и др. Влияние природных стрессов на уровень и распределение углеводов в тканях сосны обыкновенной в Сибири // Лесоведение. 1994. №6. С. 3-9.

Усольцев В.А., Усольцев А.В., Кириллова В.В. Региональная видовая специфика зависимости массы хвои от дендрометрических показателей деревьев // Лесоведение. 1988. №2. С. 55-68.

Уткин А.А. Биологическая продуктивность лесов: Методы изучения и результаты // Итоги науки и техники. Лесоведение и лесоводство. М.: ВИНТИ, 1975. Т.1. С. 9-189.

Уткин А.И., Замолодчиков Д.Г., Честных О.В., Коровин Г.Н., Зукерт Н.В. Леса России как резервуар органического углерода биосферы // Лесоведение. 2001. №5. С. 8-23.

Федоров В.Д., Гильманов Т.Г. Экология. М.: МГУ, 1980. 464 с.

Цельниker Ю.Л., Малкина И.С. Дыхание стволов и ветвей // Рост и газообмен CO_2 у лесных деревьев. М.: Наука, 1993. С. 129-161.

Ширнин В.К. Селекция на качество древесины (на примере дуба черешчатого и других пород в ЦЧО): Автореф. дисс. д.с-х.н. С.-Пб.: ЛТА, 1999. 48 с.

Экосистемы Теллермановского леса / Под ред. Осипова В.В. М.: Наука, 2004. 300 с.

Эссай К. Анатомия растений / Пер.с англ. М.: Мир, 1969. 585 с.

Якшина А.М. Структура кроны дуба в связи с расходом органического вещества на дыхание // Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса / Под ред. Ю.Л. Цельниker. М.: Наука, 1967. С. 200-219.

Ялынская Е.Е. Экофизиология дыхания сосны и CO_2 -газообмен в сосновом ценозе: Автореф. дисс. к.б.н. Сыктывкар: ИБ Коми НЦ УрО РАН, 1999. 28 с.

Kramer P.J., Kozlofski T.T. Physiology of woody plants. N-Y e. a.: Acad. Press, 1979.

Moller M.D., Nielsen J. Graphic representation of dry matter production of beech // Det forstlige Forsogvasen i Danmark, 1954, №21. P. 321-335.

Negisi K. Bark respiration rate in stem detached from young *Pinus densiflora* trees in relation to velocity of artificial sap flow // Journal of the Japanese Forestry Society. 1979. V. 61. №3. P. 88-93.

Negisi K. Diurnal and seasonal fluctuations in the stem bark respiration of standing *Quercus mirsinaefolia* tree // Journal of the Japanese Forestry Society. 1981. V. 63 №7. P. 235-241.

Sassa T., Oohata Sh., Wakabayasi Y., Negisi K. Bark respiration rates of desiduous Broad leaved trees in Tokyo University forest at Chichibu // Miscellaneous Information Tokyo Univ. Forests. 1984. №23. P. 117-129.

Waring R.H., Landsberg J., Williams M. Net primary production of forests: a constant fraction of gross primary production // Tree Physiology. 1998. №18. P. 129-134.

Печатается в соответствии с решением Заседания Ученого совета
Института лесоведения РАН №7 от 26 мая 2006 года.