

## ЛЕСНОЕ ХОЗЯЙСТВО

УДК 630\*524.39 + 630\*174.754

В. А. УСОЛЬЦЕВ, И. В. МЕЛЬНИКОВА, З. Я. НАГИМОВ,  
С. В. ТЕПИКИН

Уральская государственная лесотехническая академия

ОЦЕНКА МАССЫ КРОН СОСНЫ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ  
БИОЛОГИЧЕСКИ ОБУСЛОВЛЕННЫХ ВЗАИМОСВЯЗЕЙ

Дана оценка массы хвои и скелета кроны посредством множественных регрессионных уравнений. Показана большая эффективность совместного учета факторов, косвенно отражающих особенности ксилемного и флоэмного транспорта.

Estimation of pine-needles biomass and the crown skeleton by numerous regression equations has been given. A great affectiveness of joint account of the factors indirectly reflecting the features of xylem and phloem transport compared to coupled connections has been shown.

Масса и поверхность листовой поверхности дерева функционально связаны с двумя потоками влаги — восходящим ксилемным и нисходящим флоэмным. Впервые они были обнаружены в конце XVII в., за 100 лет до открытия явления фотосинтеза, оригинальными опытами М. Мальпиги [4]. Два названных аспекта предполагают сбалансированность поверхности (массы) листовой поверхности с площадью сечения водопроводящей заболони и приростом объема ствола.

Первый из них получил развитие в работах японских исследователей в виде пайп-модели, или «модели трубок» [15, 17, 19, 21] и предполагает инвариантность зависимости массы листовой поверхности  $P_x$ , расположенной выше определенного сечения ствола, от площади водопроводящей заболони  $S$  в этом сечении. Отношение показателей  $P_x/S$  характеризует водопроводящую способность сосудов ксилемы и согласно пайп-модели представляет постоянную величину. Дальнейшими исследованиями установлена связь проводящей способности  $P_x/S$  с рядом других дендрометрических показателей [14, 20]. На примере березняков Среднего и Южного Урала, Казахского мелкосопочника и островных боров Тургайского прогиба нами было показано [11], что применение приближенно инвариантных взаимосвязей массы кроны с диаметром ствола у ее основания позволяет существенно снизить трудоемкость составления нормативов оценки массы кроны без снижения их точности.

Взаимообусловленность фотосинтезирующей массы и отложения продуктов фотосинтеза в стволе, или массы листовой поверхности  $P_x$  и объемного прироста  $Z_v$ , была отмечена в прошлом столетии Р. Гартигом [18]. В 20—30-х гг. первые количественные характеристики названной связи были получены Г. Бургером [16], И. Буссе [18] и А. С. Яблоковым [12]. Однако дальнейшие исследования показали, что соотношение  $P_x \sim Z_v$  не является инвариантным и зависит от погодных условий текущего года [7], положения дерева в пологе (диаметра ствола) и его возраста [6], высоты [13].

Объемный прирост  $Z_v$  тесно связан с приростом площади сечения ствола  $Z_g$ . Последний же можно расчленить на два легко измеряемых показателя — диаметр ствола на высоте груди  $D$  и годичный радиаль-

Таблица 1

Тип леса	Класс бонитета	Распределение числа пробных площадей (числитель) и модельных деревьев (знаменатель) по классам возраста							Итого
		I	II	III	IV	V	VI	VII—XII*	
Сосняк разновозрастный	I	—	—	—	2/12	—	—	—	2/12
	II	—	1/3	5/32	1/7	3/18	1/8	1/5	12/73
	III	—	2/12	2/15	—	1/7	1/8	—	6/42
С. бруснич-ный	II	—	—	1/5	—	—	—	—	1/5
	III	1/3	3/13	2/9	4/11	—	—	—	10/36
	IV	—	—	2/7	—	1/7	—	—	3/14
Всего	—	1/3	6/28	12/68	7/30	5/32	2/16	1/5	34/182

\* Разновозрастный сосняк.

ный прирост ствола на этой же высоте  $Z$ , усредненный, например, за последние 5 лет. Каждый из них изменяется с возрастом и условиями произрастания независимо один от другого [9], но в совокупности они обеспечивают приближенную инвариантность оценки массы хвои и скелета кроны относительно упомянутых возраста и условий произрастания в пределах исследуемого региона. Это было показано на примере ели Среднего Урала [10], а также сосны островных боров Казахстана [8] и Среднего Урала [5] в результате расчета двухфакторных уравнений вида  $P_x = f(D, Z)$  с коэффициентами детерминации 0,912... 0,959.

По литературным источникам нами был выполнен анализ биологически обусловленных взаимосвязей массы кроны деревьев в аспекте как ксилемного, так и флоэмного транспорта на феноменологическом уровне [9]. Поскольку ни та, ни другая концепции не обеспечивают строгой инвариантности соотношений  $P_x \sim S$  и  $P_x \sim Z_v$ , в предлагаемой работе предпринята попытка совместить их в целях более точной оценки массы кроны деревьев.

Исследования проведены в чистых сомкнутых сосняках Зауральской холмисто-предгорной провинции в пределах средней (Карпинский лесхоз) и южной (Учебно-опытный лесхоз УГЛТА) подзон тайги [3]. Характеристика пробных площадей приведена в табл. 1.

Модельные деревья взяты по ступеням толщины в диапазоне их варьирования в древостое. Для каждой модели измеряли в двух направлениях диаметры ствола у основания кроны и на высоте груди и радиальный годичный прирост, средний за последние 5 лет. Крону делили по длине на три секции, каждую взвешивали с точностью до 50 г, отделяли секаторами охвоенные побеги (древесную зелень — ДЗ) и вновь взвешивали. ДЗ перемешивали, и для определения соотношения хвои и побегов брали навеску (1/4—1/6 общей массы). Хвою навески отделяли и взвешивали с точностью до 1 г. По установленным соотношениям находили массу хвои и скелета кроны (ветви + побеги) каждой секции и дерева в целом. Из секций кроны брали также по одной навеске для определения содержания сухого вещества в хвое, ветвях и побегах термовесовым методом. Фракции фитомассы кроны высушивали до абс. сухого состояния, за исключением ДЗ, которая, как полуфабрикат для последующей переработки, учитывается обычно в свежесрубленном виде.

В целях обеспечения наглядности и возможности содержательного анализа экспериментальных данных графики (рис. 1 и 2) построены лишь для некоторой части массива, но с сохранением предельных зна-

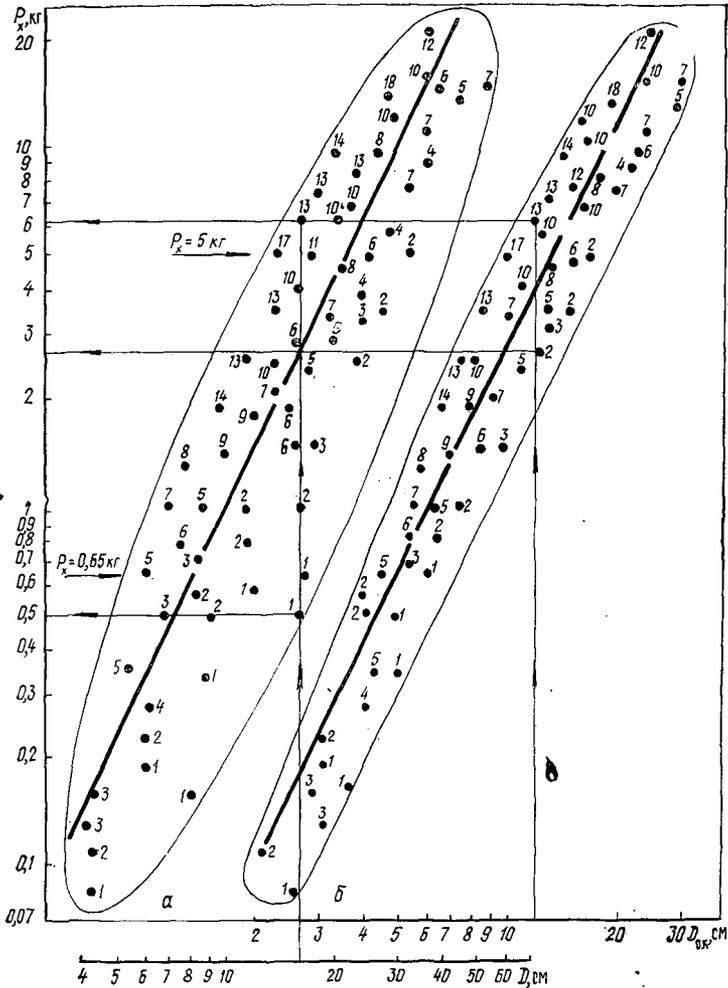


Рис. 1. Зависимость массы хвои дерева: а — от диаметра на высоте груди  $D$ , по уравнению (1); б — от диаметра ствола у основания кроны  $D_{ок}$  по уравнению (2). Цифрами обозначен радиальный прирост  $Z$  в десятых долях миллиметра

чений полей распределения. Анализ данных дает возможность подтвердить целесообразность расчленения прироста  $Z_g$  на две составляющие  $D$  и  $Z$  и замены соотношения  $P_x = f(Z_v)$  более информативным  $P_x = f(D, Z)$ . Из рис. 1, а видно, что одна и та же масса хвои  $P_x = 0,65$  кг относится к деревьям разного диаметра 6 и 16 см, но прирост первого  $Z$  равен 0,05 см, а второго — 0,01 см. Прирост площади сечения, рассчитанный по формуле  $Z_g = \pi DZ$ , в первом случае составляет 1,0, во втором 0,5 см<sup>2</sup>. Для деревьев с массой хвои 5 кг показатели  $Z_g$  равны соответственно 7,5 и 2,0 см<sup>2</sup>. Иными словами, одной и той же массе хвои соответствуют разные значения  $Z_g$  и, наоборот, одному  $Z_g$  — разные значения массы хвои.

Но, с другой стороны, при одном и том же диаметре  $D$  масса хвои пропорциональна величине  $Z$  (рис. 1, а). Например, для  $D = 16$  см перепад предельных показателей массы хвои и приростов  $Z$  примерно

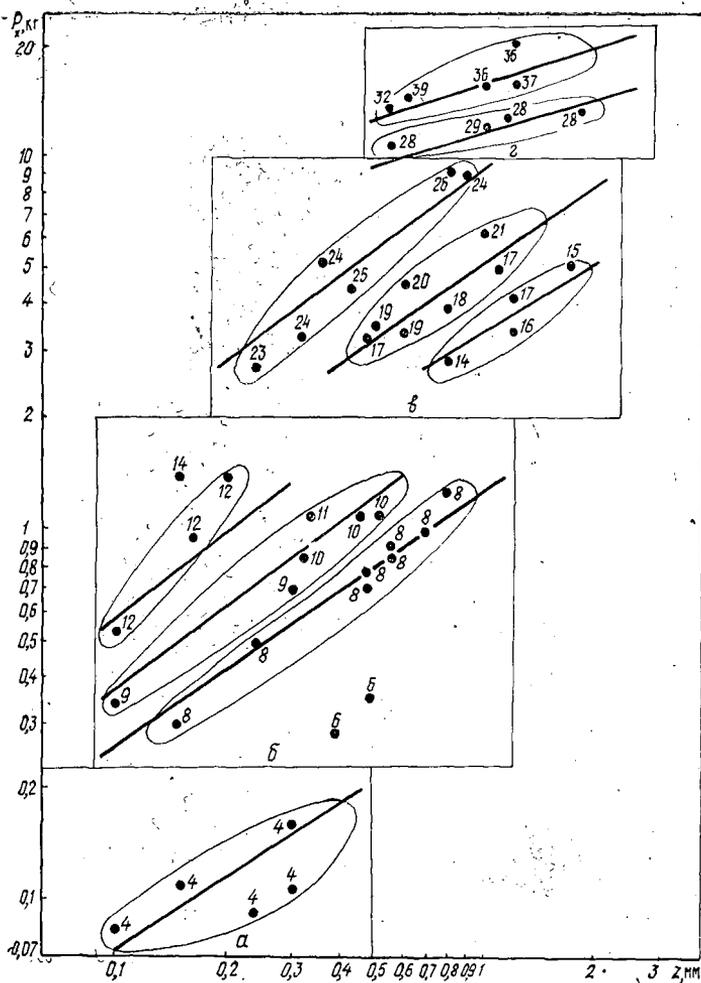


Рис. 2. Зависимость массы хвои дерева от радиального прироста  $Z$  для значений  $D_{o,к}$ , равных соответственно 2 (а), 6 (б), 12 (в) и 24 (г) см. Цифрами обозначен диаметр на высоте груди  $D$ , см. Линии регрессии получены табулированием уравнения (4) по вынесенным на рисунок экспериментальным данным

одинаковый — 13-кратный. Если же экспериментальные данные массы хвои связать с диаметром ствола у основания кроны  $D_{o,к}$ , то перепад предельных показателей массы хвои для тех же деревьев снижается и становится примерно 2-кратным (рис. 1, б). Таким образом, в соответствии с пайп-моделью оценка массы хвои по диаметру  $D_{o,к}$  является более точной, чем по диаметру  $D$  (коэффициенты детерминации соответственно 0,90 и 0,87). Однако разброс данных массы хвои и в этом случае явно связан с радиальным приростом  $Z$ . Это подтверждает вывод А. И. Иванова и А. И. Дубинина [2], что хотя в сечении ствола под кроной доля ранней древесины заболони намного больше и стабильнее, чем на уровне груди. Тем не менее влагообеспеченность хвои сосны, ее функционирование и развитие определяются зоной транзита влаги, включающей последние 3...5 годичных слоев вдоль по стволу и тесно связанной с текущим радиальным приростом и приростом площади сечения ствола.

Однако было бы неправомерно ограничиваться измерением показателей  $D_{о.к}$  и  $Z$  и оценкой массы хвои с помощью двухфакторной зависимости  $P_x = f(D_{о.к}, Z)$ . На рис. 2 представлено соотношение  $P_x \sim Z$  для четырех экспериментальных значений  $D_{о.к}$  расчлененное соответственно на четыре блока. В пределах каждого блока зависимость  $P_x \sim Z$  четко дифференцируется в связи с диаметром  $D$  (показан цифрами). При одном и том же значении  $D_{о.к}$  и  $Z$  масса хвои увеличивается пропорционально диаметру  $D$ .

С учетом изложенного экспериментальные данные о фитомассе кроны проанализированы по моделям четырех видов:

$$P_i = a_0 D^{a_1}; \tag{1}$$

$$P_i = a_0 D_{о.к}^{a_1}; \tag{2}$$

$$P_i = a_0 D^{a_1} Z^{a_2} Z^{a_3 \ln D}; \tag{3}$$

$$P_i = a_0 D^{a_1} Z^{a_2} D_{о.к}^{a_3} D_{о.к}^{a_4 \ln D} Z^{a_5 (\ln D_{о.к})^2} Z^{a_6 (\ln D_{о.к})^3}, \tag{4}$$

где  $P_i$  — масса хвои, скелета кроны (абс. сухая) и ДЗ (свежая), кг;

$D_{о.к}$ ,  $D$  — соответственно диаметры ствола у основания кроны и на высоте груди, см;

$Z$  — средняя за последние 5 лет ширина годовичного кольца на высоте груди, см.

Константы при независимых переменных (табл. 2) статистически достоверны на уровне  $t_{05}$  и выше. Уравнения, представленные в табл. 2, действительны в пределах распределения модельных деревьев и пробных площадей по определяющим факторам (табл. 1). Наиболее высокими коэффициентами детерминации  $R^2$  и низкими значениями стандартной ошибки  $SE$  отличаются последние три модели. Однако модель (3), включающая два фактора, в совокупности характеризующие прирост  $Z_g$ , более информативна, чем уравнение (2), соответствующее

Таблица 2

Константы и показатели адекватности уравнений	Фракция фитомассы			Константы и показатели адекватности уравнений	Фракция фитомассы		
	Скелет кроны	Хвоя	ДЗ		Скелет кроны	Хвоя	ДЗ
Уравнение (1)							
$a_0$	0,004575	0,008473	0,02940	$a_3$	0,2448	—	—
$a_1$	2,5643	2,0786	2,0271	$R^2$	0,966	0,943	0,954
$R^2$	0,947	0,871	0,877	$SE, \%$	4,6	10,7	3,1
$SE, \%$	6,1	20,5	6,0	Уравнение (4)			
Уравнение (2)							
$a_0$	0,02061	0,02681	0,08955	$a_0$	0,008288	0,01453	0,02741
$a_1$	2,4885	2,0488	2,0025	$a_1$	1,5708	2,9847	1,7486
$R^2$	0,947	0,899	0,910	$a_2$	—	0,5525	0,2064
$SE, \%$	5,5	18,0	5,2	$a_3$	1,2422	1,4289	1,9162
Уравнение (3)							
$a_0$	0,002447	0,1170	0,4057	$a_4$	—	—0,6623	—0,3211
$a_1$	3,1503	1,7182	1,6667	$a_5$	0,08667	0,1559	0,1023
$a_2$	—0,3244	0,5516	0,5515	$a_6$	—0,01800	—0,05516	—0,0208*
				$R^2$	0,974	0,953	0,962
				$SE, \%$	3,8	8,6	2,5

\* Константа значима на уровне  $t_{01}$ .

Таблица 3

D, см	Фитомасса скелета кроны (числитель) в хвои (знаменатель) в абс. сухом состоянии, кг, в зависимости от ширины годичного кольца, мм							
	0,2	0,6	1,0	1,4	1,8	2,2	2,6	3,0
$D_{o.k} = 8 \text{ см}$								
10	$\frac{1,8}{0,7}$	$\frac{2,2}{1,5}$	$\frac{2,5}{2,1}$	$\frac{2,7}{2,7}$	$\frac{2,8}{3,3}$	$\frac{3,0}{3,8}$	$\frac{3,1}{4,3}$	$\frac{3,2}{4,8}$
14	$\frac{3,0}{1,1}$	$\frac{3,8}{2,5}$	$\frac{4,2}{3,7}$	$\frac{4,6}{4,7}$	$\frac{4,8}{5,6}$	$\frac{5,0}{6,5}$	$\frac{5,2}{7,4}$	$\frac{5,4}{8,2}$
18	$\frac{4,5}{1,7}$	$\frac{5,6}{3,8}$	$\frac{6,3}{5,5}$	$\frac{6,8}{7,0}$	$\frac{7,1}{8,5}$	$\frac{7,5}{9,8}$	$\frac{7,7}{11}$	$\frac{8,0}{12}$
22	$\frac{6,1}{2,3}$	$\frac{7,7}{5,2}$	$\frac{8,6}{7,6}$	$\frac{9,3}{9,7}$	$\frac{9,8}{12}$	$\frac{10}{14}$	$\frac{11}{15}$	$\frac{11}{17}$
$D_{o.k} = 16 \text{ см}$								
20	$\frac{9,5}{2,5}$	$\frac{13}{4,7}$	$\frac{15}{6,3}$	$\frac{16}{7,7}$	$\frac{18}{8,9}$	$\frac{19}{10}$	$\frac{20}{11}$	$\frac{21}{12}$
24	$\frac{13}{3,1}$	$\frac{17}{5,8}$	$\frac{20}{7,8}$	$\frac{22}{9,5}$	$\frac{24}{11}$	$\frac{25}{12}$	$\frac{26}{14}$	$\frac{27}{15}$
28	$\frac{16}{3,7}$	$\frac{22}{7,0}$	$\frac{25}{9,3}$	$\frac{28}{11}$	$\frac{30}{13}$	$\frac{32}{15}$	$\frac{33}{16}$	$\frac{35}{17}$
32	$\frac{20}{4,3}$	$\frac{27}{8,1}$	$\frac{31}{11}$	$\frac{34}{13}$	$\frac{37}{15}$	$\frac{39}{17}$	$\frac{41}{19}$	$\frac{43}{20}$
$D_{o.k} = 24 \text{ см}$								
32	$\frac{31}{7,1}$	$\frac{43}{11}$	$\frac{50}{13}$	$\frac{55}{14}$	$\frac{60}{16}$	$\frac{63}{17}$	$\frac{67}{18}$	$\frac{70}{19}$
40	$\frac{44}{8,7}$	$\frac{61}{13}$	$\frac{71}{15}$	$\frac{79}{17}$	$\frac{85}{19}$	$\frac{90}{20}$	$\frac{94}{22}$	$\frac{99}{23}$
48	$\frac{59}{10}$	$\frac{81}{15}$	$\frac{95}{18}$	$\frac{105}{20}$	$\frac{113}{22}$	$\frac{120}{24}$	$\frac{126}{25}$	$\frac{131}{27}$
56	$\frac{75}{12}$	$\frac{104}{17}$	$\frac{121}{21}$	$\frac{133}{23}$	$\frac{144}{25}$	$\frac{152}{27}$	$\frac{160}{29}$	$\frac{167}{31}$

пайп-модели. Но эта же модель (3) менее информативна, чем (4), представляющая совмещенный вариант предыдущих. Результаты табулирования модели (4) по выборочным значениям независимых переменных приведены на рис. 2 и в табл. 3.

Итак, независимые ксилемный и флоэмный потоки веществ в то же время функционально взаимосвязаны и образуют единую гидродинамическую систему [1], замкнутую на поверхность (массу) хвои. На уровне древостоя общие закономерности возрастного изменения площади сечения зоны транзита влаги и годичного прироста площади сечения ствола имеют синхронный характер [2]. Однако на уровне отдельного дерева снижение прироста и отпад одних деревьев сопровождаются увеличением прироста соседних. В более сухие периоды снижается приток ассимилятов по флоэме и соответственно прирост площади сечения ствола при одновременном возрастании площади сечения зоны транзита влаги [2].

Последнее явление может обусловить скачкообразный характер отмирания нижних мутовок. В результате при постоянном значении  $D_{o.k}$  масса хвои тесно сопряжена с годичным радиальным приростом; напротив, при стабильном радиальном приросте и интенсивном отми-

рании нижних мутовок — с диаметром  $D_{o.k}$ . При постоянных значениях  $D_{o.k}$  и  $Z$  масса хвои увеличивается пропорционально второй составляющей прироста  $Z_g$  — диаметру  $D$ . Возрастает и камбиальная поверхность, служащая для ассимилятов важной аттрагирующей зоной.

Ортогональность трех определяющих факторов  $D$ ,  $Z$  и  $D_{o.k}$  может быть показана и с иной позиции. Факторы  $D$  и  $Z$  изменяются без какой-либо взаимной связи, определяя в совокупности прирост  $Z_g$  и массу кроны. При постоянных значениях  $D$  и  $Z$  масса кроны зависит от проводящей способности зоны транзита влаги, которая связана с расстоянием до начала кроны, или перепадом между диаметрами  $D$  и  $D_{o.k}$ , следовательно, изменяется пропорционально  $D_{o.k}$ .

Итак, можно предположить существование идеальной физиологически обусловленной взаимосвязи массы кроны с неким легко измеряемым показателем дерева. В зависимости от выбора этого показателя (одного или нескольких) прослеживаются несколько уровней приближения к этому идеалу, или уровней точности оценки массы кроны:

взаимосвязь с диаметром на высоте груди, определяющим широкий диапазон различных аспектов (физиологический, прочностный, ценотический, возрастной); с диаметром  $D_{o.k}$  на основе пайп-модели, описывающей эффект ксилемного транспорта;

с приростом  $Z_g$ , опосредующим эффект флоэмного транспорта. Если учесть, что у сосны зона транзита влаги ограничена последними годичными слоями, то названное приближение отражает совмещенный эффект как ксилемного, так и флоэмного транспорта. Однако показатель  $Z_g$  не обеспечивает инвариантности связи вследствие ее варьирования, а расчленение показателя на две независимые составляющие означает переход к многофакторной модели;

совмещение последних двух концепций в одной трехфакторной регрессионной модели, учитывающей несколько аспектов.

В целом повышение точности и уровня приближения оценки массы кроны сосны к идеалу связано со все возрастающим отходом от принципа инвариантности и переходом к многофакторному анализу.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [1]. Водный обмен растений.— М.: Наука, 1989.— 256 с. [2]. Иванов А. И., Дубинин А. И. Площадь сечения заболони и площадь зоны транзита влаги в ней у сосны обыкновенной // Лесоведение.— 1992.— № 5.— С. 28—37. [3]. Колесников Б. П., Зубарева Р. С., Смолоногов Е. П. Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области.— Свердловск: УНЦ АН СССР, 1973.— 176 с. [4]. Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растении.— М.: Наука, 1976.— 647 с. [5]. Методы и таблицы оценки надземной фитомассы деревьев / В. А. Усольцев, З. Я. Нагимов, В. В. Демнев, И. В. Мельникова // Леса Урала и хозяйство в них.— Екатеринбург: УЛТИ, 1993.— Вып. 16.— С. 90—110. [6]. Полякова Н. Ф. Соотношения между массой листьев, приростом древесины и транспирацией // Докл. АН СССР.— 1954.— Т. 96, № 6.— С. 1261—1263. [7]. Полякова-Минченко Н. Ф. Облиствение широколиственных насаждений степной зоны // Сообщ. Лаборатории лесоведения АН СССР.— 1961.— Вып. 4.— С. 40—53. [8]. Усольцев В. А. Рост и структура фитомассы древостоев.— Новосибирск: Наука, 1988.— 253 с. [9]. Усольцев В. А. Применение инвариантных взаимосвязей при оценке массы крон деревьев.— Екатеринбург: УЛТИ, 1993.— 90 с. [10]. Усольцев В. А., Тепикин С. В., Ваганов В. М. Структура надземной фитомассы деревьев в ельниках Среднего Урала // Там же.— С. 110—129. [11]. Усольцев В. А., Сальников А. А. Фитомасса крон березы Урало-Казахстанского региона: принципы составления нормативов // Лесные экосистемы Тургайской впадины: Тез. докл.— Кустанай: Печатный двор, 1993.— С. 18—20. [12]. Яблоков А. С. Культура лиственницы и уход за насаждениями.— М.: Гослесбумиздат, 1934.— 128 с. [13]. Albrektson A. Relations between tree biomass fractions and conventional silvicultural measurements // Ecol. Bull.— 1980.— N 32.— P. 315—327. [14]. Albrektson A. Sapwood basal area and needle mass of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees in Central Sweden // Forestry.— 1984.— Vol. 57, N 1.— P. 35—43. [15]. A quantitative analysis of plant form—the pipe model theory / K. Shinozaki, K. Yoda, K. Hozumi, T. Kira // Japan. J. Ecol.— 1964.— Vol. 14,