

УДК 630*181 (470.343)

*Ю.П. Демаков, А.В. Исеев***ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗВИТИЯ ДРЕВОСТОЕВ В СУБОРЯХ МАРИЙСКОГО ЗАВОЛЖЬЯ**

Приведены результаты исследований, направленных на познание закономерностей структурной организации и развития древостоев в субориях Марийского Заволжья. Отмечено, что во всех экотопах, кроме свежих суборей, безраздельно господствуют березняки, что свидетельствует о значительной трансформации породной структуры лесов под действием антропогенных и природных стихийных факторов. Установлено, что с увеличением возраста породный состав лесов неуклонно изменяется в сторону восстановления коренных сосняков, однако этот процесс протекает в каждом из экотопов суборей сугубо специфично. Запас и фитомасса стволовой древесины увеличиваются в субориях лишь до определенного возраста древостоев, что связано с преобладанием процесса отпада деревьев над процессом их роста. Лидирующее положение по максимально накопленной величине фитомассы древесины занимают сосняки, которым во влажных и сырых субориях практически не уступают ельники. Аутсайдерами везде являются березняки. По величине среднего годовичного прироста фитомассы в свежих и заболоченных субориях лидируют сосняки, а во влажных и сырых – осинники. В сложных по составу насаждениях с увеличением их возраста происходят волнообразные изменения общей величины фитомассы стволовой древесины, которые связаны с постепенным выпадением одних пород деревьев и увеличением доли других. Сделан вывод о том, что в субориях Марийского Заволжья имеются большие резервы по оптимизации породного состава древостоев с целью повышения их эколого-ресурсного потенциала. Особенно большое внимание формированию древостоев лесоводы должны уделять в молодом их возрасте, помогая сосне и ели освоить жизненное пространство, занимаемое осиной и березой.

Ключевые слова: Марийское Заволжье, субори, древостои, породная структура, производительность, динамика, модели.

Задача рационального использования лесных ресурсов была и остается одной из важнейших в научном и практическом аспектах. Ее актуальность особенно велика для России, на территории которой отмечается большое разнообразие климатических и почвенно-экологических условий, обуславливающих специфику ведения лесного хозяйства в разных ее регионах. Решить ее можно лишь на основе детального анализа существующей породной структуры древостоев в различных типах лесорастительных условий, особенно в тех, где могут произрастать одновременно несколько различающихся по своим экологическим требованиям видов древесных растений, и ее динамики. Это положение в полной мере относится к субориям, занимающим в Республике Марий Эл 23,4 % площади лесных земель [1]. Познанию закономерностей динамики лесных биогеоценозов посвящено большое число публикаций [2-10], однако этот вопрос нельзя считать полностью закрытым, поскольку он имеет множество аспектов и решений в зависимости от поставленной цели. К тому же проанализированный исследователями эмпирический материал не отражает огромного разнообразия природных условий России, определяющих породный состав лесов и варианты их изменения, возникающие под действием множества естественных и антропогенных факторов.

В своих исследованиях, конечной целью которых является познание закономерностей развития древостоев в субориях Марийского Заволжья и разработка рекомендаций по оптимизации ведения хозяйства в них, мы опирались на концепцию С.М. Разумовского [5], рассматривавшего всю совокупность лесных формаций конкретной территории как единую динамическую систему, стремящуюся в процессе своего развития к равновесному состоянию, определяемому возможностями среды.

Материалы и методы исследования

Материалом для анализа служила электронная выделительная база данных, содержащая детальную таксационную характеристику древостоев, произрастающих в субориях Марийского Заволжья (более 62 тыс. выделов общей площадью 260322 га), территория которого относится к Ветлужско-Унжинской провинции лесной зоны Русской равнины и разделена по характеру поверхности на две части: 1) Марийскую низменность, занимающую значительную часть на западе и в центре, в пределах которой преобладают дерново-слабоподзолистые песчаные почвы; 2) возвышенную холмистую Оршано-Кокшагскую равнину, покрытую в основном дерново-подзолистыми среднесуглинистыми почвами, среди которых пятнами встречаются перегнойно-карбонатные тяжелосуглинистые. Климат на этой

территории умеренно-континентальный [11]. Средняя годовая температура воздуха изменяется от 2,1 до 3,3 °С. Абсолютный годовой минимум составляет –52 °С, а абсолютный максимум +38 °С. Средняя продолжительность периода года с температурой воздуха выше 0 °С равна 200–208 дням, а сумма положительных температур выше 10 °С – 1900–2200 °С. За год в среднем выпадает 475–550 мм осадков, из которых 335–385 мм приходится на апрель–октябрь. Гидротермический коэффициент составляет в среднем 1,1–1,2, изменяясь по годам от 0,3 до 2,7.

При решении задачи использовали хорошо отработанную нами информационную технологию, основанную на системном анализе данных массовой таксации насаждений [10-17], рассматривая структурную организацию и динамику не отдельных древостоев, а всего лесного массива, как его определяет Р.А. Зиганшин [18]. Обработку материала проводили стандартными методами, используя прикладные программы математической статистики. Величина погрешности полученных средних оценок параметров не превышала 5 %, составляя в большинстве случаев 1–2 %.

Результаты и их обсуждение

Анализ исходного материала показал, что в субориях Марийского Заволжья, наибольшую долю среди которых занимают ТЛУ В₂ и В₃ (43 и 37 % соответственно), произрастает 10 видов древесных растений, однако в состав конкретных древостоев одновременно входит не более шести из них (табл. 1). В свежих и заболоченных субориях чаще всего встречаются двухпородные древостои, во влажных и сырых – трехпородные. Наиболее сложно устроены древостои во влажных субориях, а наиболее просто – в заболоченных. Породная структура лесов в каждом экотопе сугубо специфична, хотя почти во всех из них, кроме свежих суборей, безраздельно господствуют березняки (табл. 2), доля которых наиболее велика в ТЛУ В₄. Это свидетельствует о значительной трансформации породной структуры лесов под действием как антропогенных, так и природных стихийных факторов. В ТЛУ В₂ наиболее распространенной формацией являются сосняки, доля которых неуклонно снижается по мере увеличения влажности почв, достигая минимальной отметки в сырых субориях. Доля же ельников и осинников наиболее велика во влажных субориях. Доля древостоев с доминированием в их составе ольхи серой и черной, вяза, древовидных ив и других пород деревьев составляет в субориях в среднем 1,1 %, достигая наибольшей величины в ТЛУ В₄.

Таблица 1

Распределение площади древостоев в субориях по количеству слагающих их пород деревьев

ТЛУ	Число выделов	Площадь древостоев по количеству пород деревьев, %						Среднее число пород
		1	2	3	4	5	6	
В ₂	26406	2,6	52,7	31,9	10,0	1,2	1,6	2,59
В ₃	22912	2,5	18,5	31,1	26,9	15,7	5,3	3,56
В ₄	9011	2,1	17,6	37,3	35,2	7,8	0,0	3,29
В ₅	3949	20,1	75,6	3,4	0,0	0,9	0,0	1,86

Таблица 2

Породная структура лесов в субориях Марийского Заволжья

Преобладающая порода деревьев	Доля площади древостоев в различных ТЛУ, %					В целом
	В ₂	В ₃	В ₄	В ₅		
Береза	35,3	58,5	75,2	63,1		51,4
Сосна	56,3	23,4	16,1	36,6		37,1
Ель	5,6	12,4	4,5	0,3		7,6
Осина	2,4	4,6	0,4	0,0		2,8
Прочие	0,4	1,1	3,8	0,0		1,1

Распределение площади лесов по выделенным таксаторами формациям не вполне адекватно отражает реальную картину структурной организации древостоев, поскольку они чаще всего являются многовидовыми и доля участия в них различных пород деревьев изменяется в очень больших пределах (табл. 3). Чистые по составу древостои встречаются в субориях Марийского Заволжья, особенно

во влажных, довольно редко и чаще всего вероятность встречаемости древостоев в пределах лесного массива резко снижается по мере возрастания в их составе доли участия той или иной древесной породы. Отмечается также иной характер распределения встречаемости древостоев по этому признаку. Так, в свежих суборях почти с равной вероятностью встречаются древостои с самой разной долей участия сосны, а в заболоченных суборях – березы. Во влажных и сырых суборях вероятность встречаемости древостоев с различным участием березы отображается куполообразной кривой с максимумом, который отмечается при 6-7 единицах вклада этой породы.

Таблица 3

**Закономерности распределения площади лесов в суборях Марийского Заволжья
по доле участия в их составе различных пород деревьев**

Порода деревьев	Площадь древостоев с различной долей участия породы, %									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Свежие субори, ТЛУ В₂</i>										
Береза	9,2	15,4	14,2	10,2	9,0	8,4	7,9	7,4	2,5	4,1
Сосна	9,1	8,6	5,4	6,3	9,7	7,6	9,3	8,7	5,3	8,0
Ель	12,0	5,6	2,3	1,7	1,4	0,7	0,3	0,3	0,1	0,6
Осина	14,3	15,8	7,3	2,5	1,0	0,8	0,6	0,3	0,1	0,0
<i>Влажные субори, ТЛУ В₃</i>										
Береза	3,9	10,6	14,3	12,3	12,9	15,6	13,2	9,5	3,6	2,1
Сосна	14,3	9,2	4,8	3,3	5,1	4,3	5,2	3,2	1,4	0,9
Ель	15,3	8,2	4,2	4,1	3,6	1,6	0,6	0,4	0,1	0,9
Осина	17,3	24,8	14,4	4,4	2,1	1,3	0,9	0,4	0,1	0,1
<i>Сырые субори, ТЛУ В₄</i>										
Береза	1,5	7,7	6,8	9,6	12,1	15,3	18,2	15,5	5,1	7,9
Сосна	17,0	13,1	5,8	2,8	4,5	2,5	2,3	2,6	0,4	0,4
Ель	9,3	4,9	1,8	1,4	1,1	1,1	0,5	0,3	0,2	0,1
Осина	15,6	15,3	6,5	1,3	0,4	0,1	0,1	0,0	0,0	0,0
<i>Заболоченные субори, ТЛУ В₅</i>										
Береза	7,0	7,4	5,7	8,1	10,7	9,0	13,5	14,4	6,2	15,0
Сосна	13,1	14,0	7,8	2,7	9,3	5,4	4,4	5,7	6,4	4,3

Для оценки вклада различных пород в сложение древостоев, исходя из различного долевого участия пород, целесообразнее оперировать, по мнению А.З. Швиденко [19], индексами плотности популяции деревьев, то есть средней долей участия в составе насаждений, и их расселения в экотопе, соответствующей доле площади лесов с присутствием той или иной породы. Расчеты показали, что связь между индексами плотности популяции деревьев (Y , %) и их расселения в биотопах (X , %) очень тесная, аппроксимируемая уравнением $Y = 10^{-3} \cdot 6,74 \cdot X^{1,969}$, описывающим 96,8 % исходной дисперсии параметра. Использование этого уравнения позволяет значительно упростить оценку индекса плотности популяции деревьев без существенной потери его точности.

Использование этих индексов, как показал анализ, не привело к кардинальному изменению высказанных выше заключений, основанных на характере распределения древостоев по преобладающей в их составе породе, но позволило их уточнить. Так, установлено, что наиболее распространена в суборях береза, которая встречается в большинстве древостоев, составляя от 40 до 61 % их общего запаса (табл. 4). Довольно часто встречается здесь также сосна, однако по вкладу в сложении запаса древостоев она во всех ТЛУ, кроме свежих суборей, значительно уступает березе. Третье место в ранговом ряду занимает осина, которой по степени распространения и плотности популяции во всех ТЛУ уступает ель. Биоценотическая роль остальных пород деревьев незначительна, так как в сложении состава древостоев они принимают весьма небольшое участие.

Исследования показали, что породная структура древостоев существенно изменяется с их возрастом под влиянием лесохозяйственной деятельности (создание лесных культур и проведение рубок ухода), а также естественных биоценологических и абиотических факторов. Так, в свежих суборях со-

сняки практически во всем возрастном диапазоне развития лесов являются доминирующими формациями, неуклонно увеличивая долю своего присутствия (рис. 1).

Таблица 4

Закономерности распространения различных пород деревьев в суборах Марийского Заволжья

Порода деревьев	Значения показателей, характеризующих распространение пород в различных ТЛУ				
	В ₂	В ₃	В ₄	В ₅	В целом
<i>Площадь лесов с присутствием в их составе различных пород деревьев, %</i>					
Береза	88,2	98,0	99,6	96,9	92,6
Сосна	78,0	51,6	51,7	73,1	62,7
Осина	42,7	65,8	39,3	17,0	49,0
Ель	24,9	39,0	20,7	4,8	27,5
Липа	10,8	10,9	7,4	0,0	8,7
Ольха и др.	0,7	7,8	39,4	11,2	9,6
<i>Плотность популяций различных пород деревьев, %</i>					
Береза	39,9	50,6	61,0	60,2	53,3
Сосна	42,8	19,8	15,7	33,6	30,0
Осина	9,6	16,0	7,6	3,1	11,0
Ель	5,9	10,7	5,2	0,9	7,6
Липа	1,7	1,6	1,3	0,0	1,6
Ольха и др.	0,1	1,3	9,2	2,2	6,7

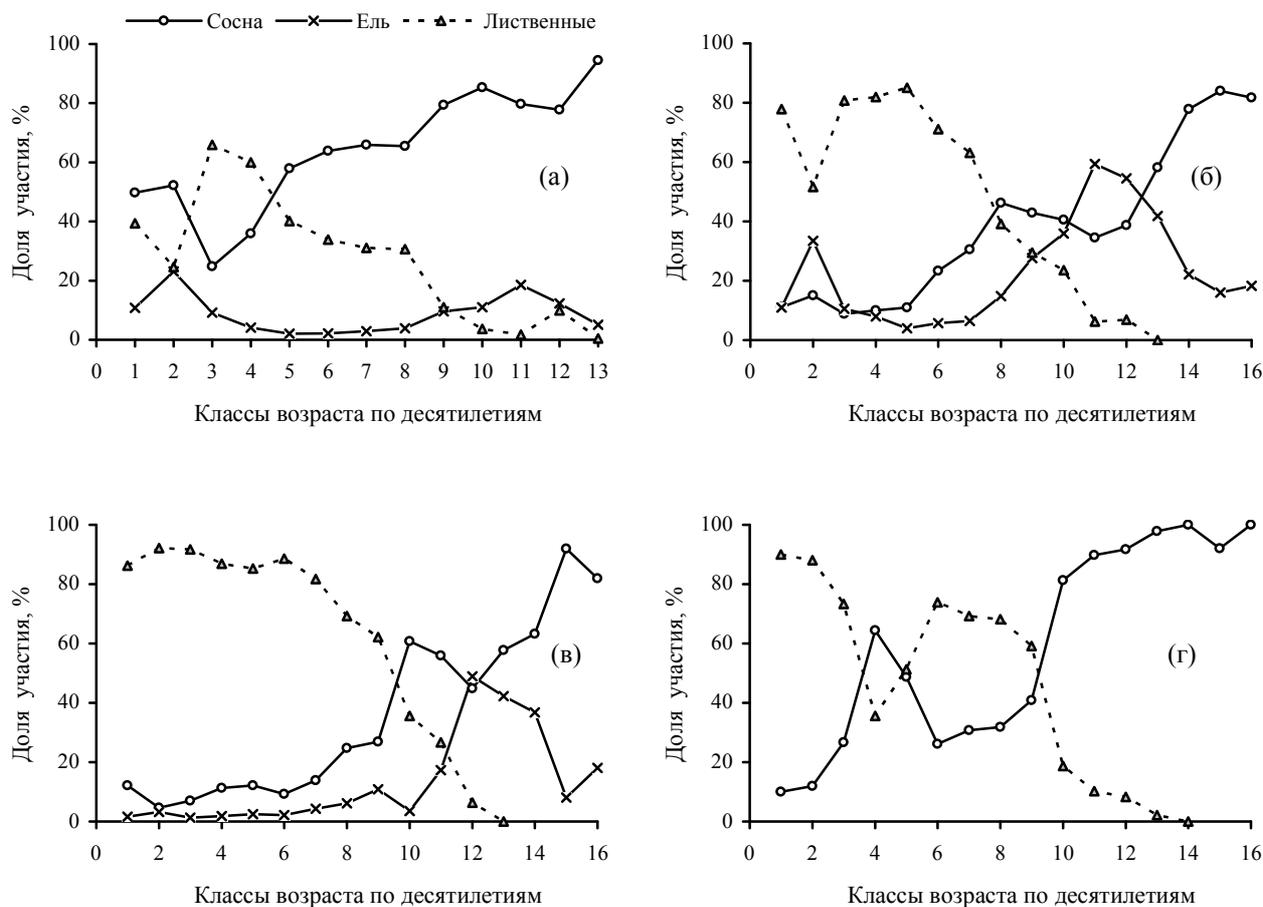


Рис. 1. Возрастные изменения породной структуры древостоев в суборах Марийского Заволжья: а) – свежие суборы; б) – влажные суборы; в) – сырые суборы; г) – заболоченные суборы

Значительное отрицательное отклонение от линии тренда, приходящееся на третье десятилетие, связано с лесными пожарами 1972 г., естественное восстановление биогеоценозов после которых в данном эдафотопе произошло в основном со сменой пород. Небольшие отрицательные отклонения от тренда, приходящиеся на восьмое и 12 десятилетия, также связаны с лесными пожарами 1921 и 1882 гг. Доля лиственных древостоев, среди которых преобладают березняки, наиболее велика в третьем десятилетии. В дальнейшем она неуклонно снижается, и после 90 лет лиственные древостои встречаются в свежих субориях крайне редко. Доля ельников в пределах всего возрастного интервала развития лесов в этом ТЛУ очень мала. Небольшое ее повышение приходится на второе десятилетие и связано с созданием лесных культур. Затем, в результате слабого ухода за насаждениями, происходит заглушение ели лиственными породами и, как следствие, снижение доли ельников. В последующем, начиная с 50–60 лет, в результате естественных причин из состава древостоев постепенно выпадают береза и осина, что автоматически приводит к увеличению доли ельников. После 110 лет доля ельников в лесах под действием биотических и абиотических факторов вновь начинает неуклонно снижаться. Во влажных субориях доля сосняков по мере развития лесов также неуклонно возрастает, хотя очень долго (до 60–70 лет) в них доминируют лиственные древостои. Доля же ельников в этом ТЛУ, в отличие от предыдущего, более высокая, но характер ее динамики такой же: небольшое повышение во втором десятилетии, спад до пятого десятилетия, новый подъем и спад после 110 лет. В сырых субориях, где практически никогда не проводят рубок ухода и не создают лесных культур, доля лиственных древостоев в лесах остается очень высокой вплоть до 80–90-летнего возраста. Доля сосняков неуклонно увеличивается, и после 100 лет они становятся здесь доминирующими формациями. Доля ельников до 80–100 лет остается весьма незначительной, но затем в течение двух десятилетий она резко увеличивается, что объясняется выпадением из состава древостоев лиственных пород. После 120 лет ельники распадаются и практически исчезают из состава лесов. В заболоченных субориях сосняки, доля которых значительно варьирует под действием различных факторов, в том числе лесосушительной мелиорации, начинают абсолютно преобладать над лиственными древостоями только после 100 лет.

Таблица 5

Возрастные изменения среднего класса бонитета древостоев в субориях Марийского Заволжья

Главная порода	Средний класс бонитета древостоев в различном возрасте						В целом
	до 20 лет	21–40 лет	41–60 лет	61–80 лет	81–100 лет	> 100 лет	
<i>Свежие субори – ТЛУ В₂</i>							
Сосна	1,60	1,44	1,12	1,12	1,32	2,22	1,26
Ель	2,10	2,04	1,58	1,38	1,86	2,62	1,94
Береза	1,90	1,44	1,46	1,40	1,78	1,92	1,41
Осина	1,41	1,34	1,39	1,65	2,18	2,00	1,41
Липа	1,97	1,94	2,00	2,33	2,45	3,00	2,23
<i>Влажные субори – ТЛУ В₃</i>							
Сосна	1,74	1,70	1,16	1,11	1,38	2,36	1,34
Ель	2,01	2,23	2,01	1,66	1,90	2,56	1,91
Береза	1,72	2,01	1,33	1,60	1,93	2,07	1,46
Осина	1,29	1,34	1,27	1,41	1,67	2,00	1,39
<i>Сырые субори – ТЛУ В₄</i>							
Сосна	3,10	2,88	2,54	2,78	2,74	3,50	2,78
Ель	3,12	3,33	2,56	2,39	2,75	3,52	3,05
Береза	2,76	3,28	2,65	2,66	2,87	3,04	2,82
Осина	2,75	2,64	2,00	2,00	-	-	2,66
Ольха	2,38	2,38	2,38	2,83	2,75	-	2,40
<i>Заболоченные субори – ТЛУ В₅</i>							
Сосна	4,25	4,05	3,23	3,27	3,36	3,88	3,77
Береза	3,84	4,09	3,73	3,75	3,65	4,00	3,95

Одним из показателей эколого-ресурсного потенциала древостоев, косвенно отражающих их производительность и вместе с тем степень благоприятности условий среды, является класс бонитета,

на основе которого можно в первом приближении выбрать наиболее перспективные для лесовыращивания в том или ином ТЛУ породы. Расчеты показали, что в свежих суборах ими являются сосна, береза и осина, которым значительно уступают ель, а особенно липа (табл. 5).

Во влажных суборах наиболее высокий класс бонитета имеют сосняки и осинники, а во влажных – сосняки и черноольшанники, которым уступают все остальные. В заболоченных суборах сосняки производительнее березняков. Потенциальная производительность древостоев с увеличением степени увлажнения биотопов неуклонно снижается. Не остается она постоянной и в течение жизни древостоев: во всех ТЛУ наиболее высокий их класс бонитета отмечается в интервале от 40 до 80 лет, а за его пределами он гораздо ниже, особенно после 100 лет. Это явление связано, на наш взгляд, с особенностями развития насаждений в данных ТЛУ, а не с ошибками таксаторов, о чем свидетельствует однотипность динамики класса бонитета всех без исключения древостоев.

Древостои в суборах Марийского Заволжья далеко не в полной мере реализуют свою потенциальную производительность, о чем свидетельствует их относительная полнота, которая во всех формациях неуклонно снижается с возрастом и увеличением степени увлажнения биотопов (табл. 6). Особенно резко полнота древостоев снижается после 80 лет, что связано с их распадом в результате поражения болезнями или вредными насекомыми, негативное воздействие которых усиливается в экстремальные по погодным условиям годы. Наиболее высокую полноту в свежих суборах имеют осинники и сосняки, во влажных – березняки и осинники, в сырых – осинники. В заболоченных суборах полнота сосняков и березняков одинакова. Очень слабо реализуют потенциальную производительность липняки, ельники и черноольшанники. Результаты исследований свидетельствуют, казалось бы, об имеющемся резерве повышения производительности лесов за счет увеличения их полноты с помощью различных хозяйственных мероприятий. Фактически же такой возможности не существует, поскольку производство дополнительной фитомассы древостоев неизбежно приведет к падению уровня грунтовых вод, а это, в свою очередь, автоматически снизит производительность лесов. Средняя полнота древостоев является, следовательно, неким эталоном, величина которого обусловлена физико-географическими условиями.

Таблица 6

Возрастные изменения относительной полноты древостоев в суборах Марийского Заволжья

Главная порода	Средняя полнота древостоев в различном возрасте						В целом
	до 20 лет	21–40 лет	41–60 лет	61–80 лет	81–100 лет	> 100 лет	
<i>Свежие суборы – ТЛУ В₂</i>							
Сосна	0,73	0,73	0,75	0,72	0,67	0,56	0,71
Ель	0,67	0,70	0,71	0,67	0,57	0,49	0,65
Береза	0,66	0,76	0,69	0,69	0,58	0,54	0,69
Осина	0,69	0,77	0,73	0,66	0,51	0,50	0,74
Липа	0,68	0,70	0,60	0,63	0,55	0,65	0,63
<i>Влажные суборы – ТЛУ В₃</i>							
Сосна	0,74	0,71	0,73	0,70	0,65	0,55	0,68
Ель	0,68	0,71	0,70	0,65	0,60	0,51	0,64
Береза	0,67	0,73	0,71	0,67	0,58	0,51	0,70
Осина	0,73	0,77	0,71	0,63	0,59	0,53	0,69
<i>Сырые суборы – ТЛУ В₄</i>							
Сосна	0,60	0,70	0,71	0,63	0,65	0,61	0,65
Ель	0,63	0,65	0,67	0,63	0,56	0,55	0,59
Береза	0,61	0,66	0,70	0,66	0,59	0,61	0,69
Осина	0,72	0,75	0,78	0,50	-	-	0,76
Ольха	0,63	0,70	0,64	0,63	0,47	-	0,66
<i>Заболоченные суборы – ТЛУ В₅</i>							
Сосна	0,54	0,65	0,68	0,65	0,64	0,57	0,64
Береза	0,56	0,64	0,66	0,61	0,59	0,59	0,64

Одним из важнейших показателей эколого-ресурсного потенциала древостоев является запас стволовой древесины, который, как показали расчеты, увеличивается с возрастом лишь до определенного момента времени, а затем неуклонно снижается, что связано с их изреживанием под дейст-

вием естественных и антропогенных факторов. Возрастные изменения наличного запаса древесины ($\text{м}^3/\text{га}$) с высокой точностью описывает функция оптимума $M = 100X/(aX^2 - bX + c)$, в которой X – возраст древостоя, лет. Значения параметров этой функции сугубо специфичны для каждой древесной породы и разных ТЛУ (табл. 7). Кульминация запаса древесины в свежих суборях раньше всех наступает в осинниках, а позднее – в липняках; его же величина наибольших значений достигает в сосняках, а наименьших – в березняках. Кульминационная величина древесного запаса в сосняках, ельниках и березняках неуклонно снижается по мере возрастания увлажнения биотопа. Размах величины запаса между гигротопами достигает при этом у древостоев одной и той же породы 54–97 $\text{м}^3/\text{га}$. В осинниках величина запаса древесины в момент ее кульминации в свежих и влажных суборях практически одинакова, а во влажных суборях на 8 % ниже.

Таблица 7

Параметры моделей динамики запаса древостоев в суборях Марийского Заволжья

Главная порода	Значения параметров математической модели $M = 100 \cdot X / (aX^2 - bX + c)$					
	$a \cdot 10^{-4}$	$-b \cdot 10^{-2}$	c	$A_{\text{КЗ}}$	$M_{\text{КЗ}}$	R^2
<i>Свежие субори – ТЛУ В₂</i>						
Сосна	35,60	32,27	28,94	90	313	0,927
Ель	72,75	82,94	47,96	80	284	0,942
Береза	83,81	73,30	43,41	70	211	0,964
Осина	76,52	59,77	29,56	60	254	0,976
Липа	29,56	16,41	25,29	95	261	0,982
<i>Влажные субори – ТЛУ В₃</i>						
Сосна	47,51	48,78	35,67	85	298	0,961
Ель	50,29	58,89	44,29	95	282	0,974
Береза	101,9	89,03	46,26	65	207	0,997
Осина	50,00	30,92	24,34	70	257	0,994
<i>Сырые субори – ТЛУ В₄</i>						
Сосна	36,90	47,59	51,09	120	255	0,968
Ель	72,45	96,90	67,99	95	230	0,960
Береза	97,30	93,75	61,61	80	164	0,995
Осина	148,0	133,7	52,40	60	236	0,982
Ольха	121,2	125,5	65,09	75	192	0,979
<i>Заболоченные субори – ТЛУ В₅</i>						
Сосна	48,17	66,04	65,61	115	216	0,901
Береза	172,8	212,5	118,0	85	137	0,993

Примечание. X – возраст древостоев, лет; a , b , c – безразмерные константы модели; $A_{\text{КЗ}}$ – возраст наступления кульминации наличного запаса древесины, лет; $M_{\text{КЗ}}$ – величина наличного запаса древесины в момент наступления ее кульминации, $\text{м}^3/\text{га}$; R^2 – коэффициент детерминации модели.

Древесный запас далеко не в полной мере отражает эколого-ресурсный потенциал насаждений, так как плотность древесины у разных пород далеко не одинакова. Лучше всего для этой цели использовать показатель фитомассы, которая является мерой поглощения растениями солнечной энергии и элементов питания, депонирования углерода, выделения кислорода и транспирации воды. Для перевода объема стволовой древесины в фитомассу рядом исследователей [20; 21] разработаны математические модели конверсионных коэффициентов, которые, однако, не учитывают особенности изменения их значений в древостоях разных классов бонитета, хотя, как подсказывает логика, они должны проявляться (чем ниже класс бонитета, тем плотнее должна быть древесина). Мы, используя цифровой материал, приведенный в работе В.А. Усольцева [22], установили, что динамику значений коэффициентов перевода запаса стволовой древесины (м^3) в фитомассу (т) в древостоях всех пород, кроме ельников и липняков, аппроксимирует функция $K = (c - m) \times \{1 - \exp[-(X - X_0)/a]\}^b + m$. Для ельников и липняков моделью является степенная функция $K = a \times 10^{-3} (X - X_0)^b + m$. Значения

параметров этих функций изменяются с возрастом древостоев (X , лет) по классам бонитета ($B^r = 0$) у каждой породы по-своему:

сосняков: $c = 0,45$; $m = 0,34$; $a = 252,2 - 29,9B$; $b = 0,32 + 0,039B$; $X_0 = 10$;
 ельников: $a = 2,42B^{1,04}$; $b = 0,647 - 0,008B$; $m = 0,34$; $X_0 = 10$;
 березняков: $c = 0,452$; $m = 0,29$; $a = 28,64 + 12,3B$; $b = 0,12 + 0,011B$; $X_0 = 5$;
 осинников: $c = 0,410$; $m = 0,25$; $a = 120,7 - 18,0B$; $b = 0,400$; $X_0 = 0$;
 липняков: $a = 2,57 + 2,80B$; $b = 0,603 - 0,049B$; $m = 0,30$; $X_0 = 10$;

У черноольшанников значение коэффициента для перевода объема стволовой древесины в фитомассу практически не изменяется с возрастом, составляя для всех классов бонитета 0,401.

Таблица 8

Параметры математических моделей динамики наличной фитомассы стволовой древесины без коры в различных насаждениях суборей Марийского Заволжья

Главная порода	Значения параметров математической модели $M = 100X/(aX^2 - bX + c)$						
	$a \cdot 10^{-4}$	$-b \cdot 10^{-2}$	c	$A_{\text{КФМ}}$	$M_{\text{КФМ}}$	$A_{\text{КСП}}$	$M_{\text{КСП}}$
<i>Свежие субори – ТЛУ В₂</i>							
Сосна	91,09	90,90	77,59	90	129,4	50	1,82
Ель	134,6	161,3	113,2	90	116,8	60	1,54
Береза	193,0	174,5	101,9	75	94,2	45	1,60
Осина	202,8	160,5	87,32	65	94,6	40	1,80
Липа	100,6	79,69	81,06	90	99,1	40	1,53
<i>Влажные субори – ТЛУ В₃</i>							
Сосна	120,4	132,1	94,56	90	123,0	55	1,71
Ель	90,08	114,8	106,6	110	123,2	65	1,43
Береза	235,1	211,8	108,9	70	92,3	45	1,63
Осина	132,7	93,79	73,22	75	96,7	35	1,77
<i>Сырые субори – ТЛУ В₄</i>							
Сосна	97,07	137,1	136,9	120	107,0	70	1,13
Ель	127,6	195,1	159,8	110	110,5	75	1,17
Береза	228,5	229,9	147,6	80	72,8	50	1,11
Осина	382,3	356,4	144,7	60	87,6	45	1,62
Ольха	302,3	313,0	162,3	75	76,8	50	1,23
<i>Заболоченные субори – ТЛУ В₅</i>							
Сосна	126,3	187,3	175,1	120	90,8	75	0,95
Береза	404,1	508,4	280,8	85	60,4	65	0,83

Примечание. X – возраст древостоев, лет; a, b, c – безразмерные константы модели; $A_{\text{КФМ}}$ – возраст наступления кульминации величины наличной фитомассы стволовой древесины без коры, лет; $M_{\text{КФМ}}$ – наличная фитомасса стволовой древесины в момент наступления ее кульминации, т/га; $A_{\text{КСП}}$ – возраст наступления кульминации величины среднего годового прироста наличной фитомассы стволовой древесины, лет; $M_{\text{КСП}}$ – величина среднего годового прироста наличной фитомассы стволовой древесины в момент наступления ее кульминации, т/га.

Возрастные изменения величины наличной фитомассы стволовой древесины описывает та же функция оптимума $M = 100X/(aX^2 - bX + c)$, значения параметров которой сугубо специфичны для каждой древесной породы и разных ТЛУ (табл. 8). Лидирующее положение по максимально накопленной величине фитомассы древесины во всех ТЛУ занимают сосняки, которым во влажных и сырых суборах практически не уступают ельники. Аутсайдерами везде являются березняки. Если же оценивать производительность древостоев по среднему годовому приросту фитомассы, что более корректно с экологических и энергетических позиций, то лидером в свежих и заболоченных суборах являются сосняки, а во влажных и сырых – осинники. Размах величины значений наличной фитомассы стволов составляет у древостоев разных пород в пределах одного гектара 30,4–37,7 т/га, а сред-

него годичного прироста – 0,12–0,51 т/га, что указывает на большие возможности оптимизации породного состава лесов в суборах Марийского Заволжья, особенно в ТЛУ В₄.

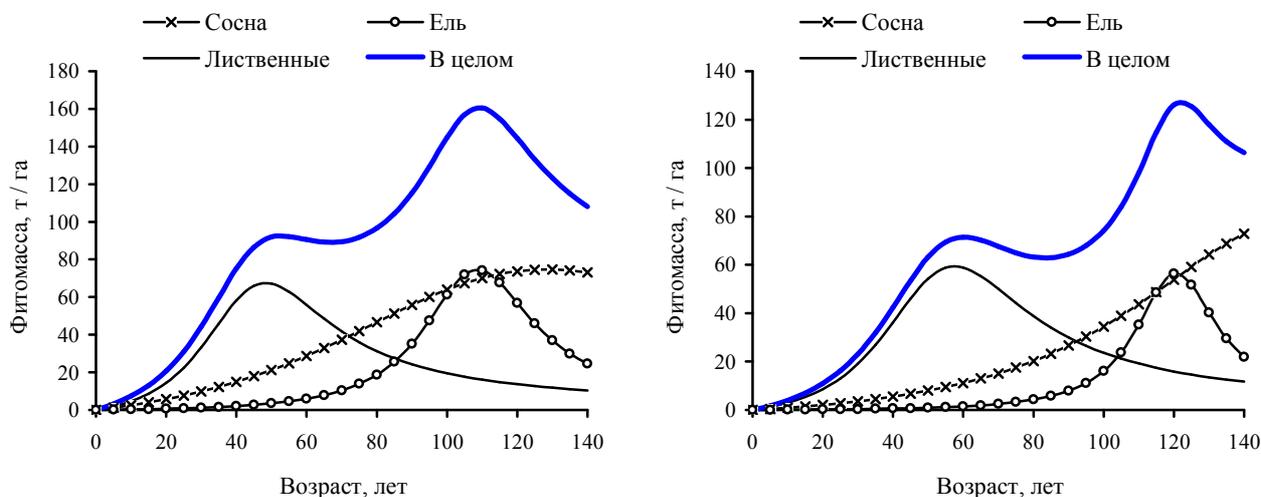


Рис. 2. Динамика фитомассы стволовой древесины модальных по составу и производительности древостоев, произрастающих во влажных (слева) и сырых (справа) суборах Марийского Заволжья

Таблица 9

Параметры моделей динамики средней высоты древостоев в суборах Марийского Заволжья

Главная порода	Значения параметров математической модели $H = K\{1 - \exp[-(X/a)^b]\}$					
	K	a	b	$A_{\text{КТП}}$	$A_{\text{КСП}}$	R^2
<i>Свежие суборы – ТЛУ В₂</i>						
Сосна	27,1	42,51	1,543	22	38	0,988
Ель	25,3	45,23	1,732	28	46	0,987
Береза	27,1	34,86	1,294	12	20	0,990
Осина	26,4	32,71	1,141	6	10	0,995
Липа	24,1	34,47	1,141	6	10	0,993
<i>Влажные суборы – ТЛУ В₃</i>						
Сосна	26,5	43,27	1,620	24	40	0,991
Ель	25,9	49,57	1,598	27	46	0,992
Береза	26,4	34,46	1,298	12	20	0,994
Осина	26,9	33,04	1,245	9	16	0,998
<i>Сырые суборы – ТЛУ В₄</i>						
Сосна	22,5	48,87	1,600	27	45	0,978
Ель	22,1	48,99	1,786	32	51	0,974
Береза	24,6	41,70	1,177	9	15	0,997
Осина	30,6	50,91	1,198	12	22	0,996
Ольха	23,1	36,29	1,114	5	9	0,995
<i>Заболоченные суборы – ТЛУ В₅</i>						
Сосна	20,8	54,22	1,806	35	57	0,978
Береза	21,7	47,46	1,283	15	27	0,992

Примечание. X – возраст древостоев, лет; K , a , b – безразмерные константы; $A_{\text{КТП}}$ – возраст наступления кульминации текущего годичного прироста, лет; $A_{\text{КСП}}$ – возраст наступления кульминации среднего годичного прироста, лет; R^2 – коэффициент детерминации модели.

В сложных по составу насаждениях, широко распространенных в суборах, с увеличением возраста происходят волнообразные изменения общей величины фитомассы стволовой древесины, осо-

бенно четко выраженные в ТЛУ В₃ и В₄ (рис. 2), связанные с постепенным выпадением одних пород деревьев и увеличением доли других. Эта закономерность впервые была выявлена С.И. Чумаченко [23] при имитационном моделировании развития многопородного древостоя и была подтверждена нами [13; 14] при изучении лесов заповедника «Большая Кокшага» и естественных древостоев на территории Ботанического сада Поволжского государственного технологического университета. Колебания величины фитомассы могут усиливать погодные аномалии.

Важными параметрами эколого-ресурсного потенциала древостоев являются также размерные характеристики деревьев (высота, диаметр, объем и фитомасса ствола). Расчеты, основанные на закономерностях динамики их значений, отраженных в форме математических моделей (табл. 9), показали, что в субориях Марийского Заволжья все лиственные породы деревьев, а особенно осины, значительно превосходят по высоте до 35–45 лет хвойные (рис. 3), оказывая на них угнетающее воздействие. Они превосходят их и по массе ствола среднего дерева (рис. 4). Деревья ели во всех ТЛУ уступают по своим параметрам деревьям сосны.

Возраст наступления кульминация текущего годового прироста древостоев по высоте, как показывают приведенные данные, изменяется у разных пород в очень больших пределах, варьируя от 5 до 35 лет. В свежих и влажных субориях раньше всех он наступает у осинников и липняков, а в сырых и заболоченных – у черноольшанников и березняков. С возрастанием степени увлажнения экотопа у всех пород он в основном увеличивается. Позднее всех кульминация прироста по высоте наступает у ельников. Кульминация же среднего годового прироста по высоте наступает у древостоев на несколько лет позднее: у осинников, липняков и черноольшанников разница составляет иногда всего четыре года, а у сосняков и ельников она достигает 18–22 лет. Кульминация среднего годового прироста по диаметру наступает еще позднее (в 25–50 лет), а годичный прирост массы ствола увеличивается у всех пород деревьев до 100–160 лет.

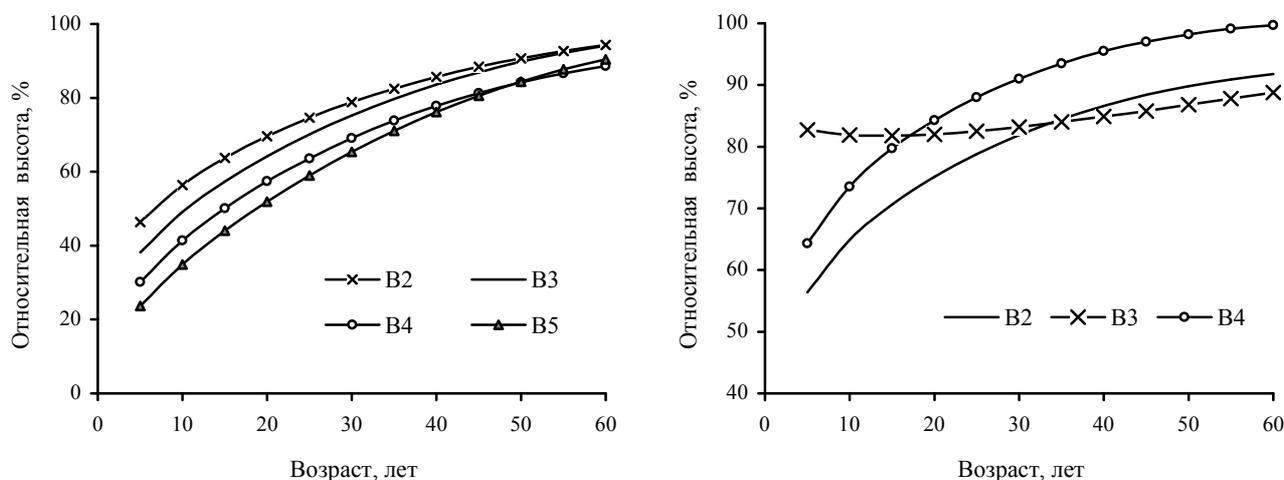


Рис. 3. Динамика высоты деревьев сосны по отношению к высоте деревьев березы (слева) и ели (справа) по отношению к высоте деревьев сосны в субориях Марийского Заволжья

Выводы

1. В субориях Марийского Заволжья произрастает 10 видов древесных растений, однако в состав конкретных древостоев одновременно может входить не более шести из них. В свежих и заболоченных субориях чаще всего встречаются двухпородные древостои, во влажных и сырых – трехпородные.

2. Породная структура лесов в каждом экотопе сугубо специфична, хотя почти во всех из них, кроме свежих суборей, безраздельно господствуют березняки.

3. Доля участия различных пород деревьев изменяется в древостоях очень сильно. Чаще всего вероятность встречаемости древостоев резко снижается по мере возрастания долевого участия в их составе той или иной древесной породы. Во влажных и сырых субориях встречаемость древостоев с различным участием березы отображается куполообразной кривой с максимумом, который отмечается при 6–7 единицах вклада этой породы. В свежих субориях встречаются почти с равной вероятностью древостои с различной долей участия сосны, а в заболоченных субориях – березы.

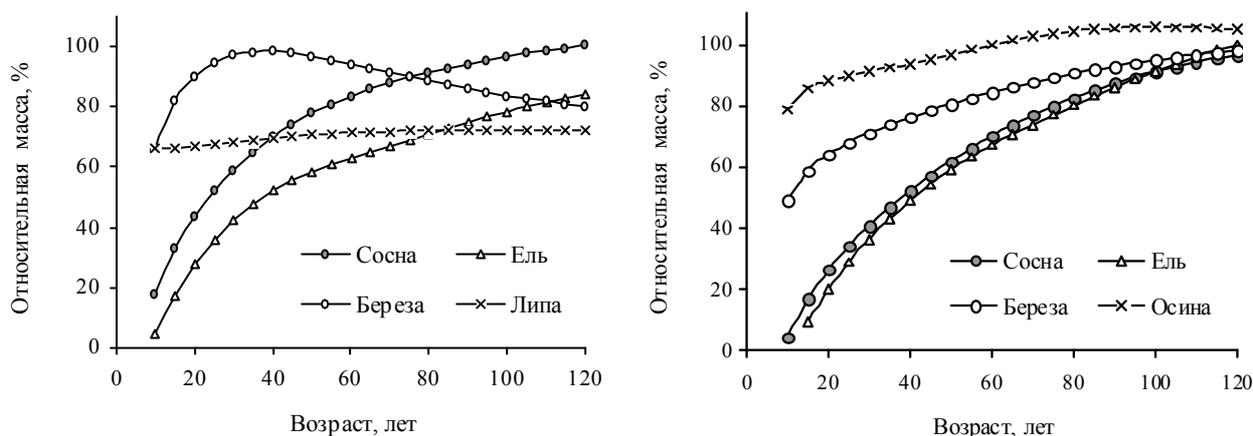


Рис. 4. Динамика массы ствола деревьев разных пород по отношению к массе ствола среднего дерева осины в свежих суборях (слева) и ольхи во влажных суборях (справа) Марийского Заволжья

4. С увеличением возраста древостоев породный состав лесов в суборях Марийского Заволжья неуклонно изменяется в сторону восстановления коренных сосняков, однако этот процесс протекает в каждом из экотопов сугубо специфично. В свежих суборях практически во всем возрастном диапазоне развития лесов доминируют сосняки, неуклонно увеличивающие долю своего присутствия. Доля лиственных древостоев начинает снижаться в лесах этого ТЛУ уже с 30 лет, практически полностью исчезая из них после 90 лет. Во влажных суборях доля сосняков по мере развития лесов также неуклонно возрастает, хотя очень долго (до 60–70 лет) в них доминируют лиственные древостои. В сырых и заболоченных суборях сосняки начинают доминировать только в лесах старше 100 лет, постепенно замещая лиственные древостои. Доля участия ельников в лесах, которая во всем возрастном диапазоне их развития гораздо ниже, чем сосняков, возрастает до 120 лет, но затем резко снижается.

5. В суборях Марийского Заволжья запас и фитомасса стволовой древесины увеличиваются лишь до определенного возраста древостоев, что связано с преобладанием процесса отпада деревьев над процессом их роста. Возраст наступления кульминации наличного запаса зависит от древесной породы и ТЛУ.

6. Лидирующее положение по максимально накопленной величине фитомассы древесины занимают сосняки, которым во влажных и сырых суборях практически не уступают ельники. Аутсайдерами везде являются березняки. Если же оценивать производительность древостоев по среднему годовичному приросту фитомассы, что более корректно с экологических и энергетических позиций, то лидером в свежих и заболоченных суборях являются сосняки, а во влажных и сырых – осинники. Производительность древостоев с увеличением степени увлажнения биотопов снижается.

7. В сложных по составу насаждениях с увеличением их возраста происходят волнообразные изменения общей величины фитомассы стволовой древесины, особенно четко выраженные в ТЛУ В₃ и В₄, которые связаны с постепенным выпадением одних пород деревьев и увеличением доли других.

8. Все лиственные породы деревьев значительно превосходят по своим параметрам (высоте, диаметру, фитомассе) хвойные, оказывая на них угнетающее воздействие, особенно выраженное в древостоях моложе 35–45 лет. Деревья ели во всех ТЛУ уступают по размерам деревьям сосны.

9. Во всех гигротопях суборей Марийского Заволжья имеются большие резервы по оптимизации породного состава древостоев с целью повышения их эколого-ресурсного потенциала. Особенно большое внимание формированию древостоев лесоводы должны уделять в молодом их возрасте, помогая сосне и ели освоить жизненное пространство, занимаемое осинной и березой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Смыков А.Е. Закономерности пространственно-временной динамики основных параметров лесного фонда Республики Марий Эл: автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук. Йошкар-Ола, 2008. 23 с.
2. Сукачев В.Н. Динамика лесных биогеоценозов // Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964. С. 458–486.
3. Киселева К.В. Динамика восточноевропейских хвойно-широколиственных лесов // Флора и растительность Европейской части СССР. Тр. Бот. сада МГУ. Вып. VIII. М.: МГУ, 1971. С. 114–132.

4. Корзухин М.Д. Возрастная динамика популяций деревьев, являющихся сильными эдификаторами // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. III. Л.: Гидрометеиздат, 1980. С. 162-178.
5. Разумовский С.М. Закономерности динамики биогеоценозов. М.: Наука, 1981. 231 с.
6. Арбузов Б. В. Динамика породного состава высокогорных лесных экосистем Северо-Осетинского государственного заповедника: связь со структурой древостоя // Биологическое разнообразие лесных экосистем. М.: ЦЭПЛ, 1995. С. 176-177.
7. Абатуров А.В., Меланхолин Л.Н. Естественная динамика леса на постоянных пробных площадях в Подмосковье. Тула: Гриф и К, 2004. 336 с.
8. Исаев А.С., Суховольский В.Г., Хлебопрос Р.Г. Моделирование лесообразовательного процесса: феноменологический подход // Лесоведение. 2005. № 1. С. 1-9.
9. Исаев А.С., Суховольский В.Г., Бузыкин А.И., Овчинникова Т.М. Сукцессионные процессы в лесных сообществах: модели фазовых переходов // Хвойные бореальной зоны. 2008. Т. 25, № 1-2. С. 9-15.
10. Демаков Ю.П., Исаев А.В. Динамика древостоев в пойменных лесах заповедника «Большая Кокшага» // Вестн. Поволжск. гос. технологич. ун-та. Сер. Лес. Экология. Природопользование. 2013. Вып. 4. С. 64-75.
11. Агроклиматические ресурсы Марийской АССР / под ред. С.Ф. Гречканевой и К.И. Марченко. Л.: Гидрометеиздат, 1972. 108 с.
12. Демаков Ю.П. Методика использования таксационных описаний насаждений для анализа структуры и динамики древостоев // Наука в условиях современности. Йошкар-Ола: МарГТУ, 2009. С. 6-8.
13. Демаков Ю.П., Исаев А.В. Динамика производительности и состава древостоев в различных экотопах заповедника «Большая Кокшага» // Науч. тр. гос. природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 4. Йошкар-Ола: МарГУ, 2009. С. 24-67.
14. Демаков Ю.П., Медведкова Е.А. Структура и динамика естественных лесных биогеоценозов Ботанического сада МарГТУ // Вестн. Марийского гос. технич. ун-та. Сер. Лес. Экология. Природопользование. 2010. № 1. С. 16-28.
15. Демаков Ю.П., Смыков А.Е., Гаврицкова Н.Н. Структура, продуктивность и динамика осинников Республики Марий Эл // Вестн. Марийского гос. технич. ун-та. Сер. Лес. Экология. Природопользование. 2011. № 2. С. 24-38.
16. Демаков Ю.П., Симанова А.А. Распространение и производительность ельников в различных экотопах Республики Марий Эл // Научный диалог. 2013. № 3 (15). Естественные науки. Экология. Науки о Земле. С. 26-42.
17. Демаков Ю.П., Нуреева Т.В., Белоусов А.А. Эколого-ресурсный потенциал древостоев искусственного происхождения сосны и ели в свежих сураменах Марийского Заволжья // Вестн. Удм. ун-та. Сер. Биология. Науки о Земле. 2014. Вып. 1. С. 14-25.
18. Зиганшин Р.А. Лесной массив: географические и лесотаксационные признаки и критерии // Сибирский лесной журн. 2014. № 1. С. 50-68.
19. Швиденко А.З. Ареал пихты и плотность ее популяций на Советской Буковине // Лесоведение. 1986. № 4. С. 63-69.
20. Замолодчиков Д.Г., Уткин А.И., Коровин Г.Н. Определение запасов углерода по зависимым от возраста насаждений конверсионно-объемным коэффициентам // Лесоведение. 1998. № 3. С. 84-93.
21. Замолодчиков Д.Г., Уткин А.И., Коровин Г.Н. Конверсионные коэффициенты «фитомасса/запас» в связи с дендометрическими показателями и составом древостоев // Лесоведение. 2005. № 6. С. 73-81.
22. Усольцев В.А. Фитомасса лесов Северной Евразии: нормативы и элементы географии. Екатеринбург: УрО РАН, 2002. 762 с.
23. Чумаченко С. И. Базовая модель динамики многовидового разновозрастного лесного ценоза // Вопросы экологии и моделирования лесных экосистем. М.: МГУЛ, 1993. С. 147-180.

Поступила в редакцию 09.12.14

Yu.P. Demakov, A.V. Isaev

LAWS OF THE FOREST STAND DEVELOPMENT IN SUBORS OF MARI TRANS-VOLGA REGION

The paper provides the results of research aimed at cognition of structural organization and development of wood stands in subors of Mari Trans-Volga region. It's mentioned that all ecotopes, except for those found in new subors, are dominated by birch forests. This fact represents a significant transformation of the wood species composition under the impact of anthropogenic and natural emerging factors. It has been found out that with the growth of wood stands the primary tree species are replaced with native pine wood. However, this process is specific for each subor ecotope. Forest yield and biomass of stem wood in subor are increasing until the wood stand reaches the certain age in which the loss of growing forest start prevailing over their growth. The leading position in terms of biomass volume is taken by pine forest. In wet and moist subors the position is shared by spruce forest. As for birch forest, it takes the outsider position everywhere. In terms of mean annual biomass increment in new and swamped subors, the leading position is taken by pine forest, while in wet and moist ones aspen forest prevails. The complex tree stand compositions, as they grow, feature the undulating changes of total stem wood biomass, which is the result of gradual loss of some tree species and

their replacement by others. The paper concludes that for the purpose of optimization of tree composition in wood stands, the subors of Mari Trans-Volga region contain a large amount of stock which improves the ecological and resource potential of the stand. Foresters should pay particular attention to the formation of wood stands when they are still young in order to help pine and spruce trees to acquire the living space occupied by aspen and birch.

Keywords: Mari Trans-Volga region, subor, wood stands, species composition, productivity, dynamics, models.

Демаков Юрий Петрович,
доктор биологических наук, главный научный сотрудник
ФГБУ «Государственный заповедник «Большая Кокшага»,
профессор кафедры экологии, почвоведения
и природопользования Поволжского государственного
технологического университета
E-mail: DemakovYP@volgatech.net

Исаев Александр Викторович,
кандидат сельскохозяйственных наук,
заместитель директора по науке
ФГБУ «Государственный заповедник «Большая Кокшага»
E-mail: nauka_gpz@yolamail.ru

ФГБУ «Государственный заповедник «Большая Кокшага»»
424038, Россия, г. Йошкар-Ола,
ул. Воинов-Интернационалистов, 26

Demakov Yu.P.,
Doctor of Biology, Professor,
Chief Research Worker of state nature reserve
“Bolshaya Kokshaga”, Professor of the Chair
of ecology, soil and nature management
at Volga State University of Technology
E-mail: DemakovYP@volgatech.net

Isaev A.V.,
Candidate of Agriculture, Vice Director on Research
at a state nature reserve “Bolshaya Kokshaga”
E-mail: avsacha@yandex.ru

Nature State Reserve “Bolshaya Kokshaga”
424038, Russia, Yoshkar-Ola,
Voinov-Internationalistov st., 26