

Хронобиологическая концепция лесоводства по результатам исследований в ельниках

Л.М. Битков, Министерство экономического развития Калужской обл.

Классическое лесоводство направлено на выращивание устойчивого и продуктивного леса, эффективно выполняющего различные экологические функции, а также на обеспечение постоянства пользования лесными ресурсами. Вместе с тем, любые лесоводственные воздействия, являясь вмешательством в естественное развитие лесных биосистем, вносят изменения в ход физиологических процессов у особей и нарушают взаимосвязи в системах надорганизменного уровня.

Наука о лесе наиболее глубоко раскрывает связи роста и развития растений с пространственными факторами – географическими и эдафическими условиями. В лесоводстве эти знания широко применяются. Перманентно разрабатываются мероприятия по формированию лесных растительных биосистем и сообществ с учетом природных и лесохозяйственных территориальных единиц.

Кроме пространственных факторов, в геоботанике, фитоценологии, дендрологии и лесоводстве рассматриваются темпы роста и развития растений в процессе онтогенеза, а также периодические, в основном сезонные, и необратимые изменения фитоценозов во времени. Это позволяет лесоводам выявлять наиболее перспективные особи растений, оценивать разнообразие и степень сформированности растительных сообществ, распределять лесоводственные меропри-

ятия по сезонам года с целью ослабления действия различных стресс-факторов на растущие части растений в периоды их слабой естественной устойчивости, а также составлять очередность этих мероприятий по годам для предотвращения нежелательной смены хозяйственно ценных пород.

На современном этапе ученые-лесоводы, руководствуясь открытиями в биологии, рассматривают растения как гомеостатичные, самоорганизующиеся и динамичные биосистемы. Формируются аспекты «новой лесной парадигмы (ГЭП-парадигмы), согласно которой лесоводам рекомендуется способствовать процессам обновления лесного покрова циклическими (ритмичными) пространственно-временными разрывами («гепами») – окнами возобновления лесовосстановительных сукцессий» [15].

Природные ритмы длительное время находятся в поле зрения многих мыслителей. В XX в. возникла наука – хронобиология, изучающая особенности хода жизненных процессов во времени (биоритмы). Хронобиологические методы открывают большие возможности по диагностике, прогнозированию состояний и реакций биосистем на действие внешних факторов. Наибольшее распространение они получили в медицине (хрономедицине), спорте, сельском хозяйстве. Хронобиологические ас-

пекты рекомендуется учитывать в экологической деятельности.

Вместе с тем, в лесоводстве уделяется недостаточно внимания некоторым биологическим процессам, протекающим во времени, например многолетнему биологическому ритму деревьев. В лесоводственной науке и практике понятие «хронолесоводство» не применяют. В связи с этим наблюдаются некоторые неопределенности. Так, при назначении лесоводственных мероприятий в качестве критерия принимают возраст растений, который часто отождествляют со временем их бытия, в результате чего состояние биологических систем, подлежащих лесоводственному воздействию и действию сопутствующих стресс-факторов, априори признается удовлетворительным. По этой причине недостаточно изучены последствия для лесных биосистем от синхронизации или десинхронизации во времени ритмов их жизненного состояния и лесоводственных воздействий. Не обоснованы концепция, принцип и условия гармонизации этих процессов во времени. Нами были изучены особенности формирования лесных растительных биологических систем во времени.

Цель исследований – обоснование хронобиологической концепции лесоводства по результатам исследований лесных биосистем, формирующихся в наиболее распространенных условиях произрастания Калужского экорегиона смешанных лесов – центре Русской равнины.

Калужский экорегион смешанных лесов с преобладанием лиственных группой ученых-экспертов выделен в пределах административных границ Калужской обл. [48]. Однородность лесорастительных условий в экорегионе определяется на уровне подзональных полос: подзоны смешанных лесов (около 75%) и подзоны широколиственных лесов, а также по трем физико-географическим провинциям, группам типов леса и типам леса.

Программа исследований предусматривала решение следующих задач:

- изучить состояние проблемы лесоводственного формирования устойчивых лесных растительных биосистем во времени, а также воз-

можность решения этой задачи с помощью хронобиологии;

- исследовать многолетние ритмы роста вегетативных органов выбранных лесных растительных биосистем;
- оценить особенности значимых в лесоводстве биотических процессов в связи с биоритмом роста вегетативных органов растений в изучаемых лесных биосистемах;
- проанализировать сопряженность жизненного состояния изучаемых лесных растительных биосистем с фазами биоритма роста;
- обосновать формулу, миссию, принцип и условия реализации хронобиологической концепции лесоводства.

В основу хронобиологических исследований положены данные, полученные в течение 20-летних наблюдений автора в лесном фонде на территории Калужского экорегиона смешанных лесов, с использованием известных в биометрии, дендрохронологии, лесоведении, лесной таксации методов [3, 8, 14, 25, 54]. В процессе поиска использована информация из многочисленных научных публикаций, справочников, энциклопедий, а также отчетов государственных и проектных организаций.

Результаты исследований позволили установить, что ель европейская и липа мелколистная в наиболее распространенных для экорегиона типах лесорастительных условий (ТЛУ) C_2-C_3 , имеют перед другими видами древесных растений преимущественные эдификаторные свойства по скорости роста деревьев и накоплению биомассы и образуют устойчивые и высокопродуктивные типы лесов – ельники сложные, что совпадает с выводами других исследователей [20, 26, 35]. Приведенные выше особенности признаны существенными для выбора ельников сложных в качестве места нахождения конкретного объекта исследований.

Необходимо отметить, что по данным ряда ученых, южная граница ели европейской не заходит в административные пределы Калужской обл. [19, 27, 62].

В качестве объекта исследований выбраны доминирующие деревья в составе ценологических

популяций, формирующихся на участках лесного фонда, отнесенных к группе типов леса ельники сложные. К доминирующим деревьям относили особи I и II классов Крафта, с лучшими по сравнению с «соседями» морфологическими параметрами и санитарным состоянием. Такие деревья являются основными «строителями» ценотической популяции и формируют к возрасту спелости базовый целевой древостой. Рост вегетативных органов доминирующих деревьев происходит в условиях менее напряженной конкуренции.

Для сравнения изучали особенности роста представителей других структурных частей древостоя – содоминирующих, к которым относили деревья II и III классов Крафта, уступающие по морфологическим параметрам соседним доминирующим особям, а также подчиненные деревья IV и V классов Крафта.

По измерениям более 1 тыс. доминирующих деревьев ели европейской выявлен многолетний биоритм в периоде их большого роста, который известные физиологи выделяют на участке S-образной кривой роста (Ю. Сакса), когда ростовые процессы наиболее интенсивны и имеют квазилинейную кинетику [34, 65]. Установлено, что в периоде наибольшего роста изменение во времени диаметров доминирующих деревьев ($d_{1,3}$) лучше аппроксимируется степенными полиномами, но имеет линейный тренд, статистически обоснованный по формуле:

$$R^2 - r^2 < 0,1,$$

где:

R – индекс корреляции;

r – коэффициент парной корреляции.

Вместе с тем, на полиномиальном тренде, по отношению к линейному тренду, у всех измеренных деревьев выделяются две последовательно чередующиеся фазы различной скорости роста $d_{1,3}$: высокой скорости, когда прирост ($Zd_{1,3}$) больше мезора, и низкой скорости, когда прирост меньше мезора (среднее значение функции). Это свидетельствует о ритме изменчивости $Zd_{1,3}$ доминирующих деревьев ели евро-

пейской. Данный ритм исследовали с использованием индексов прироста (i) – отношений $Zd_{1,3}$ эмпирических и на линейном тренде.

Для оценки сходства тенденций аномалий прироста (C_x) у различных деревьев использовали методические рекомендации, приведенные в работах Т. Т. Битвинскаса и В. И. Артамонова [5, 8]. Так, В. И. Артамонов рекомендует признавать индикатор надежным, если степень сопряженности индикатора с объектом индикации превышает 90%, удовлетворительным – при сопряженности 75,1–90% и сомнительным – при сопряженности 60–75%.

Исследования показали, что в периоде наибольшего роста у большинства доминирующих деревьев ели европейской, произрастающих в сложной группе типов леса, наблюдается надежная синхронность годовых аномалий прироста по диаметру ($C_x > 90\%$).

Не выявлена надежная синхронность и у некоторых доминирующих деревьев, которые не превышали по диаметру на 10% и более наиболее крупные соседние особи. Доля таких «квазидоминирующих» деревьев на пробных площадях составляла 6–15% общего числа обследованных доминирующих особей.

При сравнении i доминирующих, содоминирующих и подчиненных деревьев установлено, что степень синхронности составила менее 75%.

Доминирующие деревья ели европейской, включенные в один кластер по уровню надежной синхронности годовых аномалий прироста $d_{1,3}$ ($C_x > 90$), стали основным объектом исследований биоритма скорости роста $d_{1,3}$.

С использованием индексов прироста выявляли границы двух многолетних фаз скорости роста $d_{1,3}$ доминирующих деревьев ели европейской: высокой, когда $i > 1$, и низкой, когда $i < 1$, которые последовательно чередовались в виде фаз цикла биоритма. Данные границы устанавливали графо-аналитическим способом.

Выявлена надежная синхронность во времени однотипных фаз скорости роста $d_{1,3}$ у исследованных генеративных доминирующих деревьев ели европейской. Она проявлялась,

прежде всего, в совпадении в периоде наибольшего роста календарных лет начала и завершения фаз скорости роста $d_{1,3}$, вне зависимости от возраста анализируемых деревьев, их онтогенетического состояния и произрастания в разных географических частях Калужской обл. В ряде случаев временные граничные реперы фаз скорости вегетативного роста при совмещении дендрохронологических рядов варьировали в пределах ± 1 год.

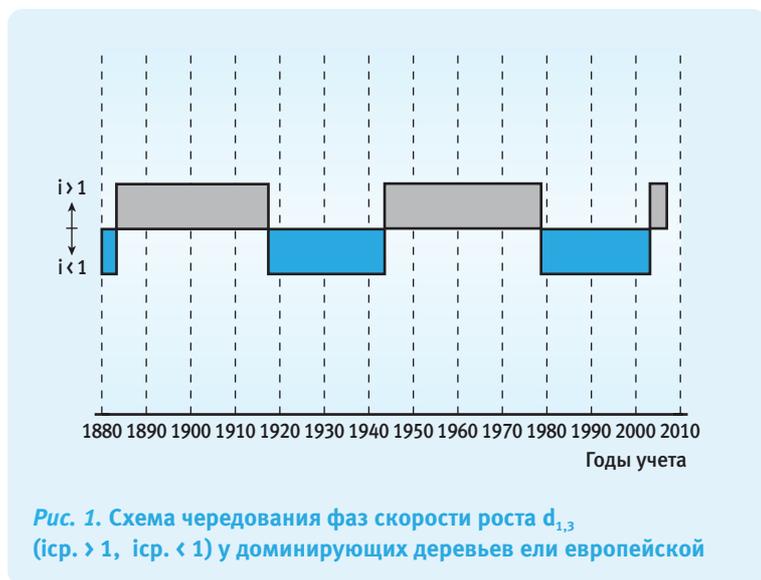
Перечисленные выше особенности позволили применить известный в дендрохронологии метод перекрестного датирования и построить обобщенный хронологический ряд (с 1880 по 2006 гг.) средних индексов прироста по диаметру ($i_{\text{ср.}}$) изученной совокупности доминирующих деревьев ели европейской. Точность вычисления $i_{\text{ср.}}$ по годам хронологического ряда не превышала 2%. Распределение $i_{\text{ср.}}$ хронологического ряда хорошо согласовывалось с теоретическими частотами нормального распределения.

Границы фаз скорости вегетативного роста в пределах обобщенного хронологического ряда устанавливали по его переходам через рубеж $i_{\text{ср.}} = 1$, а также с учетом преобладающей доли деревьев ($> 50\%$) с перманентными однотипными аномалиями прироста ($i_{\text{ср.}} > 1$ или $i_{\text{ср.}} < 1$) в течение 3 лет и более. Характеристика выделенных фаз скорости роста $d_{1,3}$ исследованной совокупности доминирующих деревьев ели европейской приведена в табл. 1. Фазы № 1 (высокая скорость роста) и № 2 (низкая скорость роста), а также № 3 (высокая скорость роста) и № 4 (низкая скорость роста) образуют циклы биоритма с постоянными периодами, равными 60-ти годам.

Обоснованность границ фаз роста, представленных в табл. 1, оценивали математическими моделями. В данной работе использован метод поэтапного регрессионного анализа и выявления значимых основных тенденций степенными полиномами, позволяющими наиболее полно исследовать иррегулярные функции, эволюциони-

Таблица 1. Характеристика фаз роста $d_{1,3}$ доминирующих деревьев ели европейской

| № фазы | Годы начала и окончания фаз скорости роста $d_{1,3}$ | Число лет в фазе скорости роста $d_{1,3}$ | Тип аномалий прироста, $i_{\text{ср.}}$ |
|--------|--|---|---|
| 1 | 1884–1918 | 35 | > 1 |
| 2 | 1919–1943 | 25 | < 1 |
| 3 | 1944–1979 | 36 | > 1 |
| 4 | 1980–2003 | 24 | < 1 |



рующие во времени. Математические тренды подтвердили объективность представленных в табл. 1 границ фаз роста $d_{1,3}$ доминирующих деревьев ели европейской.

На рис. 1 представлена схема чередования выделенных фаз скорости вегетативного роста, которая здесь и далее, на других подобных схемах, представлена в виде прямоугольников, так как достоверно значимые тренды изменчивости $i_{\text{ср.}}$ в выделенных фазах роста $d_{1,3}$ имели формы, далекие от синусоид и косинусоид. Выявленные у исследованных доминирующих деревьев ели европейской особенности биоритма роста $d_{1,3}$ не характерны для «квазидоминирующих», содоми-

нирующих и подчиненных деревьев данного биологического вида.

Проведена оценка факторов, объясняющих выявленный биоритм роста $d_{1,3}$ – эндогенных и экзогенных. В научной литературе отмечается общебиологическое значение S-образной кривой роста (Ю. Сакса) и особенно периода большого роста, формирующихся в значительной мере на основе генетической программы [34, 63, 65].

Существенная роль генетической программы в формировании биоритма отмечена в работах известных представителей хронобиологии [13, 22, 66]. Приверженцы эндогенной причины периодических биологических процессов имеются и среди исследователей лесных экосистем [51, 57].

О генетической природе выявленного биоритма можно судить по диссимметричному соотношению фаз скорости роста, проявляющемуся в средней пропорции 24,5 : 35,5 лет, что близко к числам 21 и 34 из ряда Фибоначчи. Наследственная обусловленность диссимметричной организации биологических объектов отмечена в трудах зарубежных и отечественных биологов [52, 58, 59].

На современном этапе с помощью таксационных методов достоверно можно судить о фенотипах лесных деревьев (F), которые формируются при взаимодействии генетических (G) и средовых факторов (E): $F = G + E$. Оценив влияние ведущих факторов среды на фенотип дерева можно опосредованно судить о значимости его генетической составляющей.

С этой целью изучали сопряженность биоритма роста доминирующих деревьев ели европейской с температурно-влажностными атмосферными (ТВА) параметрами на территории Калужской обл., а также числами Вольфа (W). В качестве интегрального показателя данных параметров приняли индекс засушливости (S_i), предложенный Д. А. Педем [42], $S_i > 0$ указывает на различный уровень засушливых ТВА условий, а $S_i < 0$ – влажных ТВА условий [64]. Для расчетов S_i использовали показатели из банка данных «Климат» Всероссийского научно-исследовательского

института гидрометеорологической информации. По мнению ученых данного института, S_i пригоден для любой природной зоны России и для любого промежутка времени [64].

При анализе синхронности $i_{cp.}$ и S_i имелось в виду, что в засушливые периоды ширина годичных колец у деревьев уменьшается, а во влажные – увеличивается [40]. Это актуально для ели европейской, которая имеет поверхностную корневую систему и предпочитает расти на свежих почвах. В связи с данными аргументами, совпадения: $S_i > 0, i_{cp.} < 1$ и $S_i < 0, i_{cp.} > 1$ – обозначали знаком плюс, а в других случаях – знаком минус.

На рис. 2 представлена схема чередования во времени фаз скорости роста $d_{1,3}$ доминирующих деревьев ели европейской ($i_{cp.} > 1, i_{cp.} < 1$) и периодов ТВА условий ($S_i > 0, S_i < 0$), по которой можно судить об отсутствии удовлетворительной сопряженности рассматриваемых процессов. Данный вывод подтвержден расчетами C_x . Связь: «засушливый» год – $i_{cp.} < 1$, влажный (дождливый) год – $i_{cp.} > 1$ – при погодичном сравнении не подтверждается даже на уровне сомнительной индикации ($C_x < 60\%$).

При анализе синхронности $i_{cp.}$ и чисел Вольфа (W) учитывали различные взгляды на связь радиального прироста деревьев, в том числе ели европейской, с солнечной активностью (СА) [8,

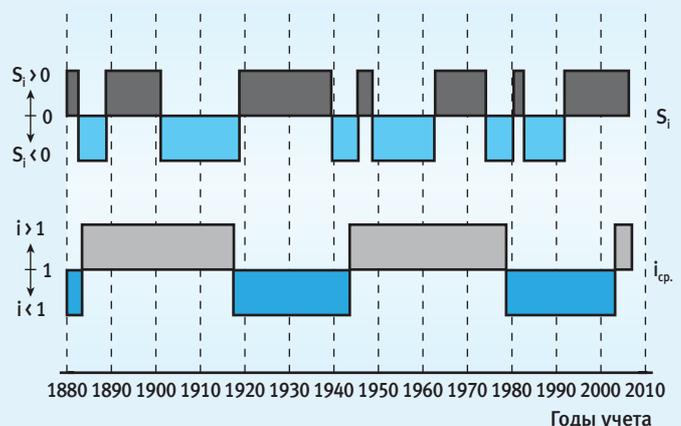


Рис. 2. Схема чередования фаз скорости роста $d_{1,3}$ у доминирующих деревьев ели европейской ($i_{cp.} > 1, i_{cp.} < 1$) и этапов температурно-влажностных атмосферных условий на территории Калужской обл. ($S_i > 0, S_i < 0$).

28, 30–32, 36]. Поэтому рассматривались два варианта сопряженности:

1) в периоды высокой СА прирост деревьев снижается ($i_{cp} < 1$), а в периоды низкой СА – повышается ($i_{cp} > 1$), что отмечалось знаком плюс (+);

2) в периоды высокой СА – $i_{cp} > 1$, а в периоды низкой СА – $i_{cp} < 1$, что отмечалось знаком (+);

3) все другие случаи отмечались знаком минус (-).

Расчеты показали низкий уровень сопряженности аномалий прироста с интенсивностью солнечной активности ($C_x < 60\%$).

Расчет показателей регрессии i_{cp} от рангов S_i , а также от чисел Вольфа (W) также показал, что ТВА условия и W слабо (соответственно на 7,2% и 10,4%) объясняют варьирование скорости роста $d_{1,3}$ доминирующих деревьев ели европейской.

Полученные данные не позволяют сделать вывод о доминирующем влиянии важнейших средовых факторов (ТВА условий, W) на формирование биоритма вегетативного роста доминирующих деревьев ели европейской. Такая интерпретация соответствует современной нелинейной парадигме, согласно которой живым системам свойственны многие особенности, в том числе неадекватная внешнему воздействию реакция [2, 6, 7, 12, 16, 23, 24, 29, 46, 47, 61].

Выполненные исследования свидетельствуют о значительной роли генетической программы в формировании биоритма роста генеративных доминирующих деревьев ели европейской, произрастающих на территории Калужского эко-региона смешанных лесов в лесорастительных условиях C_2 – C_3 .

Вместе с тем, следует согласиться с мнением известных биологов, считающих, что биосистемы перманентно эволюционируют, чтобы вписаться в ритмы внешней среды, а биоритмы, в связи с этим, не могут быть жестко сопряжены с математическим временем [2, 21–24].

Исследования показали, что в различных фазах биоритма роста $d_{1,3}$ доминирующие деревья

европейской проявляют разную резистентность к некоторым болезням и вредным насекомым. Так, в фазах высокой скорости роста $d_{1,3}$:

количество выделенной из ран деревьев ели европейской живицы, играющей положительную роль в их устойчивости к ксилофагам и филлофагам, было почти в 6 раз выше, чем в фазе низкой скорости роста. Этот вывод подтвержден дисперсионным анализом на доверительном уровне 0,99 (Исаев, Гирс, 1975);

в фазах высокой скорости роста $d_{1,3}$ массовых размножений стволовых вредителей деревьев ели европейской, даже на фоне засушливых лет, не наблюдалось. Данный вывод основан на анализе литературных источников [1, 20, 37, 38, 55], лесохозяйственных отчетов, а также наблюдений автора. На территории Калужского эко-региона смешанных лесов выделяются следующие временные этапы массового размножения стволовых вредителей ели европейской (короедов-типографов): 1874–1885 гг., 1938–1943 гг. и 1998–2003 гг. Таким образом, площади очагов стволовых вредителей ели европейской возрастали в конце фазы низкой скорости роста $d_{1,3}$ доминирующих деревьев, затем резко снижались в начале их фазы высокой скорости роста $d_{1,3}$;

доля генеративных зрелых доминирующих деревьев ели европейской, пораженных корневой губкой, после лесоводственных разреживаний древостоев умеренной интенсивности (16–25% по запасу) в фазе высокой скорости роста $d_{1,3}$ была в 2,4 раза меньше, чем после аналогичных рубок, проведенных в фазе низкой скорости роста $d_{1,3}$. Данный вывод подтвержден дисперсионным анализом на доверительном уровне 0,99.

Хронобиологические исследования позволили установить, что на водораздельных территориях лесообразовательный процесс протекает ритмично и сопряженно с фазами биоритма роста, на что указывают следующие явления:

1. В фазе высокой скорости роста $d_{1,3}$ у доминирующих деревьев ели европейской по сравнению с фазой низкой скорости роста наблюдается повышенная (в 1,7 раза) частота семеношения, достоверно более интенсивный (в 1,6 раза) рост дере-

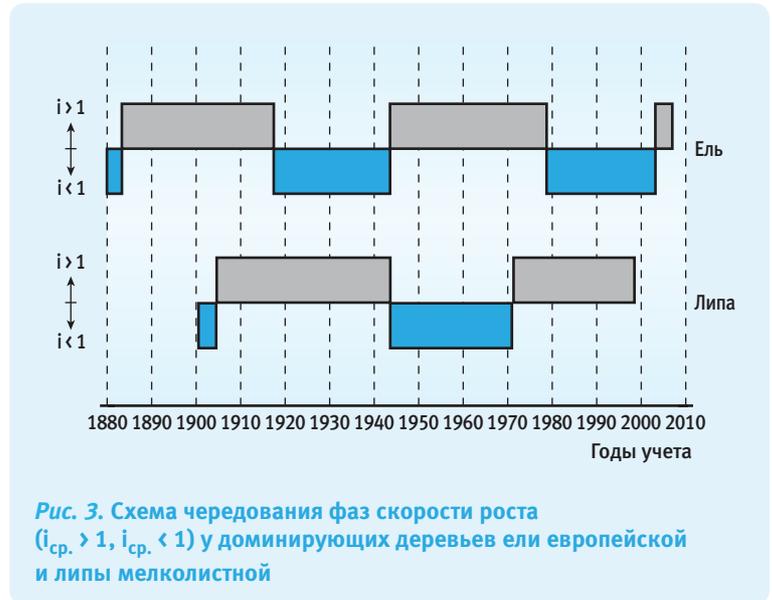
вьев в высоту на начальных стадиях онтогенеза, а также достоверно более активная (в 5 раз) способность колонизировать территорию произрастания. Данные выводы подтверждены дисперсионным анализом и статистическими критериями на доверительном уровне 0,99.

2. Число островершинных, наиболее устойчивых к резкому осветлению молодых елей, возникших под пологом березняков, в начале фазы высокой скорости роста $d_{1,3}$ увеличивается на 16–22% по сравнению с числом таких елей в фазе низкой скорости роста $d_{1,3}$.

3. Доминирующие деревья липы мелколистной, возобновившиеся в фазе высокой скорости роста $d_{1,3}$, также растут в высоту на начальных стадиях онтогенеза достоверно (в 1,6 раза) быстрее аналогичных деревьев, возобновившихся в фазе низкой скорости роста $d_{1,3}$.

4. У ели европейской и липы мелколистной ритмы роста $d_{1,3}$ асинхронны ($C_x < 35\%$) (рис. 3), что указывает на наличие в онтогенезе деревьев этих эдикаторов хвойно-широколиственных лесов «миниэпох» доминирования и рецессий в фитоценозах – небольших, неоднократно повторяющихся во времени эпох подъема и спада жизненных сил. Данный ритмичный процесс назван «видовыми миниволнами» [10]. Проявляясь в течение формирования одного поколения биологического вида «видовые миниволны» позволяют доминирующим деревьям совместно произрастающих видов растений избежать полного конкурентного исключения и возобновляться в благоприятное для каждого из них время.

5. Приближение поколения доминирующих деревьев ели европейской к равновероятному распределению по ступеням толщины, которое, по мнению ряда известных исследователей ельников [27, 49], является индикатором существенного распада доминирующего поколения фитоценоза, ритмично. В фазе высокой скорости роста $d_{1,3}$ доминирующих деревьев прирост энтропии распределения, вычисленный по формуле К. Шеннона [66], почти в 2 раза выше, чем в фазе низкой скорости роста $d_{1,3}$ этих деревьев. Таким образом, последовательная смена фаз ско-



рости роста увеличивает время приближения доминирующего поколения фитоценоза к распаду, что в целом соответствует жизненной стратегии деревьев, суть которой состоит в поддержании длительного функционирования взрослых особей (K – стратегия по системе Маклойда – Пианки) [39, 43].

Выявленные особенности хронопроцессов позволяют сделать вывод о наличии ритмов жизненного состояния доминирующих деревьев ели европейской, сопряженных с ритмами роста их вегетативных органов. При этом доминирующим фактором жизненного состояния деревьев является уровень обмена веществ (метаболизм).

Основу метаболизма составляют процессы анаболизма (биосинтез) и катаболизма (расщепление сложных молекул). Несмотря на то, что катаболические и анаболические процессы во многом различаются, они тесно сопряжены друг с другом.

Активный биосинтез обеспечивает быстрый рост растений, более интенсивно создает биологически активные вещества, например живицу, а также большое количество сложных молекул, расщепление которых, в том числе под влиянием стресса, способствует образованию значительного количества бактерицидов, фунгицидов, репеллентов [56, 60]. Следовательно, при низком уровне биосинтеза в фазе замедленного роста расте-

ний образуется меньшее количество биологически активных веществ, выполняющих защитные функции.

Согласно современным представлениям, активность фитогормонов (координаторов и регуляторов физиологических процессов) в значительной степени регулируется эндогенными программами [18, 33, 45, 65]. Данная информация позволяет судить о наличии у растительных организмов стратегий регулирования ритмов метаболизма во времени. Термин «стратегия метаболизма» используется в биохимии. Так, Л. Страйер [53] отмечал, что стратегические цели метаболизма состоят в генерировании носителя свободной энергии в биосистемах (аденозинтрифосфата) и осуществлении биосинтетических реакций. При этом отмечается изменяемость метаболизма при колебаниях активности ключевых ферментов в процессе онтогенеза.

Таким образом, применение термина «стратегия» к жизненному состоянию деревьев корректно. Однако термин «стратегия жизненного состояния» деревьев для целей лесоводства, по нашему мнению, должен обозначать не только стратегию метаболизма, но и сопряженные с ней специфические свойства, например: рост вегетативных и репродуктивных органов, защита от стресс-факторов, консортивные связи, особенности конкурентных отношений с другими растениями.

В результате автором выделены следующие две стратегии жизненного состояния деревьев, сопряженные с фазами биоритма роста их вегетативных органов [10]:

1) В фазе высокой скорости роста $d_{1,3}$ у доминирующих деревьев ели европейской наблюдается особая стратегия жизненного состояния, заключающаяся в активном метаболизме и, как следствие, в повышенной резистентности к корневой губке и стволовым вредителям, повышенной частоте семеношения, более интенсивном росте деревьев в высоту на начальных стадиях онтогенеза, более активной колонизации территории произрастания. Данная стратегия названа А-стратегия (activus).

2) В фазе низкой скорости роста $d_{1,3}$ у доминирующих деревьев ели европейской проявляется другая стратегия жизненного состояния, заключающаяся в пассивном метаболизме. Ее миссия состоит в антиэнтропийной роли (после напряжения следует отдых с целью продления жизни), анабиотическом значении (защита в менее активном физиологическом состоянии от некоторых абиотических факторов). Данная стратегия названа Р-стратегия (passivus).

Данные стратегии не рассматривались ранее в лесоводстве. Их определения не являются исчерпывающими и соответствуют достигнутому уровню знаний. Наиболее известные биологической науке стратегии отражают возможности выживания видов растений (а также животных) при разных затратах энергии на репродукцию, адаптацию видов растений к условиям произрастания, роль видов растений по формированию фитоценозов [39, 43, 50].

Анализ полученной информации о формировании во времени лесных биосистем позволил установить, что многие лесоводственные воздействия на древостой ели европейской достигают целей классического лесоводства только во время проявления А-стратегии жизненного состояния доминирующих деревьев. В это время наблюдается их высокая устойчивость к стресс-факторам лесоводственных воздействий и позитивная отзывчивость на изменения, вносимые в биогеоценоз, фитоценоз и биосистемы этими воздействиями.

Во время Р-стратегии жизненного состояния доминирующих деревьев многие лесоводственные мероприятия не достигают поставленных целей. В фазе низкой скорости роста у доминирующих деревьев ели европейской образовывается недостаточное количество биологически активных веществ, например живицы, играющих защитную роль против фитопатогенов, ксилофагов и филофагов. Таким образом, лесоводственные воздействия во время проявления Р-стратегии жизненного состояния, открывают более «широкие ворота» для болезней и насекомых.

Результатом научного поиска явилась хронобиологическая концепция лесоводства, формула

которой заключается в том, что лесоводственные воздействия на лесные биосистемы могут достигать целей классического лесоводства только при учете изменчивости жизненного состояния этих биосистем во времени.

Миссия данной концепции состоит в следующей системе взглядов:

а) естественное формирование лесных биосистем имеет хронобиологические особенности;

б) изменчивость жизненного состояния лесных биосистем обуславливает различные их реакции на лесоводственные воздействия – различные устойчивость к стресс-факторам лесоводственных воздействий, отзывчивость на изменения, вносимые в биогеоценоз этими воздействиями;

в) лесоводственные воздействия на лесные биогеоценозы следует осуществлять в то время, когда наблюдается высокая их устойчивость к стресс-факторам лесоводственных воздействий и их позитивная отзывчивость на изменения, вносимые в биогеоценоз этими воздействиями.

Для внедрения хронобиологической концепции лесоводства в практику лесного хозяйства сформулирован хронобиологический принцип.

Его суть заключается в соблюдении адекватности между временем осуществления лесоводственных воздействий и временем проявления благоприятной к такому воздействию стратегии жизненного состояния деревьев и их совокупности. Данный принцип назван «принципом адекватности в лесоводстве».

Принцип адекватности в лесоводстве не изменяет коренным образом организационно-технические элементы лесоводственных воздействий, разработанных в классическом лесоводстве, а лишь корректирует время осуществления данных воздействий с учетом жизненного состояния лесных биосистем. Пример корректировки программы рубок ухода, приведенной в Наставлении по рубкам ухода 1994 г., представлен в табл. 2.

Наличие «видовых миниволн», сопряженных с ритмами жизненных стратегий доминирующих деревьев в процессе онтогенеза, требует дифференцированного подхода к выбору главных пород при организации мероприятий по их естественному возобновлению.

Содействие возобновлению основных пород-эдификаторов фитоценозов целесообразно осуществлять в благоприятную для них «миниэпо-

Таблица 2. Программа формирования рубками ухода еловых насаждений многоцелевого назначения в группе типов леса «Ельники сложные». Лесохозяйственный округ хвойно-широколиственных лесов

| Возраст древостоя; возраст проведения рубки ухода | Высота, м | Сумма площадей сечений, м ² /га | | Количество деревьев, шт./га | |
|--|-----------|--|-------------|-----------------------------|-------------|
| | | оптимальная | минимальная | оптимальное | минимальное |
| (10) | 3,0 | – | – | 5500 | 3600 |
| 15 | 4,9 | – | – | 4000 | 2640 |
| (20) | 6,8 | 16,3 | 14,0 | 2800 | 1920 |
| 25 | 9,0 | 20,0 | 17,2 | 2020 | 1440 |
| 30 | 11,2 | 23,6 | 20,5 | 1550 | 1160 |
| 35 | 13,4 | 36,8 | 23,0 | 1300 | 1000 |
| 40 | 15,7 | 29,9 | 26,0 | 1150 | 880 |
| 45 | 17,7 | 32,3 | 28,1 | 1000 | 800 |
| 50 | 19,8 | 34,7 | 30,2 | 860 | 710 |
| 55 | 21,6 | 37,0 | 32,0 | 750 | 620 |
| 60 | 23,4 | 39,0 | 34,0 | 650 | 550 |

Примечание. Рубки ухода в генеративных древостоях ели европейской проводятся во время проявления А-стратегии жизненного состояния доминирующих деревьев (высокая скорость роста $d_{1,3}$, когда $i_{cp} > 1$), при превышении показателей реального насаждения оптимальных программных параметров по сумме площадей сечения на 10% и более.

ху» (во время проявления А-стратегии жизненно-го состояния доминирующих деревьев). Это будет способствовать поддержанию видовой разнообразия лесов, целостности лесообразовательного процесса, а также исключению из практики лесоводственных неудач, связанных с возобновлением видов растений во время проявления их пассивной стратегии жизненного состояния, и, следовательно, избежать неэффективных материальных затрат.

Хронобиологическая концепция лесоводства и принцип ее реализации являются предтечей создания хронобиологической теории лесоводства. Для первого шага в этом направлении необходимо, чтобы хронобиологическая концепция лесоводства была положена в основу нового раздела общего лесоводства. Данному разделу рекомендуется дать название «хронолесоводство».

Миссия хронолесоводства состоит в изучении хронобиологических особенностей лесных растительных биологических систем, в разработке методов их формирования, обеспечивающих соблюдение адекватности между временем осуществления лесоводственных воздействий и временем проявления благоприятной к такому воздействию стратегии жизненного состояния лесных растительных биологических систем в различных природных условиях. Безусловно, в сферу интересов хронолесоводства при необходимости должны быть включены другие биокомпоненты лесного биогеоценоза.

В результате анализа литературы по современному менеджменту и на основе собственного опыта автор данной работы пришел к выводу о том, что хронобиологическая концепция лесоводства и принцип адекватности в лесоводстве могут быть успешно реализованы при комплексном сочетании системного и ситуационного подходов в лесохозяйственном управлении.

Системное управление позволяет рассматривать отдельные деревья, их популяции, а также лесные биогеоценозы как открытые системы разного уровня организации, изменяю-

щиеся в пространстве и времени. С помощью ситуационного подхода можно координировать деятельность человека с конкретными ситуациями, возникающими во времени и пространстве. Данные подходы соответствуют положениям Конвенции о биологическом разнообразии, подписанной Российской Федерацией в 1995 г.

Для реализации данных подходов необходимо осуществлять ряд мероприятий, в том числе:

1. Вести перманентный мониторинг хронопроцессов для достоверной индикации жизненного состояния лесных биосистем.

2. Создать на федеральном уровне экологическую лесную государственную службу, освобожденную от ресурсораспределяющих и ресурсопотребляющих функций. Такой службе целесообразно поручить в границах лесничества, области и Российской Федерации решение следующих задач:

- проведение всех видов мониторинга лесов, в том числе хронопроцессов лесных биосистем;

- осуществление контроля за качественным проведением лесохозяйственных мероприятий.

Перечисленные выше задачи служба лесных экологов должна решать в сотрудничестве с лесоустройством.

Служба лесных экологов не создавалась в отечественном управлении лесами, что подтверждает анализ особенностей исторического развития лесного хозяйства, проведенный на основании изучения многих публикаций и собственных исследований [4, 9, 11, 17, 44].

Расчеты показали, что имеются достоверные положительные экономические предпосылки для внедрения хронобиологической концепции лесоводства в практику лесного хозяйства [10].

Практическая значимость работы заключается в том, что результаты исследований и разработанные рекомендации могут быть использованы лесоводами при решении следующих актуальных проблем формирования ельников сложных в центре Русской равнины:

1. Проектирование и организация проведения во времени лесоводственных разреживаний древостоев генеративной ели европейской.

2. Проектирование и организация проведения во времени сплошных рубок древостоев мелколиственных пород с сохранением подроста ели европейской.

3. Выбор главных пород при проектировании и организации проведения во времени содействия естественному возобновлению эдифи-

каторов хвойно-широколиственных фитоценозов.

Внедрение в лесохозяйственную практику хронобиологической концепции лесоводства – хронолесоводства – позволит снизить антропогенные нагрузки на лесные биосистемы и, как представляется автору, приблизится к соблюдению провозглашенного Г. Ф. Морозовым основного принципа лесоводства – сохранять биологическую устойчивость лесов [41].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агафонов, М. В. Лес и лесное хозяйство в Брянском лесном массиве / М. В. Агафонов // Тр. по лесному опытному делу в России. – 1908. – Вып. XII. – С. 1–107.
2. Анохин, П. К. Избранные труды. Философские аспекты теории функциональных систем / П. К. Анохин. – М. : Наука, 1978.
3. Анучин, Н. П. Лесная таксация / Н. П. Анучин. – М. : Лесн. пром-сть, 1982.
4. Арнольд, Ф. К. История лесоводства в России, Франции и Германии / Ф. К. Арнольд. – СПб. : Издательство А. Маркса, 1895.
5. Артамонов, В. И. Зеленые оракулы / В. И. Артамонов. – М. : Мысль, 1989.
6. Бауэр, Э. С. Теоретическая биология / Э. С. Бауэр. – СПб. : Росток, 2002.
7. Берталанфи, Л. Общая теория систем: критический обзор / Л. Берталанфи // Исследования по общей теории систем. – М. : Прогресс, 1969. – С. 23–92.
8. Битвинкас, Т. Т. Дендроклиматические исследования / Т. Т. Битвинкас. – Л.: Гидрометеиздат, 1974.
9. Битков, Л. М. Лесное хозяйство Калужского края / Л. М. Битков. – Калуга : Золотая аллея, 1998.
10. Битков, Л. М. Основы хронолесоводства: рефераты, статьи, эссе на актуальную тему / Л. М. Битков. – Калуга : Изд-во научной лит-ры Н. Ф. Бочкаревой, 2007.
11. Бобров, Р. В. Об управлении лесами Отечества : исторический обзор / Р. В. Бобров. – М. : ВНИИЦлесресурс, 1990.
12. Бреус, Т. К. Влияние солнечной активности на биологические объекты: автореф. на соиск. уч. ст. д-ра физико-математич. наук / Т. К. Бреус. – М., 2003.
13. Бюннинг, Э. Ритмы физиологических процессов / Э. Бюннинг. – М. : Мир, 1969.
14. Ваганов, Е. А. Рост и структура годичных колец хвойных / Е. А. Ваганов, А. В. Шашкин. – Новосибирск : Наука, 2000.
15. Восточноевропейские леса. История в голоцене и современность : в 2-х кн. / Под ред. О. В. Смирновой. – М. : Наука, 2004.
16. Горшков, В. Г. К вопросу о возможности физической самоорганизации биологических и экологических систем / В. Г. Горшков, А. М. Макарьева // Докл. Академии наук. – 2001. – Т. 378. – № 4. – С. 570–73.
17. Государственное управление лесным хозяйством : учеб. / А. П. Петров, Б. М. Мамаев, В. К. Тепляков, Е. А. Щетинский. – М. : ВНИИЦлесресурс, 1997.
18. Грин, Н. Биология : в 3-х тт. / Н. Грин, У. Стаут, Д. Тейлор. – М. : Мир, 1993.

19. Гроздов, Б. В. Дендрология / Б. В. Гроздов. – М.- Л. : Гослесбумиздат, 1960.
20. Гроздов, Б. В. Типы леса Брянской, Смоленской и Калужской областей / Б. В. Гроздов. – Брянск : БЛХИ, 1950.
21. Демаков, Ю. П. Диагностика устойчивости лесных экосистем : методологические и методические аспекты / Ю. П. Демаков. – Йошкар-Ола, 2000.
22. Детари, Л. Биоритмы: современные представления о периодических изменениях биологических процессов / Л. Детари, В. Карцаги. – М. : Мир, 1984.
23. Загускин, С. Л. Биоритмологическое регулирование / С. Л. Загускин // Хронобиология и хрономедицина. – М. : Триада-Х, 2000. – С. 317–327.
24. Загускин, С. Л. Нелинейные колебания в биосистемах / С. Л. Загускин. – Ростов-на-Дону : НИИ физики, 2007.
25. Зайцев, Г. Н. Методика биометрических расчетов. Математическая статистика в экспериментальной ботанике / Г. Н. Зайцев. – М. : Наука, 1973.
26. Зеленецкая, И. Л. Характеристика еловых и дубовых лесов в юго-восточной части Калужской области / И. Л. Зеленецкая // Третья (юбилейная) краеведческая конференция Калужской области. – Калуга– Обнинск, 1971. – С.104–107.
27. Казимиров Н. И. Ель / Н. И. Казимиров. – М.: Лесн. пром-сть, 1983.
28. Киселева, Е. В. Циклическая изменчивость радиального прироста ели европейской и внутривековая динамика климата / Е. В. Киселева // География и природные ресурсы. – 2001. – № 1. – С. 120–124.
29. Кищенко, Ф. В. Изменчивость и жизнеспособность деревьев в популяциях сосны обыкновенной / Ф. В. Кищенко // Лесная геоботаника и биология древесных растений. – Тула, 1979. – С. 48–52.
30. Комин, Г. Е. Цикл Брюкнера в динамике прироста деревьев / Г. Е. Комин // Лесоведение. – 1974. – № 2. – С. 21–27.
31. Костин С. И. Связь колебаний прироста деревьев с солнечной активностью // Лесное хозяйство. – 1965. – № 4. – С.12 – 14.
32. Костин, С. И. Влияние метеорологических условий на состояние дубрав в европейской части РСФСР / С. И. Костин // О мерах по улучшению состояния дубрав в европейской части РСФСР. – Пушкино : ВНИИЛМ, 1972. – С. 63– 72.
33. Кретович, В. Л. Биохимия растений / В. Л. Кретович. – М. : Высшая школа, 1986.
34. Кузнецов, В. В. Физиология растений / В. В. Кузнецов, Г. А. Дмитриева. – М. : Высшая школа, 2005.
35. Курнаев, С. Ф. Основные типы леса средней части Русской равнины / С. Ф. Курнаев. – М. : Наука, 1968.
36. Ловеллус, Н. В. Дендроиндикация / Н. В. Ловеллус. – СПб. : Петровская академия наук и искусств, 2000.
37. Маслов, А. Д. Усыхание еловых лесов от засух на европейской территории СССР / А. Д. Маслов // Лесоведение. – 1972. – № 6. – С. 77–87.
38. Маслов, А. Д. Новая волна массового размножения короёда типографа в ельниках Восточной Европы / А. Д. Маслов // Лесн. хоз-во. – 2003. – № 1. – С. 30–31.
39. Миркин, Б. М. Современная наука о растительности / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова, А. И. Соломещ. – М. : Логос, 2002.
40. Молчанов, А. А. Лес и окружающая среда / А. А. Молчанов. – М. : Наука, 1968.
41. Морозов, Г. Ф. Избранные труды : в 3-х тт. / Г. Ф. Морозов. – М. : Почвенный институт им. В. В. Докучаева, 1994.

42. Педь, Д. А. О показателе засух и избыточного увлажнения / Д. А. Педь // Тр. ГМЦ СССР. – Вып. 156. – 1975. – С. 19–38.
43. Пианка, Э. Эволюционная экология / Э. Пианка. – М. : Мир, 1981.
44. Писаренко, А. И. Лесное хозяйство: от пользования – к управлению / А. И. Писаренко, В. В. Страхов. – М. : ИД «Юриспруденция», 2004.
45. Полевой, В. В. Физиология растений / В. В. Полевой. – М. : Высшая школа, 1989.
46. Пригожин, И. Порядок из хаоса: Новый диалог человека с природой / И. Пригожин, И. Стенгерс. – М. : Прогресс, 1986.
47. Пригожин, И. Переоткрытие времени / И. Пригожин // Вопросы философии. – 1989. – № 8. – С. 3 – 19.
48. Продуктивность лесов России. Пространственный масштаб оценки продуктивности лесов России / А. З. Швиденко, В. В. Страхов, С. Нильссон // Лесхоз. информ. – Вып. 1–2. – М. – 2000. – С. 7–23.
49. Пугачевский, А. В. Ценопопуляции ели: Структура, динамика, факторы регуляции / А. В. Пугачевский. – Минск : Навука і тэхніка, 1992.
50. Раменский, Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель / Л. Г. Раменский. – М. : Сельхозгиз, 1938.
51. Сафронов, В. Н. Методические ошибки при анализе признаков, подчиняющихся всеобщему периодическому закону / В. Н. Сафронов // Циклы : матер. 5-й Международ. конф. – Т. 2. – Ставрополь : Северо-Кавказский государственный технический университет, 2003.
52. Стахов, А. П. Золотое сечение, священная геометрия и математика гармонии / В. Н. Стахов // Метафизика. Век XXI. – Москва : Бином, 2006. – С. 174–215.
53. Страйер, Л. Биохимия : в 3-х тт. / Л. Страйер. – М. : Мир, 1984.
54. Сукачев В. Н. Методические указания к изучению типов леса / В. Н. Сукачев, С. В. Зонн, Г. П. Мотовилов. – М. : изд - во АН СССР, 1957.
55. Сукачев, В. Н. Избранные труды. Проблемы фитоценологии / В. Н. Сукачев – Л.: Наука, 1975.
56. Тарчевский И. А. Процессы деградации у растений / И. А. Тарчевский // Соровский образовательный журнал. – 1996. – № 6. – С. 13–19.
57. Тузов, В. К. Некоторые методические аспекты организации лесопатологического мониторинга / В. К. Тузов, В. Н. Сафронов // Информ. бюлл. № 1 ; Биологическая защита леса и лесопатологический мониторинг в России. – Пушкино : ВНИИЛМ, 2002.
58. Толстопятенко, А. И. Диссимметрия биологических объектов / А. И. Толстопятенко. – Калуга : ТСХА, 1993.
59. Урманцев, Ю. А. О природе правого и левого (основы диссфакторов) / Ю. А. Урманцев // Принцип симметрии. – М. : Наука, 1978. – С. 180–195.
60. Фуксман, И. Л. Влияние природных и антропогенных факторов на метаболизм веществ вторичного происхождения у древесных растений / И. Л. Фуксман. – Петрозаводск : Карельский научный центр РАН, 2002.
61. Хакен, Г. Синергетика: Иерархии неустойчивости в самоорганизующихся системах и устройствах / Г. Хакен. – М. : Мир, 1985.
62. Харитонович, Ф. Н. Биология и экология древесных пород / Ф. Харитонович. – М. : Лесн. пром-сть, 1968.
63. Чуб, В. В. Рост и развитие растений [электронное издание] / В. В. Чуб. – http://www.herba.msu.ru/russian/departments/physiology/spezkursi/chub/index_7.tml, 2003.

64. Шерстюков, Б. Г. Современное состояние климатических условий Калужской области и их возможные изменения / Б. Г. Шерстюков, О. Н. Булыгина, В. Н. Разуваев. – Обнинск, ВНИИГМИ – МЦД, 2001.

65. Якушкина, Н. И. Физиология растений / Н. И. Якушкина, Е. Ю. Бахтенко. – М. : Владос, 2005.

66. Halberg, F. Rythmes circadiens et rytmes de basses frequences en physiologic humaine / F. Halberg and A. Reinberg // J. Physiologi (France). – 1967. – № 59. – P. 117–200.