

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.

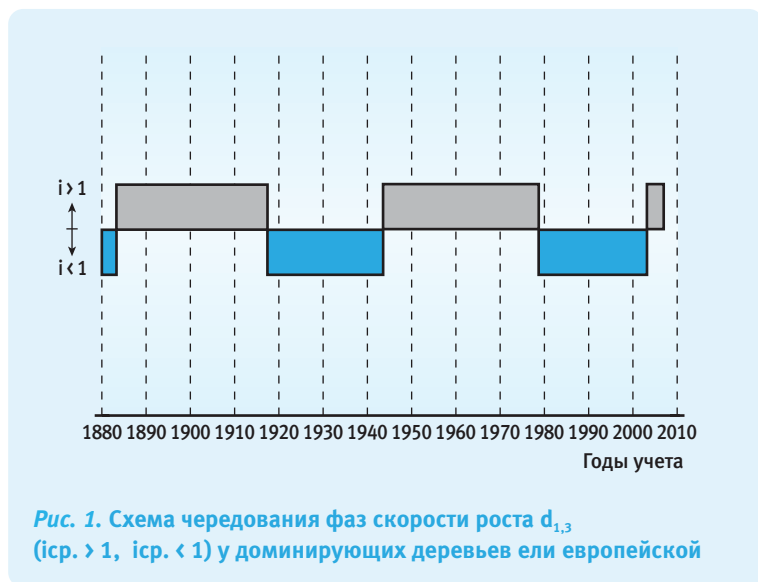
Перечисленные выше особенности позволили применить известный в дендрохронологии метод перекрестного датирования и построить обобщенный хронологический ряд (с 1880 по 2006 гг.) средних индексов прироста по диаметру ($i_{cp.}$) изученной совокупности доминирующих деревьев ели европейской. Точность вычисления $i_{cp.}$ по годам хронологического ряда не превышала 2%. Распределение $i_{cp.}$ 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 $i_{cp.} = 1$, а также с учетом преобладающей доли деревьев ($> 50\%$) с перманентными однотипными аномалиями прироста ($i_{cp.} > 1$ или $i_{cp.} < 1$) 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, $i_{cp.}$
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 $i_{cp.}$ 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,

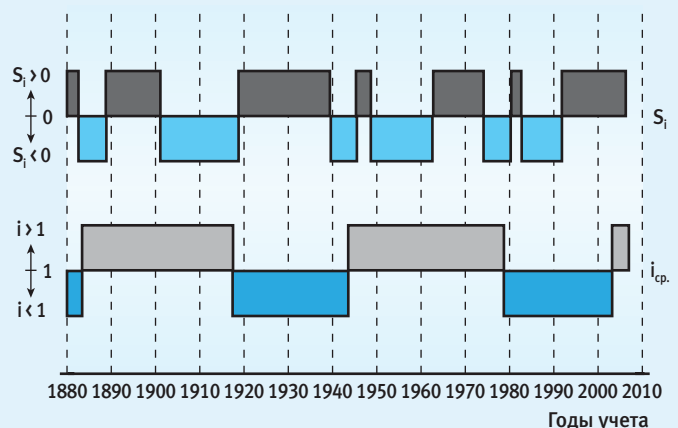


Рис. 2. Схема чередования фаз скорости роста $d_{1,3}$ у доминирующих деревьев ели европейской ($i_{cp.} > 1, i_{cp.} < 1$) и этапов температурно-влажностных атмосферных условий на территории Калужской обл. ($S_i > 0, S_i < 0$).

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 эдификаторов 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-

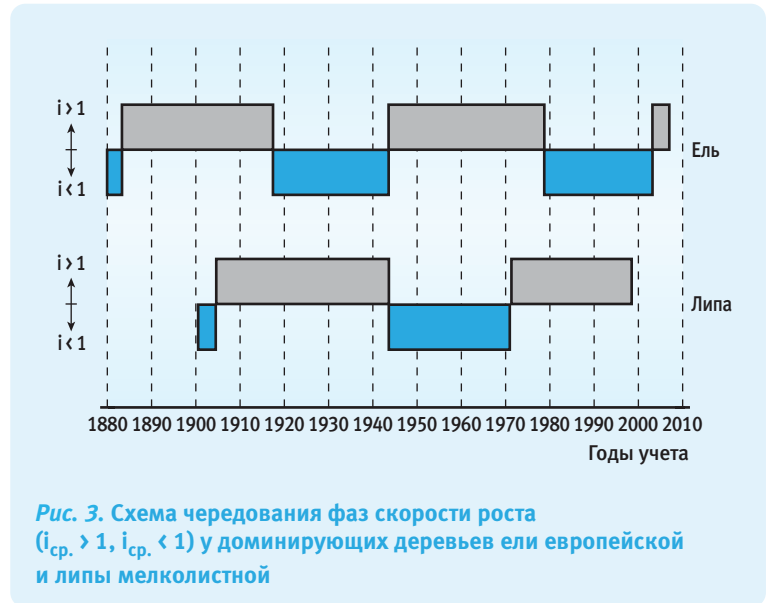


Рис. 3. Схема чередования фаз скорости роста ($i_{cp.} > 1$, $i_{cp.} < 1$) у доминирующих деревьев ели европейской и липы мелколистной

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 видового 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.