

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ БИОМАССЫ КЕДРОВЫХ И ДУБОВЫХ ДРЕВОСТОЕВ ПРИМОРЬЯ В КОНТЕКСТЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ

А. В. Иванов^{1,2}, В. А. Усольцев^{3,4}, И. С. Цепордей⁴, А. С. Касаткин¹

¹Приморская государственная сельскохозяйственная академия
Российская Федерация, 692510 Уссурийск, просп. Блюхера, 44

²Дальневосточный НИИ лесного хозяйства
Российская Федерация, 680020 Хабаровск, ул. Волочаевская, 71

³Уральский государственный лесотехнический университет
Российская Федерация, 620100, Екатеринбург, Сибирский тракт, 37

⁴Ботанический сад УрО РАН
Российская Федерация, 620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202а

Взаимосвязь между биоразнообразием и продуктивностью растительных сообществ является одним из основных направлений в экологических исследованиях. Имеются многочисленные подтверждения положительной связи продуктивности с биоразнообразием, особенно очевидной при взаимодействии двух комплементарных видов в локальных условиях, когда их смешение обуславливает продуктивность, большую по отношению к продуктивности чистых древостоев в тех же местообитаниях. Когда исследуется связь между продуктивностью и биоразнообразием на региональном и глобальном уровнях при взаимодействии десятков и сотен видов, названная положительная связь становится очевидной лишь на массовом эмпирическом материале. Поскольку известно, что хвойные и лиственные виды приспособлены к специфичным лесорастительным условиям и могут занимать разные экологические ниши, в настоящем исследовании предпринята попытка сравнительного анализа биомассы кедровых (*Pinus koraiensis* S. ex Z.) и дубовых (*Quercus mongolica* F. ex L.) естественных насаждений Приморья в контексте биоразнообразия. Леса Приморья характеризуются сложным породным составом, только в основном пологе может насчитываться до 15 и более пород, что осложняет определение из биологической продуктивности. Объектом исследования послужили кедровые и дубовые насаждения, заложенные соответственно на 12 и 14 пробных площадях в возрастном диапазоне от 35 до 200 лет. Сделан вывод об отсутствии значимого вклада доли основной породы в объяснение изменчивости биомассы ассимиляционного аппарата кедровых и дубовых насаждений, а также об отсутствии влияния обилия пород (количества пород в составе) на соотношение надземной биомассы кедровых и дубовых насаждений, что может быть объяснено недостаточным объемом фактического материала. Сравнение биомассы кедровников и дубняков в возрастной динамике показало, что в дубняках по отношению к кедровникам масса стволов больше на 17, масса ветвей на 53, надземная на 20 %, а масса ассимиляционного аппарата, напротив, меньше на 33 %. Таким образом, дубняки при меньшей массе ассимилирующих органов имеют большую массу ствола и ветвей. По-видимому, это происходит вследствие более высокой эффективности работы ассимиляционного аппарата дубняков. Полученные результаты могут быть полезны при оценке углерод депонирующей способности хвойно-широколиственных лесов Приморья.

Ключевые слова: *Pinus koraiensis* S. ex Z., *Quercus mongolica* F. ex L., биомасса насаждений, обилие пород, сравнительный анализ, регрессионные модели.

Conifers of the boreal area. 2023, Vol. XLI, No. 1, P. 38–45

COMPARATIVE ANALYSIS OF *PINUS KORAIENSIS* S. EX Z. AND *QUERCUS MONGOLICA* F. EX L. STAND BIOMASS ON PRIMORYE IN THE CONTEXT OF BIODIVERSITY

A. V. Ivanov^{1,2}, V. A. Usoltsev^{3,4}, I. S. Tsepordey⁴, A. C. Kasatkin¹

¹Primorskaya State Academy of Agriculture,
44, Blyukhera av., Ussuriysk, 692510, Russian Federation

²Far East Forestry Research Institute
71, Volochaevskaya st., Khabarovsk, 680020, Russian Federation

³Ural State Forest Engineering University
37, Siberian tract, Yekaterinburg, 620100, Russian Federation

⁴Botanical Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
202a, 8 Marta st., Yekaterinburg, 620144, Russian Federation

The relationship between biodiversity and the productivity of plant communities is one of the main directions in environmental research. There are numerous confirmations of a positive relationship between productivity and

biodiversity, especially evident in the interaction of two complementary species in local conditions, when their mixing causes productivity greater in relation to the productivity of pure stands in the same habitats. When the relationship between productivity and biodiversity is investigated at the regional and global levels with the interaction of tens and hundreds of species, this positive relationship becomes apparent only on huge empirical material. Since it is known that coniferous and deciduous species are adapted to specific forest growing conditions and can occupy different ecological niches, our study attempts to compare the biomass of *Pinus koraiensis* S. ex Z. and *Quercus mongolica* F. ex L. natural forests of Primorye in the context of biodiversity. The forests of Primorye are characterized by a complex species composition, when only in the main canopy there can be up to 15 or more species, which complicates the determination of their biological productivity. The object of the study was *Pinus koraiensis* and *Quercus mongolica* natural stands, growing respectively on 12 and 14 sample plots in the age range from 35 to 200 years. It is concluded that there is no significant contribution of the share of the main species to explain the variability of the biomass of the assimilation apparatus of these species, as well as the absence of the influence of the species abundance (the number of species in the canopy composition) on the ratio of aboveground biomass of two species, which can be explained by insufficient volume of empirical material. A comparison of the biomass of two species in age dynamics showed that in *Quercus mongolica* forests, in relation to *Pinus koraiensis* forests, the biomass of stems is by 17, of branches is by 53, aboveground is by 20% more, and the mass of the assimilation apparatus, on the contrary, is by 33% less. Thus, *Quercus mongolica* stands with a smaller mass of assimilating organs have a larger mass of stems and branches. Apparently, this is due to the higher efficiency of the assimilation apparatus of *Quercus mongolica*. The results obtained can be useful in assessing the carbon-depositing capacity of coniferous-deciduous forests of Primorye.

Keywords: *Pinus koraiensis* S. ex Z., *Quercus mongolica* F. ex L., plant biomass, species abundance, comparative analysis, regression models.

ВВЕДЕНИЕ

В последние десятилетия взаимосвязь между биоразнообразием и продуктивностью растительных сообществ стала одним из основных направлений в экологических исследованиях. Лес является основным хранилищем наземного биоразнообразия, но обезлесение, изменение климата и другие факторы способствуют его снижению [19]. Поэтому лесопользование, при котором монокультуры преобразуются в смешанные насаждения, часто оказывает существенное положительное влияние на их продуктивность и устойчивость к внешним факторам [14]. Имеются многочисленные доказательства положительной связи продуктивности с биоразнообразием [12; 13; 18; 19; 21]. Во многих случаях названная связь имеет асимптотическую форму (рис. 1), обусловленную тем, что виды на более высоких уровнях разнообразия оказываются «лишними» в функционировании сообщества [8; 9; 22].

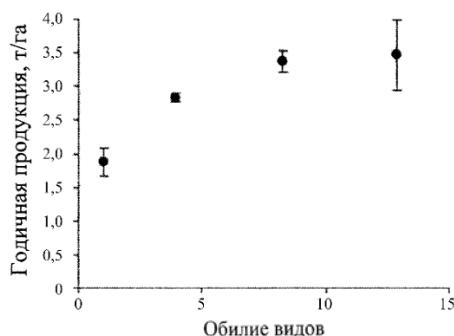


Рис. 1. Соотношение между обилием видов (количеством видов в пологе древостоя) и годичной продукцией в лесах США [12]

Исследование надземной биомассы древостоев при разном соотношении в составе сосны и березы в Белоруссии, например, показало, что по мере перехода состава от 10С к 1С9Б биомасса сосны снижается с 4,8 до 0,6 т/га, а биомасса березы в диапазоне от 9С1Б до 10Б, напротив, возрастает с 0,4 до 2,3 т/га,

при этом максимальная совокупная биомасса достигает 6,4 т/га при составе 7С3Б [7]. В Португалии в чистых древостоях сосны (*Pinus pinaster* Aiton) и пиренейского дуба (*Quercus pyrenaica* Willd.) надземная биомасса составляет соответственно 83,4 и 61,4 т/га, тогда как в смешанных сосново-дубовых насаждениях продуктивность существенно выше – 110,5 т/га. При этом регрессионный анализ показал, что во всех древостоях имеется тесная взаимосвязь между надземной биомассой и площадью сечений древостоев [20].

Однако в некоторых исследованиях не наблюдалось существенной взаимосвязи названных показателей, в то время как в других установлено, что увеличение видового разнообразия приводит к снижению продуктивности [16]. Эта противоречивость результатов во многом связана с наличием комплементарности (взаимодополняемости) видов в одних случаях и их конкурентных взаимоотношений – в других [17]. Приведенные примеры связаны с взаимодействием двух комплементарных видов в локальных условиях, когда их смешение обуславливает продуктивность, большую по отношению к продуктивности чистых древостоев в тех же местообитаниях.

Более сложные ситуации возникают при анализе связи продуктивности с биоразнообразием на региональных и глобальных уровнях, при множестве вариантов соотношений видов в разных возрастных стадиях и разных лесорастительных условиях. Например, в 11 штатах США названная зависимость выведена по материалам от 5 до 10 видов на 25 тыс. пробных площадей [12], на северо-востоке Северной Америки – по совокупности 59 видов на 12 тыс. пробных площадей [21], в бореальных лесах Аляски получена положительная связь продуктивности с биоразнообразием по совокупности 283 видов на 440 пробных площадях [18], а на глобальном уровне – по совокупности 8737 видов соответственно на 777 тыс. пробных площадей [19].

Хвойно-широколиственные леса Южного Приморья характеризуются большим разнообразием породного состава. Сложные по составу насаждения имеют

естественное происхождение и, несмотря на интенсивную эксплуатацию в 2000–2009 гг., имеют относительную полноту преимущественно 0,6–0,8. В возрастной структуре преобладают древостои возрастом от 80 до 160 лет. По преобладающей породе большая доля лесов представлена кедровниками (*Pinus koraiensis* S. ex Z.) и дубняками (*Quercus mongolica* F. ex L.) с разным участием других пород [3].

Известно, что масса ассимиляционного аппарата темнохвойных превышает таковую у мелколиственных [25]. Хвойные и лиственные породы приспособлены к специфичным лесорастительным условиям и могут занимать разные экологические ниши. Один и тот же тип лесорастительных условий может быть для хвойных более подходящим, чем для лиственных, и наоборот [15]. Хвойные породы бывают более приспособлены к суровым местообитаниям, имеющим замедленный круговорот веществ, что позволяет им ограничивать количество поступающих в хвою ассимилятов. Лиственные породы часто более приспособлены к условиям мягкого климата, обеспечивающего ускоренный круговорот элементов питания, который необходим лиственным для удовлетворения повышенных затрат на ежегодную замену листьев [22]. В этой связи представляет интерес сравнительный анализ биологической продуктивности кедровых и дубовых насаждений Приморья в контексте биоразнообразия.

Целью настоящего исследования было:

- установить, влияет ли доля основной породы в составе древостоя на соотношение биомасс ассимиляционного аппарата кедровых и дубовых насаждений;
- установить, влияет ли породный состав кедровых и дубовых насаждений на соотношение их надземной биомассы;
- разработать модели и таблицы, предназначенные для оценки биомассы кедровых и дубовых насаждений, и выполнить их сравнительный анализ;
- оценить вклады независимых переменных разработанных моделей в объяснение изменчивости биомассы кедровых и дубовых насаждений.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом исследования послужили сложные кедровые и дубовые насаждения на юге Дальнего Востока. Определение фитомассы лесных насаждений здесь осложняется многообразием пород лесобразователей (табл. 1). Только в первом ярусе может насчитываться до 15 и более пород [2].

Определение биомассы выполнено на временных пробных площадях, где взято по 7 модельных деревьев каждой породы. Методика работы на пробных площадях и обработки модельных деревьев, а также фактические данные их биомассы опубликованы ранее [4–6]. По каждой породе рассчитаны аллометрические модели вида

$$\ln Pi = a_0 + a_1 \ln D, \quad (1)$$

где Pi – биомасса i -й фракции в абсолютно сухом состоянии, кг (ствола, ветвей, хвои (листья) и надземной, соответственно Ps , Pb , Pf и Pa); D – диаметр ствола на высоте груди, см. Результаты расчета моделей (1) опубликованы ранее [3]. Далее были исполь-

зованы данные перерасчетов деревьев на пробных площадях по ступеням толщины и породному составу. Путем табулирования моделей (1) по ступеням толщины каждой породы на пробной площади и умножения на число деревьев в них получены оценки биомассы на 1 га, показанные в табл. 1.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На начальном этапе анализа данных табл. 1 проведен подбор оптимальной структуры модели, описывающей зависимость всех фракций надземной биомассы от массообразующих (таксационных) показателей древостоев. Породная принадлежность древостоев обозначена в модели бинарной переменной X [1]. Оказалось, что статистически значимыми в модели являются лишь возраст и запас древостоя. Очевидно, влияние остальных таксационных показателей на изменчивость биомассы опосредуется таким интегральным показателем, как запас. Модель имеет общий вид

$$\ln Pi = a_0 + a_1 \ln A + a_2 \ln M + a_3 X, \quad (2)$$

где Pi – биомасса i -й фракции в абсолютно сухом состоянии, т/га (ствола, ветвей, хвои (листья) и надземной, соответственно Ps , Pb , Pf и Pa); $X = 0$ для кедровников и $X = 1$ для дубняков.

Чтобы установить, влияет ли доля основной породы в составе древостоя на соотношение биомасс ассимиляционного аппарата кедровых и дубовых насаждений, в модель (2) была введена дополнительная независимая переменная, обозначающая долю основной породы в составе древостоя ($Comp$). Эта доля варьирует в кедровниках от 1 до 5 единиц и в дубняках от 2 до 10 единиц (табл. 1). Оказалось, что как переменная ($Comp$), так и синергизм $[(Comp) \times X]$, характеризующий совместное влияние породной принадлежности исходных данных и доли основной породы в составе, были статистически не значимыми ($t = 0,5 - 1,1 < t_{05} = 1,96$). В итоге сделан вывод об отсутствии вклада доли основной породы в объяснение изменчивости биомассы ассимиляционного аппарата кедровых и дубовых насаждений.

Чтобы установить, влияет ли породный состав кедровых и дубовых насаждений на соотношение их надземной биомассы, в модель (2) введена дополнительная независимая переменная n , обозначающая количество пород в составе древостоев. Поскольку зависимость продуктивности от числа пород в составе характеризуется асимптотической кривой (рис. 1), переменная, обозначающая число пород в составе, введена в модель (2) в виде $(1/n)$. В первом варианте учитывали только число основных пород в пологе, которое в кедровниках варьирует от 3 до 5 и в дубняках от 1 до 6 пород. Во втором варианте учитывали общее количество пород, включая те, доля которых в составе меньше единицы (табл. 1), но их вклад в биомассу составляет доли процента. Оказалось, что в обоих случаях переменная $(1/n)$ была статистически не значимой для всех фракций биомассы ($t = 0,1 - 1,3 < t_{05} = 1,96$). В итоге сделан вывод об отсутствии влияния количества пород в составе на соотношение надземной биомассы кедровых и дубовых насаждений.

Таблица 1
Результаты расчета таксационных показателей и надземной биомассы кедровых и дубовых насаждений

№	ПП	Состав	A , лет	D , см	H , м	N , шт./га	G , м ² /га	M , м ³ /га	Ps , т/га	Pb , т/га	Pf , т/га	Pa , т/га
Кедровые насаждения												
1	Ст1	4К2ЛП1П1КЛ1БЖ+Г, Ил, Бх, Яс, Тр, Чм	110	400	24,2	544	26,8	273,0	168,5	48,6	7,0	222,2
2	Ст2	6П2Д1К1ЛП+Бж, Г, Кл, Кп, Я, Бх, Тр	90	42,7	26,2	484	42,4	506,3	245,1	111,4	16,7	376,6
3	Ст3	6П2К1Бж1КЛ+Лп+Г+Я+Бб	102	43,5	26,7	436	37,1	466,5	208,4	67,8	15,5	287,0
4	Ср1	3К2П2Ил2Кл1Гр+Лп, Тр, Бж, Маа, Ор	94	31,1	21,2	448	41,3	418,4	252,3	57,5	11,0	326,2
5	Ср2	3П2К2ЛП1Бж1Кл1Г+Я, Ил, Тр, Чр, Мел, Ор	110	37,8	22,3	504	29,1	283,2	163,8	48,4	8,5	224,5
6	Ср3	3П2К2Бж1Лп1Кл1Г+Ор, Д, Ил, Кол, Ма, Я, Бх, Тр	80	24,2	19,0	752	32,0	311,8	174,0	51,1	8,2	236,4
7	Кас4	2К2КЛ5ЛП1ПЦ+БЖ, Ия, Я, Ор, Бх	160	23,4	18,0	572	30,7	246,9	192,3	45,1	5,8	239,6
8	Кас10	4К2ЕА1П1БЖ2ЛПА+Кл, Г	185	47,3	22,3	866	45,5	354,4	239,1	60,2	12,4	308,7
9	К50	4К5Ос1Бб+Кл, Д, П, Иг	50	18,8	16,3	1096	37,5	353,1	185,7	32,2	8,7	229,2
10	К80	5К1П1Д1Лип1Кл1Ор+Иг, Я, Г	80	27,0	20,6	752	37,9	342,6	186,7	57,9	11,8	256,9
11	К130	5К2Д1Лип1К1Ос+П, Иш, Г	130	22,9	17,9	944	43,4	360,1	237,0	96,9	11,3	345,9
12	К200	5К3П1Лип1Кл+Бб, Д, Я	200	62,8	30,9	856	61,5	642,5	334,4	82,6	23,8	442,4
Дубовые насаждения												
1	32	9Д2Бч	60	17,3	13,8	632	16,0	125,0	97,4	18,2	1,8	120,7
2	33	5Д5Ос+Бч	60	20,8	15,3	912	33,0	328,8	199,5	43,9	4,1	249,1
3	37	10Д	100	24,3	16,6	496	28,1	242,5	193,8	106,7	5,8	299,5
4	312	8Д1Ос1Бб+Кл, Ия, Я, Лп	70	20,9	15,4	824	26,5	223,6	167,8	51,7	4,1	221,1
5	313	3Ор2Д2Лп1Бб1Ос1Кл+Я, Ия, Бх, Пц	40	11,6	10,6	1696	20,6	148,0	99,8	14,1	3,0	118,9
6	2020-2	10Д+Ос+Бч, К	80	14,1	12,8	968	17,4	128,2	104,6	16,0	1,8	125,6
7	2020-3	9Д1К+Бч, Ос	90	16,1	14,8	1408	25,7	182,4	147,7	24,1	3,6	180,7
8	2020-4	10Д+Бч	90	16,3	15,0	1168	26,3	200,4	159,7	26,4	2,9	195,0
9	Д35	4Д3Лип1Ор+К, ББ, Кл, Бхс, Бч, Я, Пц, Ил, Ос	35	12,0	14,6	1876	16,8	173,8	95,3	13,4	2,8	113,3
10	Д45	10 Д+Лип, ББ, Кл, Ия	45	22,7	20,0	1004	27,4	291,4	185,6	53,2	4,5	245,4
11	Д90	7Д1БЧ1ББ1Ос+Ия, Кл, Лип, К, Олх, Маа	90	21,1	18,1	532	21,6	231,0	138,9	38,6	3,2	181,0
12	Д140	6Д3Лип1Кл+Пц, Бч, ед Ия, Маа, Кп	140	24,8	14,7	544	23,1	230,4	202,1	88,5	5,2	294,8
13	Кас8	7Д1Бч2Ос+Бб, Кл, Я, Пц, Лп, Ия	95	21,5	14,9	864	38,3	279,1	208,1	56,2	4,6	267,9
14	Кас2	4Д4Лп1Яс1Пц+Кл, Ия, Бб, Бх, Ол, Ос	110	34,6	21,7	530	34,1	334,8	230,5	101,3	6,9	332,5

Обозначения: A – средний возраст; D – средний диаметр; H – средняя высота; N – густота древостоя; G – сумма площадей сечений; M – запас древостоя; Ps , Pb , Pf и Pa – соответственно фитомасса стволов, ветвей, хвой (листвы) и надземная; К – кедр корейский; Д – дуб монгольский; П – пихта цельнолистная; Я – ясень маньчжурский; Лип – липы амурская и маньчжурская; Кл – клен мелколистный; Клз – клен ложнозибольдов; Бж – береза ребристая; Ия – ильм японский; Маа – маакия амурская; Г – граб сердцелистный; Ос – осина; Бб – береза плосколистная; Чм – черемуха Мака; Е – ель аянская; Бх – бархат амурский; Кп – калопанакс семилопастный; Ол – ольха волосистая; Ор – орех маньчжурский; Бч – береза даурская; Клм – клен моно.

Таким образом, биомасса кедровников и дубняков Приморья определяется только независимыми переменными, включенными в структуру модели (2). При расчете модели применена поправка ее свободного члена на логарифмическое преобразование [11]. Характеристика модели (2) для фракций надземной биомассы приведена в табл. 2.

Программа Statgraphics-19 [24] дает возможность оценить вклад независимых переменных в объяснение изменчивости зависимых переменных моделей (2). Мы видим в табл. 3, что средние значения вкладов таксационных показателей древостоев, а именно, возраста и запаса, в объяснение изменчивости фракций биомассы составляют соответственно 24 и 55 %. В целом, таксационные показатели имеют вклад 79 %, а остальные 21 % приходятся на принадлежность исходных данных к кедровникам или дубнякам.

Таблица 2
Результаты расчета моделей (1)

Зависимая переменная	Регрессионные коэффициенты модели (1)				$adjR^2$	SE
	a_0	a_1	a_2	a_3		
$\ln P_s$	-0,0361	0,2574	0,7092	0,1574	0,919	0,09
$\ln P_b$	-5,9259	0,6012	1,2294	0,4465	0,712	0,33
$\ln P_f$	-4,9943	0,1552*	1,1297	-0,4133	0,936	0,17
$\ln P_a$	-0,5761	0,3098	0,8099	0,1985	0,899	0,12

Примечание: $adjR^2$ – коэффициент детерминации, скорректированный на число переменных; SE – стандартная ошибка уравнения. Регрессионные коэффициенты в (2) достоверны на уровнях $p < 0,01$ и $p < 0,001$. Звездочкой помечена переменная, значимая на уровне $p < 0,10$ ($t = 1,70 > t_{10} = 1,64$). Соотношение фактических и расчетных по модели (2) значений биомассы древостоев, показанное на рис. 2, свидетельствует о высокой степени адекватности моделей и об отсутствии корреляции остатков.

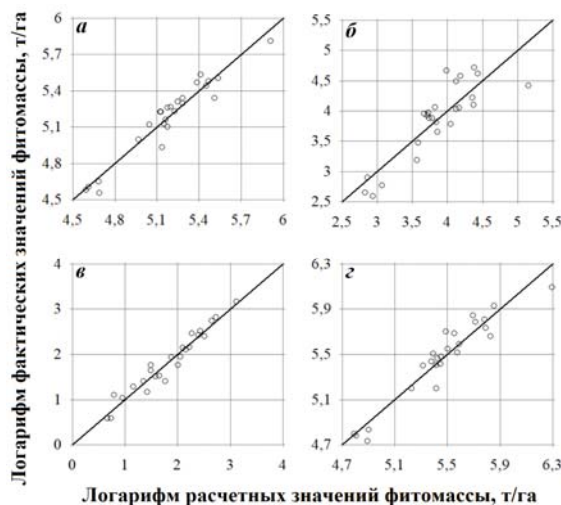


Рис. 2. Соотношение фактических и расчетных значений по модели (2):
a, б, в, г – соответственно P_s , P_b , P_f , P_a

Таблица 3
Вклад независимых переменных модели (2) в объяснение изменчивости зависимых переменных, %

Зависимая переменная	Независимые переменные модели (2)			
	$\ln A$ (I)	$\ln M$ (II)	I+II	X (III)
$\ln P_s$	27	57	84	16
$\ln P_b$	31	47	78	22
$\ln P_f$	11	61	72	28
$\ln P_a$	28	55	83	17
$M \pm \sigma^{(*)}$	$24,3 \pm 9,0$	$55,0 \pm 5,9$	$79,3 \pm 5,5$	$20,7 \pm 5,5$

(*) $M \pm \sigma$ – среднее значение \pm стандартное отклонение.

На основе моделей (2) можно проследить различие кедровников и дубняков по биомассе в их возрастной динамике. Для этого рассчитано вспомогательная зависимость запаса от возраста древостоев:

$$\ln M = 5,0941 + 0,1827 \ln A - 0,4653 X; \\ adjR^2 = 0,439; SE = 0,30, \quad (3)$$

согласно которой при одном и том же возрасте запас дубняков существенно (на уровне $p < 0,001$) ниже, чем кедровников, и разница составляет 37 %. Зависимости (3) и (2) представляют систему связанных уравнений [10], зависимая переменная первого из которых входит во второе в качестве одной из независимых переменных. Задавая значения возраста, последовательно табулируем зависимости (3) и (2) и получаем таблицу возрастной динамики биомассы кедровых и дубовых насаждений (табл. 4).

Таблица 4
Возрастная динамика кедровых и дубовых насаждений Приморья

А, лет	Запас, м ³ /га		Биомасса, т/га							
	кедровников	дубняков	кедровников				дубняков			
			<i>Ps</i>	<i>Pb</i>	<i>Pf</i>	<i>Pa</i>	<i>Ps</i>	<i>Pb</i>	<i>Pf</i>	<i>Pa</i>
40	319,9	200,9	149,0	29,5	8,1	188,3	174,4	46,0	5,4	229,7
80	363,1	228,0	194,9	52,2	10,4	258,7	228,1	81,6	6,9	315,5
120	391,0	245,5	228,0	73,0	12,1	311,4	266,8	114,1	8,0	379,8
160	412,1	258,8	254,8	92,6	13,4	355,3	298,3	144,7	8,9	433,3
200	429,3	269,6	277,8	111,3	14,5	393,5	325,2	173,9	9,6	479,9

Согласно табл. 4, на всем возрастном диапазоне происходит монотонное увеличение всех фракций надземной биомассы как в кедровниках, так и в дубняках. При этом в дубняках по отношению к кедровникам масса стволов больше на 17, масса ветвей на 53, надземная на 20 %, а масса ассимиляционного аппарата, напротив, меньше на 33 %. Таким образом, дубняки при меньшей массе ассимилирующих органов имеют большую массу ствола и ветвей. По-видимому, это происходит вследствие более высокой эффективности работы ассимиляционного аппарата дубняков, притом, что условия произрастания дубовых насаждений хуже, чем кедровых: средняя высота первых при одном и том же возрасте на 24 % ниже, чем вторых (различие значимо на уровне $p < 0,001$). Если масса стволов в дубняках на 17 % больше, чем в кедровниках, то запас, напротив, меньше на 37 %, по-видимому, за счет большей плотности древесины у дуба по сравнению с кедром.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, по материалам 12 и 14 пробных площадей, заложенных соответственно в кедровниках и дубняках, сделан вывод об отсутствии значимого вклада доли основной породы в объяснение изменчивости биомассы ассимиляционного аппарата кедровых и дубовых насаждений, а также об отсутствии влияния обилия пород (количества пород в составе) на соотношение надземной биомассы кедровых и дубовых насаждений.

Поскольку для установления статистически значимой асимптотической положительной связи продуктивности с обилием видов от 10 до 283 на региональных уровнях нашим предшественникам потребовалось от 440 до 25 тыс. пробных площадей, а для установления той же связи на глобальном уровне при количестве 8737 видов потребовалось 777 тыс. пробных площадей, то отсутствие аналогичной связи в кедровниках и дубняках может быть объяснено недостаточным объемом фактического материала (при наличии 26 пробных площадей в нашем исследовании слишком мала доля влияния обилия на биомассу в общем шуме остаточной дисперсии).

Модели биомассы (т/га), включающие в качестве независимых переменных возраст, запас и породную принадлежность данных в виде бинарной переменной, объясняют от 71 до 94 % общей изменчивости разных фракций биомассы. При этом вклады возраста и запаса в объяснение изменчивости биомассы составили соответственно 24 и 55 %, а остальные 21 %

приходятся на принадлежность исходных данных к кедровникам или дубнякам.

Сравнение биомассы кедровников и дубняков в возрастной динамике показало, что в дубняках по отношению к кедровникам масса стволов больше на 17, масса ветвей на 53, надземная на 20 %, а масса ассимиляционного аппарата, напротив, меньше на 33 %. Таким образом, дубняки при меньшей массе ассимилирующих органов имеют большую массу ствола и ветвей. По-видимому, это происходит вследствие более высокой эффективности работы ассимиляционного аппарата дубняков.

Полученные результаты могут быть полезны при оценке углерод депонирующей способности хвойно-широколиственных лесов Приморья.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЕ ССЫЛКИ

1. Дрейпер Н., Смит Г. Прикладной регрессионный анализ. М. : Статистика, 1973. 392 с.
2. Иванов А.В., Варенцов В.Е., Приходько О.Ю., Посохова Л.А. Представители рода *Carabus* как индикаторы биологического разнообразия хвойно-широколиственных лесов // Вестник ИРГСАХ. 2015. № 69. С. 58–65.
3. Иванов А.В., Касаткин А.С., Мудрак В.П., Замолодчиков Д.Г. Надземная фитомасса древостоев хвойно-широколиственных лесов Южного Приморья // Лесоведение. 2018. № 6. С. 454–463.
4. Касаткин А.С., Жанабаева А.С., Акимов Р.Ю. и др. Надземная фитомасса и квалитетрия некоторых древесных пород южного Сихотэ-Алиня // Эко-потенциал. 2015а. № 1 (9). С. 41–50. URL: <https://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/4052/1/Kasatkin.pdf>.
5. Касаткин А.С., Жанабаева А.С., Пауков Д.В. и др. Надземная фитомасса деревьев в лесах Южного Сихотэ-Алиня. Сообщение 2 // Эко-потенциал. 2015б. № 4 (12). С. 28–31. URL: <https://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/5226/1/Kasatkin.pdf>.
6. Касаткин А.С., Жанабаева А.С., Иванов А.В. и др. Надземная фитомасса деревьев в лесах Южного Сихотэ-Алиня. Сообщение 3 // Эко-потенциал. 2016. № 1 (13). С. 32–36. URL: <https://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/5516/1/Kasatkin.pdf>.
7. Рахтеенко И.Н., Мартинович Б.С., Крот Л.А., Кабашникова Г.И. Взаимоотношения древесных пород в чистых и смешанных насаждениях // Эколого-физиологические основы взаимодействия растений в фитоценозах / ред. Н.Д. Нестерович. Минск : Наука и техника, 1976. С. 23–94.

8. Усольцев В.А. Биоразнообразие в экосистемах: краткий обзор проблемы // *Эко-потенциал*. 2019а. № 1 (25). С. 9–47. URL: <http://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/8123/1/eko-19-01.pdf>.

9. Усольцев В.А. Биоразнообразие и биопродуктивность лесов в контексте климатогенной биогеографии // *Эко-потенциал*. 2019б. № 1 (25). С. 48–115. URL: <http://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/8124/1/eko-19-02.pdf>.

10. Четыркин Е.М. Статистические методы прогнозирования. М.: Статистика, 1977. 200 с.

11. Baskerville G.L. Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass // *Canadian Journal of Forest Research*. 1972. Vol. 2. P. 49–53.

12. Caspersen J.P., Pacala S.W. Successional diversity and forest ecosystem function // *Ecological Research*. 2001. Vol. 16. Iss. 5. P. 895–903.

13. Forrester D.I., Pretzsch H. Tamm Review: On the strength of evidence when comparing ecosystem functions of mixtures with monocultures // *Forest Ecology and Management*. 2015. Vol. 356. P. 41–53.

14. Fürst C., Makeschin F., Eisenhauer D.-R. Sustainable methods and ecological processes of a conversion of pure Norway and Scots pine stands into ecologically adapted mixed stands // *Contributions to Forest Sciences*. 2004. Vol. 20. P. 1–35.

15. Givnish T.J. Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox // *Silva Fennica*. 2002. Vol. 36. P. 703–743.

16. Hooper D., Vitousek P. The effects of plant composition and diversity on nutrient cycling // *Ecological Monographs*. 1997. Vol. 68. P. 121–149.

17. Kinzig A.P., Pacala S.W., Tilman D. The functional consequences of biodiversity. Empirical progress and theoretical extensions (MPB-33). Princeton University Press, 2002. 392 p.

18. Liang J., Zhou M., Tobin P.C. et al. Biodiversity influences plant productivity through niche efficiency // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2015. Vol. 112. P. 5738–5743.

19. Liang J., Crowther T.W., Picard N. et al. Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests // *Science*. 2016. Vol. 354. Article 6309.

20. Nunes L., Lopes D., Rego F., Gower S. Aboveground biomass and net primary production of pine, oak and mixed pine-oak forests on the Vila Real district, Portugal // *Forest Ecology and Management*. 2013. Vol. 305. P. 38–47.

21. Paquette A., Messier C. The effect of biodiversity on tree productivity: From temperate to boreal forests // *Global Ecology and Biogeography*. 2011. Vol. 20. P. 170–180.

22. Scherer-Lorenzen M. Biodiversity and ecosystem functioning: basic principles // *Biodiversity: structure and function. Encyclopedia of life support systems*. Vol. 1. W. Barthlott, K.E. Linsenmair, S. Porembski (eds.). Oxford, UK, EOLSS, 2005. P. 68–88.

23. Schulze D. Plant life forms and their carbon, water and nutrient relations // *Physiological Plant Ecology II*. O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond, H. Ziegler (eds.). Springer-Verlag, Berlin, 1982. P. 615–676.

24. Statgraphics-19. Statgraphics Technologies, Inc. The Plains, Virginia, 2022. URL: <http://www.statgraphics.com/>.

25. Usoltsev V.A. Single-tree biomass data for remote sensing and ground measuring of Eurasian forests: digital version. The second edition, enlarged. Yekaterinburg: Ural State Forest Engineering University; Botanical Garden of Ural Branch of RAS, 2020. URL: <https://elar.usfeu.ru/handle/123456789/9647>.

REFERENCES

1. Draper N., Smith G. Applied regression analysis. M.: Statistika, 1973. 392 p.

2. Ivanov A.V., Varentsov V.E., Prikhodko O.Yu., Posokhova L.A. Representatives of the genus *Carabus* as indicators of biological diversity of coniferous-deciduous forests // *Bulletin of the IrGSHA*. 2015. No. 69. P. 58–65.

3. Ivanov A.V., Kasatkin A.S., Mudrak V.P., Zamolodchikov D.G. Aboveground phytomass of coniferous stands-broad-leaved forests of Southern Primorye // *Lesovedenie (Forest Science)*. 2018. No. 6. P. 454–463.

4. Kasatkin A.S., Zhanabayeva A.S., Akimov R.Yu. et al. Aboveground phytomass and qualimetry of some tree species of southern Sikhote-Alin // *Eco-potential*. 2015a. No. 1 (9). P. 41–50. (<https://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/4052/1/Kasatkin.pdf>).

5. Kasatkin A.S., Zhanabaeva A.S., Paukov D.V. et al. Aboveground phytomass of trees in the forests of Southern Sikhote-Alin. Message 2 // *Eco-potential*. 2015b. No. 4 (12). P. 28–31. (<https://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/5226/1/Kasatkin.pdf>).

6. Kasatkin A.S., Zhanabaeva A.S., Ivanov A.V. et al. Aboveground phytomass of trees in the forests of Southern Sikhote-Alin. Message 3 // *Eco-potential*. 2016. No. 1 (13). P. 32–36. (<https://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/5516/1/Kasatkin.pdf>).

7. Rakhtenko I.N., Martinovich B.S., Krot L.A., Kalashnikova G.I. Relationships of tree species in pure and mixed stands // *Ecological and physiological bases of plant interaction in phytocenoses* / Ed. N.D. Nesterovich. Minsk: Science and Technology, 1976. P. 23–94.

8. Usoltsev V.A. Biodiversity in ecosystems: a brief overview of the problem // *Eco-potential*. 2019a. No. 1 (25). P. 9–47 (<http://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/8123/1/eko-19-01.pdf>).

9. Usoltsev V.A. Biodiversity and forest bioproductivity in the context of climatogenic biogeography // *Eco-potential*. 2019b. No. 1 (25). P. 48–115 (<http://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/8124/1/eko-19-02.pdf>).

10. Chetyrkin E.M. Statistical methods of forecasting. M.: Statistics, 1977. 200 p.

11. Baskerville G.L. Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass // *Canadian Journal of Forest Research*. 1972. Vol. 2. P. 49–53.

12. Caspersen J.P., Pacala S.W. Successional diversity and forest ecosystem function // *Ecological Research*. 2001. Vol. 16. Iss. 5. P. 895–903.

13. Forrester D.I., Pretzsch H. Tamm Review: On the strength of evidence when comparing ecosystem functions of mixtures with monocultures // *Forest Ecology and Management*. 2015. Vol. 356. P. 41–53.

14. Fürst C., Makeshin F., Eisenhauer D.-R. Sustainable methods and ecological processes of a conversion of pure Norway and Scots pine stands into ecologically adapted mixed stands // *Contributions to Forest Sciences*. 2004. Vol. 20. P. 1–35.
15. Givnish T.J. Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox // *Silva Fennica*. 2002. Vol. 36. P. 703–743.
16. Hooper D., Vitousek P. The effects of plant composition and diversity on nutrient cycling // *Ecological Monographs*. 1997. Vol. 68. P. 121–149.
17. Kinzig A.P., Pacala S.W., Tilman D. The functional consequences of biodiversity. Empirical progress and theoretical extensions (MPB-33). Princeton University Press, 2002. 392 p.
18. Liang J., Zhou M., Tobin P.C. et al. Biodiversity influences plant productivity through niche efficiency // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2015. Vol. 112. P. 5738–5743.
19. Liang J., Crowther T.W., Picard N. et al. Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests // *Science*. 2016. Vol. 354. Article 6309.
20. Nunes L., Lopes D., Rego F., Gower S. Aboveground biomass and net primary production of pine, oak and mixed pine-oak forests on the Vila Real district, Portugal // *Forest Ecology and Management*. 2013. Vol. 305. P. 38–47.
21. Paquette A., Messier C. The effect of biodiversity on tree productivity: From temperate to boreal forests // *Global Ecology and Biogeography*. 2011. Vol. 20. P. 170–180.
22. Scherer-Lorenzen M. Biodiversity and ecosystem functioning: basic principles // *Biodiversity: structure and function. Encyclopedia of life support systems*. Vol. 1. W. Barthlott, K.E. Linsenmair, S. Porembski (eds.). Oxford, UK, EOLSS, 2005. P. 68–88.
23. Schulze D. Plant life forms and their carbon, water and nutrient relations // *Physiological Plant Ecology II*. O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond, H. Ziegler (eds.). Springer-Verlag, Berlin, 1982. P. 615–676.
24. Statgraphics-19. Statgraphics Technologies, Inc. The Plains, Virginia, 2022. <http://www.statgraphics.com/>.
25. Usoltsev V.A. Single-tree biomass data for remote sensing and ground measuring of Eurasian forests: digital version. The second edition, enlarged. Yekaterinburg: Ural State Forest Engineering University; Botanical Garden of Ural Branch of RAS, 2020. (<https://elar.usfeu.ru/handle/123456789/9647>).

© Иванов А. В., Усольцев В. А.,
Цепордей И. С., Касаткин А. С., 2023

Поступила в редакцию 20.09.2022
Принята к печати 10.01.2023