

ЭКОЛОГИЯ

№ 4

ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК

1990

- Давыдов О. Н., Межжерин С. В. О первичности экологических критериев выделения популяции. — Гидробиол. журнал, 1982, 18, № 3, с. 14—19.
- Межжерин В. А. Популяция как объект теоретического освоения различными разделами биологии. — Экология, 1975, № 4, с. 5—12.
- Межжерин В. А. О групповом эффекте, понятии «популяция» и ее границах. — Гидробиол. журнал, 1979, 15, № 3, с. 9—15.
- Садовский В. Н. Основания общей теории систем. — М.: Наука, 1974. — 280 с.
- Сукачев В. Н. Биогеоценология и фитоценология. — ДАН СССР, 1945, 47, № 6, с. 447—449.
- Сукачев В. Н. Соотношение понятий биогеоценоз, экосистема и фацна. — Почвоведение, 1960, № 6, с. 1—10.
- Сукачев В. Н. Основные понятия лесной биогеоценологии. — В кн.: Основы лесной биогеоценологии. — М.: Наука, 1964. — 50 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. — М.: Наука, 1973. — 277 с.
- Хайлов К. М. Проблема системной организованности в теоретической биологии. — Журнал общ. биол., 1963, 24, № 5, с. 324—332.
- Чуйков Ю. С. О понятии «популяция» в экологии и сопряженных с ним понятиях. — Гидробиол. журнал, 1977, 13, № 3, с. 5—11.
- Шварц С. С. Популяционная структура биогеоценоза. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1971, № 4, с. 485—493.
- Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. — М.: Наука, 1980. — 278 с.
- Шрейдер Ю. А. Особенности описания сложных систем. — В кн.: Системные исследования. М., 1983, с. 107—124.
- Яблоков А. В. Популяционная биология. — М.: Высшая школа, 1987. — 304 с.
- Odum E. P. Ecosystem theory. — Encycl. Environ. Sci. and Eng., 1983, 1, A—E, p. 209—219.
- Tansley A. G. The use and abuse of vegetational concepts and terms. — Ecology, 1935, 16, p. 248—307.

УДК 577.46 : 634.0.56

**ДЕНДРОХРОНОЛОГИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ ОЦЕНКИ
ИЗМЕНЕНИЙ РОСТА ДЕРЕВЬЕВ
В УСЛОВИЯХ ЗАГРЯЗНЕННОЙ ПРИРОДНОЙ СРЕДЫ**

Р. А. Юкнис

Рассмотрена специфика применения дендрохронологических методов для выявления антропогенных изменений роста деревьев на фоне естественных многолетних колебаний прироста. Указано на особые сложности, возникающие при оценке загрязнения природной среды региональных масштабов, когда традиционные методы сравнения прироста поврежденных и контрольных (условно здоровых) древостоев не могут быть применены. Предложена методика оценки антропогенных изменений прироста деревьев, основанная на изучении многомерных связей ширины годичных колец с внешними факторами.

Рост деревьев и древостоев зависит от множества комплексно действующих внешних и внутренних факторов. Кроме естественных внешних факторов, на лесные экосистемы все большее влияние оказывает разносторонняя человеческая деятельность, особенно загрязнение природной среды.

Хотя первые факты поражения лесов техногенными выбросами отмечены более чем сто лет назад, но вплоть до конца семидесятых годов они рассматривались как чисто локальное явление. Однако крупномасштабное повреждение и усыхание лесов в странах Западной и Центральной Европы, за последние годы приобретшее характер настоящей экологической катастрофы (Giesen, 1985; Reuther, 1987), показало, что в индустриально развитых регионах эта проблема из локальной переросла в региональную, и возникает серьезная опасность глобальных эффектов.

Причины такого небывалого по масштабам поражения лесов до сих пор полностью не выяснены. По мнению большинства специалистов, в данном случае действует целый комплекс факторов, но решающим

из них является загрязнение, а остальные лишь усугубляют отрицательное воздействие загрязняющих веществ (McLaughlin, 1985; Wentzel, 1985).

В нашей стране до настоящего времени повреждение лесов происходило преимущественно локально, хотя зоны видимого поражения лесов вокруг наиболее крупных промышленных центров часто распространяются на десятки километров (Степанов, 1986; Шяпате, 1986; Черненко, 1987). Положение в наших западных республиках и областях усугубляется трансграничными переносами загрязненных воздушных масс. Наблюдения и исследования, проведенные в лесах Литвы, показывают, что первые симптомы поражения лесов в региональных масштабах уже начали проявляться.

В создавшейся экологической ситуации особенно важным является получение объективной и своевременной информации о негативных процессах, происходящих в загрязненной природной среде, количественная их оценка и прогноз возможных дальнейших тенденций, т. е. организация системы экологического мониторинга.

При выборе контролируемых биологических показателей преимущество следует отдавать количественным, легко инструментально определяемым, отражающим основные свойства изучаемых экосистем. Показатели роста и продуктивности древесного яруса интегрально отражают влияние внешних воздействий на лесные экосистемы и показывают экологические и экономические последствия загрязнения природной среды.

Возможности выявления антропогенно обусловленных изменений изучаемых биологических показателей в основном обуславливаются их чувствительностью к внешним воздействиям, изменчивостью в пространстве и во времени и длиной временного ряда наблюдений. В связи с естественной временной изменчивостью биологических показателей на основе краткосрочных наблюдений возможно получение неверных и даже противоположных выводов.

Деревья, регистрируя в годичных кольцах древесины различные изменения природной среды (естественные и антропогенные), обладают уникальными возможностями естественных мониторов. Главное преимущество изучения годичного радиального прироста деревьев заключается в возможности получения уже в начале реализации системы наблюдений достаточно длинных рядов на основе ретроспективного анализа годичных колец древесины.

АНАЛИЗ И ПРОГНОЗ ДЕНДРОХРОНОЛОГИЧЕСКИХ РЯДОВ

Разносторонним анализом годичных колец деревьев и их связей с различными внешними факторами уже более ста лет занимаются дендрохронологи. В связи с проблемой повреждения и усыхания лесов в условиях загрязнения актуальность работ по изучению годичных колец деревьев значительно возросла. По мнению многих специалистов, анализ дендрохронологических рядов предоставляет одну из немногих возможностей для объективной оценки антропогенных изменений природной среды, в том числе и на глобальном уровне (Яценко-Хмельевский, Лайранд, 1978).

При решении задач, возникающих в рамках экологического мониторинга, анализ дендрохронологических рядов приобретает свою специфику. Во-первых, сам объект исследований должен рассматриваться несколько с других позиций. Если для дендроклиматологов основной интерес представляет не величина самого прироста, а его отклонения от долготенной тенденции — индексы прироста, то для решения задач дендромониторинга основным носителем информации является величина прироста, позволяющая непосредственно судить о продуктивности

древесного яруса лесных экосистем и ее антропогенных изменениях. Колебания прироста относительно линии возрастного тренда в этом случае являются информационным шумом и представляют основную трудность при оценке антропогенных изменений прироста. Выделение сигнала конкретного фактора, в данном случае загрязнения природной среды, на фоне колебаний, обусловленных всем комплексом внешних и внутренних факторов, — сложная задача.

При решении задач дендромониторинга исключение возрастного тренда также является необходимым этапом анализа и обработки изучаемых дендрохронологических рядов. Однако необходимо, чтобы индексы прироста были вычислены способом, позволяющим провести и обратные вычисления, по индексам вычислить величину прироста. Для этого долговременная тенденция роста, от которой вычисляются индексы, должна быть выражена уравнением и представлены ее параметры.

Для аналитического определения линии возрастного тренда ширины годичных колец в настоящее время дендрохронологами чаще всего применяется уравнение отрицательной экспоненты (Fritts, 1976) или другие монотонно убывающие функции.

В отличие от дендроклиматологических исследований при решении задач дендромониторинга в основном приходится работать со сравнительно короткими рядами, составленными по данным растущих деревьев и, как правило, не превышающими ста лет. Кроме того, дендроклиматологи обычно стараются работать в экстремальных для роста деревьев условиях с явно выраженным одним лимитирующим фактором, что значительно облегчает выявление причин естественных колебаний прироста (Шиятов, 1986). При изучении влияния антропогенных факторов на прирост деревьев чаще всего приходится изучать древостой, произрастающие в условиях, близких к оптимальным, с одновременным или поочередным проявлением действия нескольких лимитирующих факторов, что еще более затрудняет выявление и оценку антропогенных отклонений прироста на фоне естественных колебаний.

Более детальный анализ временных рядов годичного прироста деревьев и их связей с различными внешними и внутренними факторами связан с изучением циклических колебаний ширины годичных колец, которые, как указывалось выше, представляют основную трудность при оценке антропогенных изменений прироста.

Ранее исследования цикличности многолетних колебаний прироста деревьев производились визуально, а в настоящее время все чаще основываются на применении математических методов (Берри и др., 1979; Кайрюкштис, Дубинскайте, 1986).

В разработанной авторегрессионной модели (Юкнис и др., 1985) временная последовательность годичного прироста деревьев $\{Y_t, t = \overline{1, N}\}$ представлена как аддитивная смесь возрастного тренда M_t , конечной суммы гармонических компонентов F_t и стационарного случайного процесса Z_t , т. е. имеет вид

$$Y_t = M_t + F_t + Z_t, \quad t = \overline{1, N}.$$

На основе этой модели проанализированы данные, собранные в Березинском биосферном заповеднике и лесах нашей республики. Результаты анализа показали, что для данного региона наиболее характерны циклы колебаний ширины годичных колец следующей длины: 2—3; 5—6; 9—13; 20—24; 32—35; 80—90 лет. Наиболее существенны колебания длительностью 9—13 и 20—24 года, которые, после снятия возрастного тренда, обуславливают примерно две трети дисперсии изучаемых рядов. По нашим данным, средняя длина самого короткого из указанных циклов в большинстве случаев составляет около 2,7 года и практически совпадает с числом «e» — основанием натуральных логарифмов.

рифмов. Все остальные наиболее характерные циклы кратны от этого числа. Видимо, это проявление общих закономерностей ритмичности природных явлений.

Прогноз по авторегрессионной модели основан на статистическом изучении динамики радиального прироста деревьев. Несмотря на об-

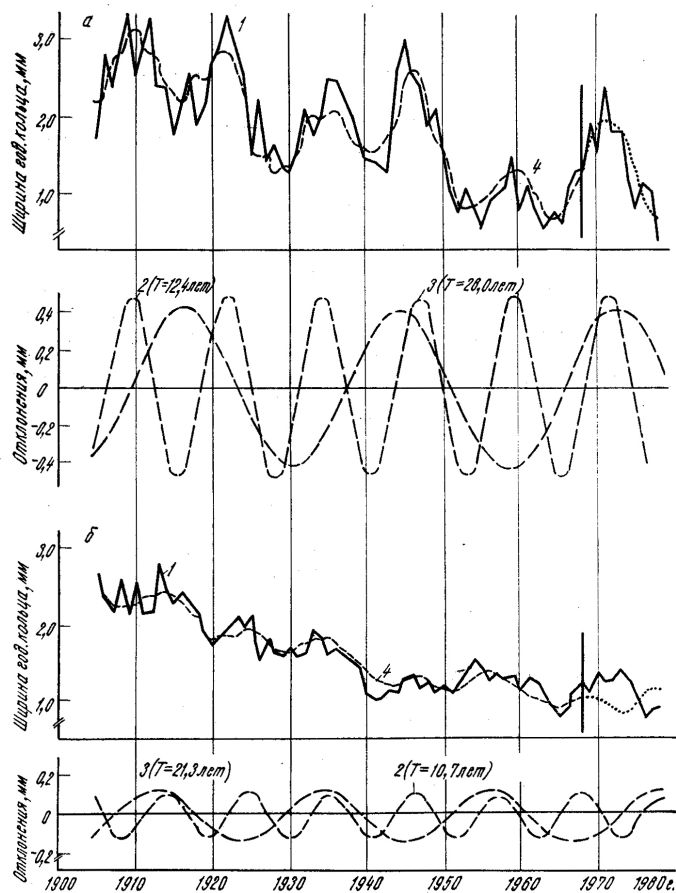


Рис. 1. Авторегрессионная модель временного ряда годичного радиального прироста деревьев (спелые сосняки):

а, б — примеры удачного и неудачного прогноза по авторегрессионной модели (см. пояснения в тексте); 1 — годичный радиальный прирост деревьев; 2—3 — наиболее существенные периодические слагаемые; 4 — авторегрессионная модель временного ряда (за вертикальной линией точками обозначены прогнозируемые по модели значения прироста).

щезвестные недостатки таких моделей, не позволяющие раскрыть роль отдельных факторов в динамике изучаемых показателей, они имеют то преимущество, что здесь в неявном виде учитывается комплексное воздействие всех известных и неизвестных факторов. Точность прогноза

по моделям этого типа в основном зависит от стабильности выделяемых периодов. При длине исходного ряда 70—100 лет возможно получение достаточно точного прогноза на 5—10 лет (рис. 1, а).

Однако прогностических возможностей моделей этого типа не стоит переоценивать. По своей сути прогноз по авторегрессионной модели является простой экстраполяцией со всеми вытекающими отсюда последствиями. Точность такого прогноза предсказать фактически невозможно и достаточно часто (примерно для 30% изученных рядов) она совершенно неприемлема (рис. 1, б).

ОЦЕНКА АНТРОПОГЕННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ РОСТА ДЕРЕВЬЕВ

Большинство применяемых методик количественной оценки потерь прироста деревьев в условиях загрязненной природной среды является различными вариантами метода аналогий и основывается на сравнении абсолютных или относительных величин прироста изучаемых (поврежденных) и контрольных (условно неповрежденных) древостоев (Битвинкас, 1974; Лиена, 1980). Точность оценки при этом зависит от удачного подбора контрольного древостоя и в значительной мере носит субъективный характер. В последние годы методика подбора контрольных древостоев и сам метод оценки были модифицированы, что позволило значительно снизить субъективизм и повысить точность оценок (Лиена, 1980). Усовершенствованный метод аналогий успешно применяется в условиях достаточно сильного локального загрязнения природной среды с явно выраженным градиентом уровня загрязнения при удалении от источника загрязнения.

В условиях массового поражения лесов региональных масштабов подбор контрольных древостоев и применение метода аналогий становится проблематичными. В данном случае более перспективными методы, основанные на количественном анализе дендрохронологических рядов и зависимости прироста пораженных древостоев от естественных и антропогенных факторов. Известны достаточно успешные попытки осуществления такого подхода при сравнительно низких уровнях загрязнения, когда отсутствуют внешние признаки повреждения деревьев (Philips а.о., 1977; Cook, 1987). На основе выявленных зависимостей колебаний годичного прироста деревьев от естественных факторов возможно исключение значительной доли дисперсии дендрохронологических рядов и увеличение разрешающей способности самого метода.

При разработке моделей зависимости прироста деревьев от климатических факторов чаще всего рассматриваются линейные зависимости. Как показывают исследования, теснота парных связей обычно является невысокой и в зоне умеренного климата коэффициент корреляции редко превышает 0,3—0,4 (Дашковская, Мацулева, 1984; Карпавичус, 1984; Глебов и др., 1986).

На рис. 2 представлены данные о тесноте связей индексов годичного радиального прироста деревьев со средними месячными температурами воздуха и осадками за текущий и прошлый год. Сбор полевых материалов проводился в лесах Ионавского района Литовской ССР, произрастающих на расстоянии 15—20 км с наветренной стороны от ПО «Азот» (средневозрастные сосняки, свежая суборь). Дендрохронологический ряд для каждого пробного древостоя строился по данным 25—30 учетных деревьев 1—3 классов роста по Крафту. Учетные деревья отбирали систематическим способом по специально разработанной методике (Юкнис, 1983). Индексы прироста рассчитывали от линии возрастного тренда, определенной аналитически по формуле отрицательной экспоненты (Fritts, 1976).

Исследования показали (рис. 2), что в изученных сосняках наиболее существенно на рост деревьев по диаметру влияют температура

воздуха в конце зимы (февраль), весной (март, апрель) и в конце лета (август) текущего года, а также осенняя температура прошлого года (сентябрь, октябрь). Влияние осадков на прирост деревьев в на-

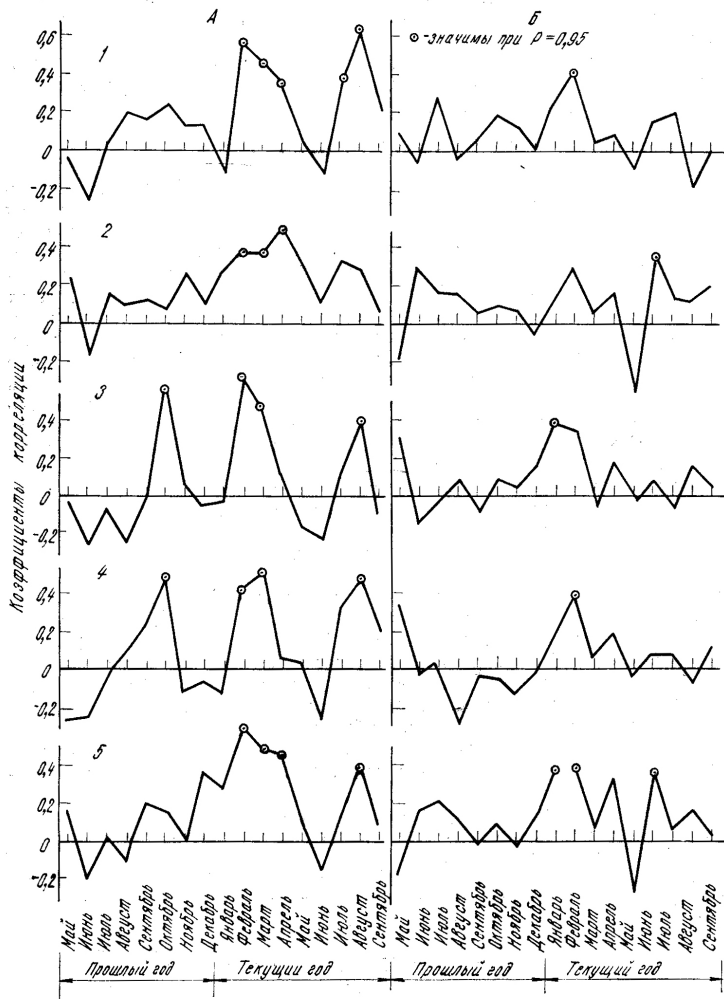


Рис. 2. Коэффициенты корреляции индексов годичного радиального прироста деревьев со средними месячными температурами (А) и осадками (Б):

1—5 — номера пробных древостоев, соответствующие аналогичным номерам в таблице.

ших условиях менее существенно. Наиболее тесная связь выявлена с осадками второй половины зимы (январь, февраль) и лета (июнь, июль).

Необходимо отметить, что изучение линейных зависимостей между приростом и природными факторами является значительным упрощением. В климатических условиях, далеких от оптимальных, такое упрощение, видимо, вполне обосновано. Однако дендроклиматологами неоднократно отмечалась криволинейность связей прироста с климатическими факторами (Гортинский, Евдокимов, 1981; Булыгин, Давгулевич, 1981). В наших условиях криволинейность этих зависимостей во многих случаях также существенна.

Еще Шелфордом (Shelford, 1913) было показано, что лимитирующее действие на активность (рост) живых организмов оказывает как недостаток, так и избыток тепла, влаги и т. п. Введено понятие пределов толерантности, как диапазона между экологическим минимумом и максимумом. В результате многочисленных исследований и экспериментов установлено, что кривые зависимости различных биологических показателей от внешних факторов (кривые толерантности), как правило, имеют колоколообразную форму и лучше всего аппроксимируются кривой вида

$$Y = e^{a+bx-cx^2} \quad (1)$$

или после логарифмического преобразования

$$\ln Y = a + bX - cX^2; \quad (2)$$

в многомерном случае

$$\ln Y_j = a_0 + \left[\sum_{i=1}^{m-n} (b_i X_{ij} - cX_{ij}^2) \right]. \quad (3)$$

Теоретическое обоснование указанных зависимостей дано Б. Фоминым (1985).

Согласно приведенным теоретическим представлениям, были вычислены натуральные логарифмы годичного радиального прироста деревьев для каждого дендрохронологического ряда и далее определены индексы логарифмов годичного радиального прироста.

При разработке многомерных моделей зависимости индексов логарифмов годичного радиального прироста от средних месячных температур и осадков статистически достоверным ($P=0,95$) обычно оказывается влияние 3—4 факторов. Примерно для половины включенных в модель факторов достоверно влияние и квадратических членов. Такой моделью чаще всего объясняется 40—80% дисперсии дендрохронологического ряда (рис. 3).

Среднеквадратические ошибки многомерных моделей климат—прирост деревьев и прогноза по этим моделям (сосняки, свежая субьорь)

№ пробного древостоя	Средний возраст, лет	Бонитет	Среднеквадратическая ошибка, %	
			модели	прогноза
1	56	2	7,2	12,6
2	74	2	8,2	8,6
3	62	2	9,2	13,7
4	63	2	8,1	9,8
5	52	2	10,4	12,5

Среднеквадратические ошибки разработанных моделей для изученных рядов колеблются в пределах 7,2—10,4% (см. таблицу), для прогнозируемых десятилетних отрезков они выше — от 8,6 до 13,7%.

Некоторые авторы (Розенберг, Феклистов, 1982) для улучшения аппроксимации предлагают включить в модель в качестве дополнитель-

ного предиктора значения прироста прошлого года. Учитывая достаточно сильную автокорреляцию дендрохронологических рядов (коэффициент корреляции при однолетнем лаге обычно колеблется в пре-

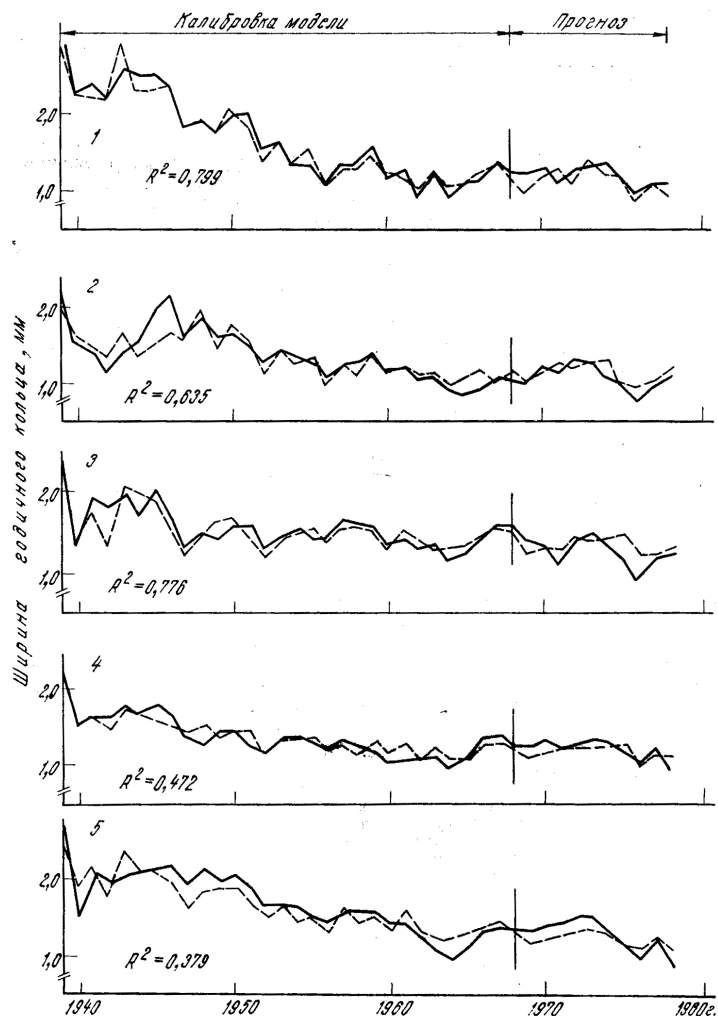


Рис. 3. Сравнение фактических (—) и расчетных (---) данных годичного радиального прироста деревьев в условно неповрежденных древостоях (Ионавский лесхоз, приспевающие сосняки).

делах 0,5—0,8), это значительно повышает точность модели. Например, для пробного древостоя № 5 коэффициент множественной корреляции при этом возрастает с 0,616 до 0,925, а среднеквадратическая

ошибка модели снижается от 10,4 до 4,9%. Однако очевидно, что реальной прогностической ценности такой присем не имеет, так как фактические значения прироста прошлого года, за исключением первого шага прогноза, будут отсутствовать.

В отечественной дендроклиматологии при разработке моделей зависимости годичного радиального прироста от климатических факторов обычно используются не их месячные значения, а более обобщенные показатели — температура и осадки за гидрологический год или вегетационный период, сумма физиологически эффективных температур, длина вегетационного периода, различные гидротермические показатели за определенный период и т. д. Часто в такие модели предлагается включать показатели солнечной активности, основной период колебаний которой (около 11 лет) соизмерим с длиной наиболее выра-

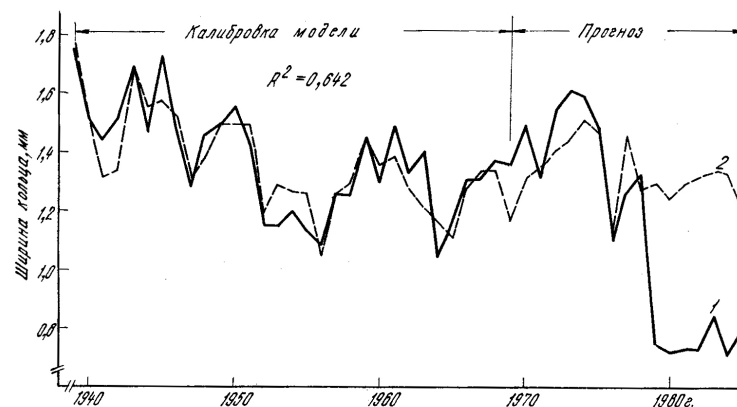


Рис. 4. Сравнение фактических (1) и расчетных (2) данных годичного радиального прироста деревьев в поврежденных древостоях (Ионавский лесхоз, приспевающий сосняк).

женных колебаний годичного прироста. Для изученных дендрохронологических рядов достоверной связи с солнечной активностью не обнаружено.

Согласно нашим данным, обобщенные показатели климата часто более тесно коррелируют с приростом, чем климатические показатели отдельных месяцев. Однако они более тесно коррелированы и между собой, что снижает их эффективность при составлении многомерных моделей. При использовании месячных климатических показателей в модель обычно включается больше факторов и точность модели получается выше.

На рис. 4 представлены фактические и рассчитанные по многомерной модели данные о радиальном приросте приспевающего сосняка (свежая суборь), произрастающего на расстоянии 3,2 км в подветренном направлении от Ионавского ПО «Азот». Видно, что в конце семидесятых годов началось снижение прироста, которое не может быть объяснено влиянием климатических факторов и обусловлено загрязнением природной среды.

Исследования также показали, что теснота связей между приростом деревьев и климатическими факторами в значительной мере зависит от длины изучаемых временных рядов. При увеличении длины рядов теснота связей обычно снижается. Этому, видимо, в основном

способствует тот факт, что реакция деревьев на воздействие внешних факторов в процессе онтогенеза меняется (Schweingruber, 1986).

По нашим данным, при разработке многомерных моделей климат—прирост деревьев наиболее рационально использовать временные ряды длиной 30—50 лет. Анализ имеющихся данных показывает, что на основе таких моделей реально выявление антропогенных сдвигов прироста деревьев, составляющих не менее 10%.

Необходимо отметить, что до настоящего времени при изучении влияния внешних факторов на прирост деревьев преобладает чисто статистический подход. При этом не учитываются некоторые основные закономерности динамики популяций, в первую очередь способность развивающихся систем (в данном случае — древостая) к саморегуляции и развитию по определенным стабильным траекториям, т.е. способность компенсировать влияние лимитирующих факторов и через переходный колебательный режим вернуться на прежнюю траекторию развития. Это свойство развивающихся систем было названо гомеорезом (Уоддингтон, 1970) и, видимо, может рассматриваться как более широкое истолкование понятия гомеостаза.

Стремление системы к развитию по стабилизированной траектории приводит к тому, что реакция деревьев не всегда соответствует силе воздействия внешних факторов и в определенной мере обуславливается текущим состоянием системы. Учет лишь запаздывания реакции системы на внешние воздействия объяснить этот факт невозможно.

Усилия по дальнейшему совершенствованию динамических моделей климат—прирост и тем самым увеличению разрешающей способности методов по выявлению антропогенных сдвигов прироста деревьев следует направить не столько на поиски более информативных внешних факторов, сколько на комплексные исследования внутренних закономерностей самого процесса роста, его связей с внешними факторами и таких свойств изучаемой системы, как упругость, эластичность.

Лаборатория мониторинга лесов
Литовской сельхозакадемии

Поступила в редакцию
11 апреля 1989 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Берри Б. Л., Либерман А. А., Шиятов С. Г. Периодические колебания индексов прироста лиственницы сибирской в Тазовской лесотундре и их прогноз. — *Экология*, 1979, № 6, с. 22—26.
- Битвинская Т. Т. Дендроклиматические исследования. — Л.: Гидрометеоздат, 1974. — 220 с.
- Булыгин Н. Е., Довгулевич З. Н. О математическом моделировании метеорологических связей у древесных растений в прогностических целях. — В кн.: *Экология и защита леса*. Л., 1981, вып. 6, с. 19—21.
- Глебов Ф. З., Черкашин В. Н., Мацулева Г. Н. Влияние климата на динамику радиального прироста в двух типах кедрового леса. — В кн.: *Дендрохронология и дендроклиматология*. Новосибирск, 1986, с. 94—102.
- Гортинский Г. Б., Евдокимов В. Н. Способ оценки комплексного влияния температуры и осадков на прирост деревьев. — В кн.: *Экология и защита леса*. Л., 1981, вып. 6, с. 16—19.
- Дашковская И. С., Мацулева Г. Н. Влияние климатических факторов на радиальный прирост деревьев и древостоев среднего Приангарья. — В кн.: *Продуктивность лесных фитоценозов*. Красноярск, 1984, с. 49—56.
- Кайрюкштис Л., Дубинскайте И. Использование ритмических колебаний радиального прироста деревьев для прогноза изменчивости климатических условий. — Труды Литовского НИИЛХА, т. 26. Вильнюс, 1986, с. 160—178.
- Карпавичус И. А. Индивидуальная и групповая изменчивость радиального прироста сосны обыкновенной в подзоне смешанных лесов: Автореф. дис. канд. с.-х. наук. Минск, 1984. — 20 с.
- Лица И. Я. Единая программа реакции древостая на влияние факторов воздействия. — В кн.: *Моделирование и прогноз в экологии*. Рига, 1980, с. 44—67.
- Розенберг Г. С., Феклистов П. А. Прогнозирование годичного прироста древесных растений методами самоорганизации. — *Экология*, 1982, № 4, с. 43—50.
- Степанов А. М. К методике расчета индекса деградации биогеоценозов под воздействием выбросов промышленных предприятий. — В кн.: *Мониторинг лесных экосистем*. Каунас, 1986, с. 201—202.

- Уоддингтон К. Основные биологические концепции. — В кн.: *На пути к теоретической биологии*. М., 1970, с. 11—38.
- Фомин Б. Теоретические предпосылки контроля фоновых антропогенных воздействий на природные экосистемы методами полевого биологического мониторинга. — В сб.: *Проблемы фонового мониторинга состояния природной среды*. — Л.: Гидрометеоздат, 1985, с. 69—78.
- Черненко Т. В. Структурные реакции лесных фитоценозов южной и северной тайги на промышленное загрязнение. — В кн.: *Влияние промышленных предприятий на окружающую среду*. М., 1987, с. 147—157.
- Шиятов С. Г. Дендрохронология верхней границы леса на Урале. — М.: Наука, 1986. — 136 с.
- Шяпятаене Я. А. Динамика устойчивости хвойных лесов при локальном загрязнении среды. — В кн.: *Общие проблемы биогеоценологии*. М., 1986, с. 20—21.
- Юкнис Р. А. Выборочные методы дендрологических исследований в условиях загрязнения окружающей среды. — В кн.: *Разработка и внедрение на фоновых станциях методом биологического мониторинга*. Рига, 1982, с. 160—167.
- Юкнис Р. А., Шипените Д. А., Жиливичус А. И. Выявление антропогенно обусловленных изменений продуктивности лесных насаждений на основе анализа временных рядов годичного прироста деревьев. — В кн.: *Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем*. Л., 1985, с. 145—157.
- Яценко-Хмельевский А. А., Лайранд Н. И. Дендроиндикация как метод глобальной оценки влияния антропогенного воздействия на окружающую среду. — В кн.: *Дендроклиматические исследования в СССР*. Архангельск, 1978, с. 46.
- Cook E. R. The use of climatic response models of tree rings in the analysis and prediction of forest decline. — In: *Methods of dendrochronology*. Vol. 1. Warsaw, 1987, p. 269—276.
- Fritts H. C. Tree rings and climate. — London: Academic Press, 1976. — 567 p.
- Giesen K. Auswirkungen des Waldsterbens und Stand der Gegenmassnahmen. — *Allgemeine Forstzeitschrift*, 1985, 40, N 46, S. 1245—1247.
- Kennel E. Ergebnis der Waldschadensinventur Bayern. — *Forst und Holzwirt*, 1987, 42, N 20, S. 545—546.
- McLaughlin S. B. Effects of air pollution on forests. — J. of the air pollution control association, 1985, 35, N 5, p. 512—534.
- Schweingruber F. H. Potentials and limitations of dendrochronology in pollution research. — In: *Proceedings of the international symposium on Ecological aspects of tree-ring analyses*. New-York, 1987, p. 344—352.
- Shelford V. E. The reaction of certain animals to gradients of evaporating power and air. A study in experimental ecology. — *Biological Bul.*, 1913, 25, p. 79—120.
- Philips S. Q., Shelly J. M., Burkhardt H. E. Eastern White Pine growth retardation by fluctuating air pollutant levels: interaction of rainfall, age and symptom expression. — *Phytopathology*, 1977, 67, N 6, p. 721—725.
- Wentzel K. F. Hypothesen und Theorien zum Waldsterben. — *Forstarchiv*, 1985, 56, N 2, p. 51—56.

УДК 581.08.132 : 581.552(470.21)

О ПРОДУКТИВНОСТИ ФИТОЦЕНОЗОВ ГОРНОЙ ТУНДРЫ ХИБИН

Л. М. Лукьянова, Т. Н. Пономаренко, Т. М. Булычева,
Н. Ю. Политова, В. В. Никонов, О. В. Кудрявцева

Определены запас и структура фитомассы в двух фитоценозах горной тундры, различающихся по видовому составу и жизненным формам растений. Годичная продукция установлена двумя методами: традиционным весовым и по углекислотному газообмену.

Совокупность анаболических и катаболических процессов, интенсивность которых зависит от экологической обстановки и находится под контролем временной программы генотипа, объединяется понятием «продукционный процесс», внешним проявлением которого являются фотосинтетический и дыхательный газообмен. Процессы фотосинтеза и дыхания применительно к отдельным растениям подробно изучены физиологами растений (Заленский, 1982). Для культурных растений разработана широко известная теория фотосинтетической про-