

УДК 630\*182:630\*181.65

## БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ГИДРОФИЛЬНЫХ СЕРООЛЬШАНИКОВ ЯРОСЛАВСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2020 г. Я. И. Гульбе<sup>а</sup>, \*, Т. А. Гульбе<sup>а</sup>, А. Я. Гульбе<sup>а</sup>, Л. С. Ермолова<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Институт лесоведения РАН, ул. Советская, 21, с. Успенское, Одинцовский г. о., Московская обл., 143030 Россия

\*E-mail: goulbe@ilan.ras.ru

Поступила в редакцию 26.12.2018 г.

После доработки 08.04.2019 г.

Принята к публикации 08.10.2019 г.

Определена фитомасса и годовая продукция ольхи серой (*Alnus incana* (L.) Moench) по фракциям в 12-, 13-, 22-, 31-, 34- и 41-летнем гидрофильных (таволговых) сероольшаниках. В 41-летнем древостое гидрофильного сероольшаника надземная фитомасса достигает 141.46 т га<sup>-1</sup>, доля стволов в ней составляет 85.2% (120.53 т га<sup>-1</sup>), скелета крон – 12.1% (17.15 т га<sup>-1</sup>), листьев – 2.6% (3.64 т га<sup>-1</sup>), генеративных органов – 0.1% (0.14 т га<sup>-1</sup>). Установлено, что гидрофильные сероольшаники по запасу древесины, массе стволов и скелета крон ольхи серой сопоставимы с неморально-кисличными сероольшаниками близкого возраста. В ходе их роста и развития выявлен инвариантный период, в течение которого величина годичной продукции надземной части древостоя мало зависит от возраста и близка к максимальной для данных условий произрастания (8–9 т га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>) с относительно стабильным распределением по фракциям (доля стволов составляет 47.0%, скелета крон – 19.7%, листьев – 33.3%). С использованием инвариантного периода в качестве базового проведен сравнительный анализ продукционного потенциала древостоев гидрофильных и неморально-кисличных сероольшаников. По величине годичной продукции древостоев гидрофильные сероольшаники уступают неморально-кисличным. По сравнению с неморально-кисличными сероольшаниками они характеризуются меньшими значениями годичной продукции стволов, которые не компенсируются незначительным увеличением годичной продукции листьев при близких значениях годичной продукции скелета крон, а также более низким коэффициентом продуктивности ассимиляционного аппарата.

*Ключевые слова:* ольха серая, гидрофильные сероольшаники, надземная фитомасса, надземная годовая продукция, продукционная инвариантность, южная тайга.

DOI: 10.31857/S0024114820010064

В результате длительного антропогенного воздействия породный состав южнотаежных лесов Русской равнины претерпел существенные изменения: на больших площадях хвойные леса сменились мягколиственными. С увеличением доли мягколиственных пород потребовалась переоценка их биосферной роли и хозяйственного значения, и в том числе ольхи серой. Обладая мощным возобновительным потенциалом, ольха серая в подзоне южной тайги активно участвует в демутации лесной растительности на вырубках и вышедших из-под сельскохозяйственного пользования землях, заселяет эродированные и скарифицированные участки. Сероольшаники благодаря быстрому росту, интенсивному круговороту веществ, фиксации атмосферного азота привлекают все большее внимание и как объект плантационного выращивания для получения древесной массы и энергетического сырья, и как сообщества, имеющие важное средообразующее

значение. Выполнение сероольшаниками и хозяйственных, и экологических функций в значительной степени связано с их биологической продуктивностью. Для научного обоснования системы лесохозяйственных мероприятий в этих насаждениях возникла необходимость оценки и анализа продуцирования и накопления ими органического вещества.

Несмотря на довольно широкую экологическую амплитуду, ольха серая образует сомкнутые фитоценозы лесного облика в сравнительно узких эдафических пределах. Их рамки более сжаты, чем те, которые характерны для осинников и, тем более, березняков (Юркевич и др., 1963; Ярмишко, 1976). В Ярославской области сероольшаники представлены в основном двумя примерно равными по площади группами типов леса: неморально-кисличной и гидрофильной (Лесной план ..., 2011). Первичная биологическая продуктивность неморально-кисличных сероольшани-

ков, расположенных на суходоле, была определена нами ранее (Уткин и др., 1980, 1982; Гульбе, 2012, 2017). Гидрофильные или таволговые сероольшаники типичны для более влажных местообитаний. Они располагаются в нижних частях пологих склонов в поймах и излучинах ручьев и рек, формируются на дерново-подзолисто-глеевой и перегнойно-глеевой почве и характеризуются переменным режимом увлажнения проточными водами (Осипов и др., 1977; Борисова и др., 2012). Приуроченные к низинным местоположениям гидрофильные сероольшаники имеют большое почвозащитное и водоохранное значение. В Европе прибрежные сероольшаники расцениваются как экосистемы, способные аккумулировать и трансформировать потоки загрязняющих веществ с расположенных рядом интенсивно эксплуатируемых территорий. Такие насаждения ольхи обычно используются в качестве буферной зоны для защиты водных объектов от загрязнения (Mander et al., 1995; Mander et al., 1997; Lohmus et al., 1996). Как в России, так и в странах Восточной Европы и Скандинавии биологическая продуктивность гидрофильных (таволговых) сероольшаников практически не изучалась (Усольцев, 2010; Aosaar et al., 2012). Задачей проводимых исследований стало определение биологической продуктивности гидрофильных (таволговых) сероольшаников с учетом возрастной динамики и сравнительная оценка продукционного потенциала ольхи серой в различных почвенно-гидрологических условиях.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводились в Ярославской области на базе стационара “Городище” Северной лесной опытной станции Института лесоведения РАН (57°42' с.ш., 38°34' в.д.). Объектами исследований служили 6 участков чистых сомкнутых 12-, 13-, 22-, 31-, 34- и 41-летних гидрофильных сероольшаников. Почвы рассматриваемых насаждений дерново-грунтово-глееватые, легкосуглинистые, среднегумусные на покровных отложениях, подстилаемые аллювиальными отложениями с повышенным увлажнением. В пределах участков были заложены пробные площади, на которых проведено геоботаническое обследование, выполнена инструментальная таксация древостоев и по модельным деревьям определены их запас, прирост по объему, фитомасса и годовичная продукция.

Травяной покров гидрофильных (таволговых) сероольшаников высокий, густой с общим покрытием 75–95%, обычно формирует 2 (3) подъяруса. Верхний представлен видами крупнотравья: *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Urtica dioica* L., *Angelica sylvestris* L., *Athyrium filix femina* (L.) Roth, *Cirsium oleracium* (L.) Scop., *Lysimachia vulgaris* L., *Rubus idaeus* L. Второй подъярус формируют

*Aegopodium podagraria* L., *Equisetum pratense* Ehrh., *Geum rivale* L., в молодых фитоценозах присутствует *Impatiens noli-tangere* L. При более сложной структуре травяного покрова образуется 3-й подъярус из *Cardamina impatiens* L., *Chrisosplenium alternifolium* L., *Ranunculus repens* L., *Stellaria nemorum* L. Для этого типа сероольшаников характерно частое присутствие *Solanum dulcamara* L., а после 20-летнего возраста — *Humulus lupulus* L.

Подлесок в сероольшаниках этого типа сомкнутого полога не образует, хотя общее число его видов достигает 10. На всех стадиях их развития в подлеске в значительном количестве присутствуют черемуха (*Padus avium* Mill.), рябина (*Sorbus aucuparia* L.), ивы (*Salix* sp.), смородина красная (*Ribes rubrum* L.) и черная (*R. nigrum* L.). С 15-летнего возраста в состав подлеска обычно внедряются жимолость (*Lonicera xylosteum* L.), крушина (*Frangula alnus* Mill.), калина (*Viburnum opulus* L.) (Ермолова и др., 2013). В обследованных сероольшаниках подлесок высотой более 1.3 м, представленный зачастую черемухой, рябиной, ивами, реже крушиной, калиной, имеет густоту от 0.30 до 1.20 тыс. экз. га<sup>-1</sup> и лишь в 31-летнем насаждении — 4.93 тыс. экз. га<sup>-1</sup>. Средний диаметр подлеска в сероольшаниках до 30 лет не превышает 1.5 см, в более старых варьирует в пределах 2.0–2.6 см.

В подросте встречаются ольха серая, береза, ель. Густота подроста высотой более 1.3 м в большинстве случаев не превышает 1.50 тыс. экз. га<sup>-1</sup>. Исключение составляют 22- и 41-летний сероольшаники, где подрост ольхи вегетативного происхождения (в виде корневых отпрысков) достигает 2.90 и 6.00 тыс. экз. га<sup>-1</sup>, соответственно. Немногочисленный подрост ели отмечен в двух сероольшаниках: в 13-летнем насаждении он составляет 0.10 тыс. экз. га<sup>-1</sup>, в 34-летнем — 0.82 тыс. экз. га<sup>-1</sup>. Незначительное количество и биометрические показатели подроста и подлеска в гидрофильных сероольшаниках свидетельствуют, что вклад этих компонентов в фитомассу и годовичную продукцию рассматриваемых фитоценозов незначителен.

Модельные деревья для определения запаса, прироста по объему, фитомассы и годовичной продукции древостоя (по 10–12 экз. на пробной площади) брали в августе методом пропорционально-ступенчатого представительства (по ступеням толщины). При обработке модельных деревьев в кроне выделялись следующие фракции: ветви (сегменты скелетных осей крон 2 лет и старше), побеги текущего года (включая вершинный побег), листья, генеративные органы, отмершие ветви. Ствол разделяли на секции (0.5–1.0 м в зависимости от возраста деревьев), которые взвешивали индивидуально. Из сегментов ствола выпиливали диски для анализа хода роста по диаметру и отбирали образцы для определения соотношения дре-

**Таблица 1.** Таксационная характеристика древостоев ольхи серой

№ №	Состав	<i>A</i> , лет	<i>H</i> , м	<i>D</i> , см	<i>N</i> , тыс. экз. га <sup>-1</sup>	<i>G</i> , м <sup>2</sup> га <sup>-1</sup>	<i>M</i> , м <sup>3</sup> га <sup>-1</sup>	<i>Z<sub>M</sub></i> , м <sup>3</sup> га <sup>-1</sup> год <sup>-1</sup>
1	10Олс	12	6.7	3.7	25.50	28.2	119	10.1
2	10Олс,едБ,Ив	13	5.6	3.2	30.3	24.6	96	8.1
3	10Олс,едБ,Ив	22	6.3	9.3	3.66	24.6	164	9.1
4	10Олс	31	14.6	10.8	3.93	35.7	241	10.1
5	10Олс,едБ,Ив	34	16.7	12.4	2.43	29.2	242	7.2
6	9Олс1Ос + Б,едИв	41	16.7	17.6	1.55	37.6	297	9.0

Примечание. Состав: Олс – ольха серая, Б – береза, Ив – ива, Ос – осина. Здесь и на рис. 1 *A*, *H*, *D* – средние возраст, высота и диаметр древостоев соответственно; *N* – число растущих деревьев; *G*, *M* – сумма площадей сечений стволов, запас стволовой древесины соответственно; *Z<sub>M</sub>* – текущий среднепериодический прирост стволов.

весины и коры. Образцы фракций кроны и ствола для определения доли абсолютно сухого вещества высушивались в сушильном шкафу до постоянного веса при температуре 105°.

Данные о фитомассе и годичной продукции модельных деревьев выравнивались методом наименьших квадратов по регрессионным моделям. В качестве независимой переменной использовался диаметр дерева на высоте груди (*d*<sub>1.3</sub>). При выравнении использовались уравнения:

$$Ph_i(P_i) = (a + bd_{1.3})^2, \quad (1)$$

$$Ph_i(P_i) = a(d_{1.3})^b, \quad (2)$$

$$Ph_i(P_i) = \exp(a + bd_{1.3}), \quad (3)$$

$$Ph_i(P_i) = \exp(a + b(d_{1.3})^{-1}), \quad (4)$$

где  $Ph_i(P_i)$  – масса (годичная продукция) фракции или группы фракций, *a* и *b* – коэффициенты уравнений.

Уравнения, описывающие зависимость массы и годичной продукции деревьев ольхи серой от их диаметра, были выбраны с учетом величины коэффициентов детерминации (*R*<sup>2</sup>). Для всех фракций фитомассы и годичной продукции отмечена высокая степень выравнивания эмпирических данных используемыми аллометрическими уравнениями. При аппроксимации массы древесины стволов *R*<sup>2</sup> составил 0.996–0.976; коры стволов – 0.989–0.913; ветвей – 0.961–0.922; побегов – 0.970–0.762; листьев – 0.981–0.814. При аппроксимации годичной продукции древесины стволов *R*<sup>2</sup> равнялся 0.993–0.904; коры стволов – 0.990–0.909; ветвей – 0.985–0.907.

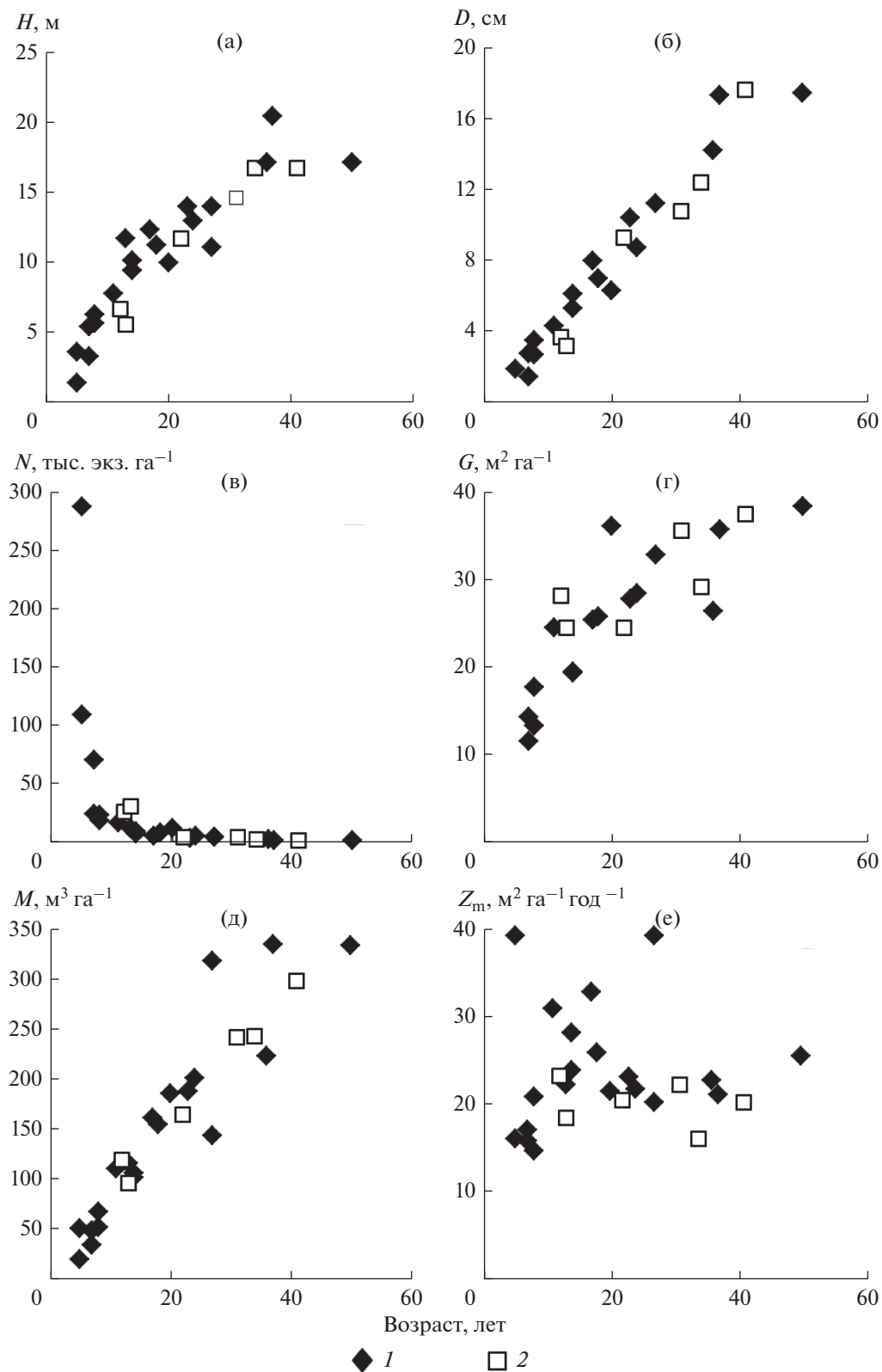
Выровненные значения фитомассы и годичной продукции деревьев по ступеням диаметра умножались на число деревьев этой ступени на пробной площади. Полученные значения надземной фитомассы и годичной продукции древостоя на пробной площади пересчитывались на единицу площади (1 га).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Таксационная характеристика древостоев ольхи серой на пробных площадях приведена в табл. 1. Все они одновозрастные и относятся к одному естественному ряду. Возраст обследованных древостоев (от 12 лет до 41 г.) позволяет проследить динамику таксационных показателей, фитомассы и годичной продукции древостоев гидрофильных сероольшаников от момента завершения формирования ими сомкнутого полога до возраста спелости. Число обследованных объектов обеспечивает получение достаточно полной и объективной картины изменения с возрастом морфоструктурных и биопродукционных показателей древостоев ольхи в этих условиях произрастания и позволяет сравнить их с аналогичными характеристиками древостоев ольхи в условиях неморально-кисличной группы типов леса.

В рассматриваемый возрастной период происходит интенсивное естественное изреживание древостоев: если в 12-летнем сероольшанике густота составляет 25.5 тыс. экз. га<sup>-1</sup>, то в 41-летнем она в 16 раз меньше (1.55 тыс. экз. га<sup>-1</sup>). С увеличением возраста и изреживанием древостоев возрастают их средний диаметр, средняя высота, сумма площадей сечений стволов и запас: так, в 12-летнем древостое они равны 3.7 см, 6.7 м, 28.2 м<sup>2</sup> га<sup>-1</sup> и 119 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup>, а в 41-летнем – 17.6 см, 16.7 м, 37.6 м<sup>2</sup> га<sup>-1</sup> и 297 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup>, соответственно. В отличие от этих таксационных показателей текущий среднепериодический прирост не зависит от возраста древостоев и составляет 7.2–10.1 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>.

Таксационные показатели древостоев гидрофильных сероольшаников, за исключением прироста по объему, в большинстве случаев близки к аналогичным показателям неморально-кисличных сероольшаников региона (Гульбе, 2012, 2017) (рис. 1). Несколько меньшие по сравнению с неморально-кисличными сероольшаниками значения средней высоты и диаметра в 12- и 13-летнем сероольшаниках компенсируются большими



**Рис. 1.** Возрастная динамика таксационных показателей древостоев неморально-кисличных (1) и гидрофильных (2) сероольшаников: средней высоты (а), среднего диаметра (б), числа стволов (в), суммы площадей сечений стволов (г), запаса (д), среднепериодического прироста стволов (е).

Таблица 2. Фитомасса надземной части древостоев гидрофильных сероольшаников

№ №	Возраст, лет	Масса										Всего
		стволов			крон					древесных фракций		
		древесины	коры	итого	ветвей	побегов текущего года	скелета крон	листьев	генеративных органов		итого	
1	12	36.27	6.97	43.24	3.85	0.65	4.5	2.97	0	7.47	47.74	50.71
		71.5	13.7	85.2	7.6	1.3	8.9	5.9	0	14.8	94.1	100.0
2	13	28.34	7.06	35.4	3.79	0.66	4.45	2.88	0	7.33	39.85	42.73
		66.3	16.5	82.8	8.9	1.6	10.5	6.7	0	17.2	93.3	100.0
3	22	56.12	7.68	63.80	6.17	0.49	6.66	2.41	0.45	9.52	70.46	73.32
		76.5	10.5	87.0	8.4	0.7	9.1	3.3	0.6	13.0	96.1	100.0
4	31	83.16	11.57	94.73	10.65	0.79	11.44	3.01	0.06	14.51	106.17	109.24
		76.1	10.6	86.7	9.7	0.7	10.4	2.8	0.1	13.3	97.1	100.0
5	34	83.39	11.55	94.94	8.82	0.50	9.32	1.96	0.12	11.4	104.26	106.34
		78.4	10.9	89.3	8.3	0.5	8.8	1.8	0.1	10.7	98.1	100.0
6	41	103.81	16.72	120.53	16.37	0.78	17.15	3.64	0.14	20.93	137.68	141.46
		73.4	11.8	85.2	11.5	0.6	12.1	2.6	0.1	14.8	97.3	100.0

Примечание. В числителе – т га<sup>-1</sup> абс. сух. вещества, в знаменателе – %.

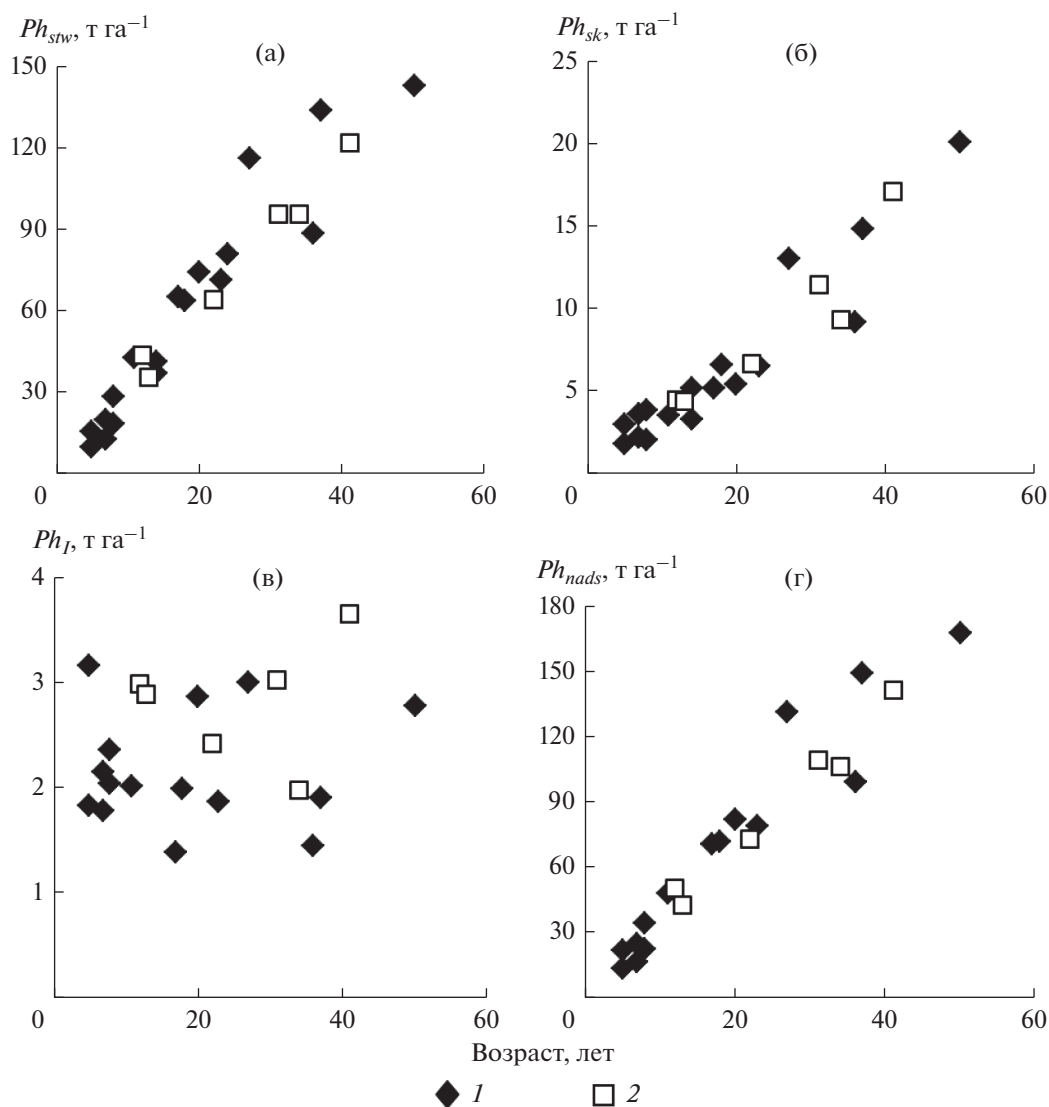
значениями густоты и, как следствие, суммы площадей сечений стволов. В результате эти древостои по запасу стволовой древесины практически не уступают неморально-кисличным сероольшаникам близкого возраста. Величина текущего среднепериодического прироста по объему ольхи серой в этой группе типов леса, как правило, меньше и тяготеет в основном к нижней границе области рассеивания этого показателя в неморально-кисличных сероольшаниках.

Масса надземной части древостоев ольхи увеличивается с 51 т га<sup>-1</sup> в 12-летнем древостое до 141 т га<sup>-1</sup> в 41-летнем (табл. 2). Накопление органического вещества происходит преимущественно в стволах и скелете крон деревьев. В течение рассматриваемого периода масса стволов линейно увеличивается с 43 до 121 т га<sup>-1</sup>; при этом масса древесины стволов возрастает в 2.9 раза (с 36 до 104 т га<sup>-1</sup>), коры – в 2.4 раза (с 7 до 17 т га<sup>-1</sup>). Доля древесины в массе стволов несколько возрастает: с 84% в 12-летнем древостое до 86–88% в более старых сероольшаниках. Масса скелета крон увеличивается по слабо выраженной параболической кривой с 4.5 до 17 т га<sup>-1</sup>, в основном за счет многолетних сегментов скелета крон (ветвей), масса которых возрастает почти в 4 раза (с 3.8 до 16.4 т га<sup>-1</sup>). Масса побегов текущего года в рассматриваемый период не связана с возрастом и составляет 0.5–0.8 т га<sup>-1</sup>. В результате доля побегов в скелете крон сокращается с 14–15% в 12–13 лет до 5% в 41-летнем древостое. Масса листьев, как и масса побегов, мало зависит от возраста и варьи-

рует в пределах 2.0–3.6 т га<sup>-1</sup>. Типичной для древостоев ольхи серой в этих условиях следует, видимо, считать массу листьев 2.9–3.6 т га<sup>-1</sup>. Более низкие значения этого показателя (2.0 т га<sup>-1</sup> в 34-летнем сероольшанике и 2.4 т га<sup>-1</sup> в 22-летнем) связаны, видимо, с погодными условиями в год наблюдений.

Сравнительный анализ показал, что масса стволов, скелета крон и древесных фракций ольхи в гидрофильных сероольшаниках практически не отличается от массы этих фракций в неморально-кисличных сероольшаниках близкого возраста, где в возрастном интервале от 10 до 40 лет масса стволов увеличивается в среднем примерно с 40 до 125, скелета крон – с 3.5–4.0 до 15.5, древесных фракций – с 43.5–44.0 до 140.5 т га<sup>-1</sup> (Гульбе, 2012, 2017) (рис. 2). Масса листьев в гидрофильных сероольшаниках несколько больше, чем в неморально-кисличных, где она в эти годы также мало зависит от возраста и составляет в среднем 2.2 т га<sup>-1</sup>. Тем не менее, различия в массе листьев не сказываются на надземной фитомассе древостоев, которая, как и в гидрофильных сероольшаниках, возрастает с 45–49 до 143 т га<sup>-1</sup>.

В гидрофильных сероольшаниках в результате аккумуляции органического вещества преимущественно в стволах деревьев эта фракция абсолютно преобладает в фитомассе надземной части древостоев, составляя в большинстве случаев 85–89%; лишь в 13-летнем древостое она несколько меньше (83%) (табл. 2). Доля скелета крон в надземной фитомассе также относительно постоянна (8–12%), хотя некоторое увеличение предста-



**Рис. 2.** Возрастная динамика фитомассы древостоев неморально-кисличных (1) и гидрофильных (2) сероольшаников: а – стволов ( $Ph_{stw}$ ), б – скелета крон ( $Ph_{sk}$ ), в – листьев ( $Ph_l$ ), г – общей надземной ( $Ph_{nads}$ ).

вительства скелета крон в фитомассе надземной части 41-летнего древостоя не исключает того, что в дальнейшем эта тенденция сохранится. Доля древесных фракций в 12-летнем древостое составляет 94%, в древостоях 22 лет и старше она несколько выше – 96–98%. Доля массы листьев в надземной фитомассе с возрастом, напротив, снижается с 6–7% в 12- и 13-летнем древостоях до 2–3% в более старых сообществах. Вклад генеративных органов в фитомассу незначителен (0.6% и менее).

Распределение надземной фитомассы по фракциям в древостоях гидрофильных сероольшаников близко к ее распределению в неморально-кисличных сероольшаниках, где в возрастном интервале от 10 до 40 лет стволы составляют в среднем 89% (в т. ч. доля древесины около 79%,

кору – 10%), скелет крон – 9% и в целом древесные фракции – 98% (Гульбе, 1988) (рис. 2).

В рассматриваемом возрастном интервале годовичная продукция надземной части древостоев гидрофильных сероольшаников варьирует в пределах 6.7–9.8 т га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>, в т. ч. годовичная продукция стволов – 3.2–4.5 т га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>, скелета крон – 1.4–2.1 т га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>, листьев – 2.0–3.6 т га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>, и мало зависит от возраста (табл. 3). Уменьшение надземной годовичной продукции 34-летнего древостоя до 6.7 т га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>, а также слагающих ее годовичной продукции стволов и листьев до 3.2 т га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup> и 2.0 т га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>, соответственно, связано, видимо, с особенностями погодных условий в год наблюдений. Типичными для гидрофильных сероольшаников можно считать следующие значения годовичной

Таблица 3. Годичная продукция надземной части древостоев гидрофильных сероольшаников

№ №	Возраст, лет	Годичная продукция										Всего
		стволов			крон					древесных фракций		
		древесины	коры	итого	ветвей	побегов текущего года	скелета крон	листьев	генера- тивных органов		итого	
1	12	3.59	0.75	4.34	1.08	0.65	1.73	2.97	0	4.70	6.07	9.04
		39.7	8.3	48.0	11.9	7.2	19.1	32.9	0	52.0	67.1	100.0
2	13	2.78	0.74	3.52	0.9	0.66	1.56	2.88	0	4.44	5.08	7.96
		34.9	9.3	44.2	11.3	8.3	19.6	36.2	0	55.8	63.8	100.0
3	22	3.49	0.50	3.99	0.87	0.49	1.36	2.41	0.45	4.22	5.35	8.21
		42.5	6.1	48.6	10.6	6.0	16.6	29.3	5.5	51.4	65.2	100.0
4	31	3.90	0.57	4.47	1.3	0.79	2.09	3.01	0.06	5.16	6.56	9.63
		40.5	5.9	46.4	13.5	8.20	21.7	31.3	0.6	53.6	68.1	100.0
5	34	2.79	0.42	3.21	0.87	0.50	1.37	1.96	0.12	3.45	4.58	6.66
		41.9	6.3	48.2	13.1	7.5	20.6	29.4	1.8	51.8	68.8	100.0
6	41	3.54	0.58	4.12	1.1	0.78	1.88	3.64	0.14	5.66	6.00	9.78
		36.2	5.9	42.1	11.2	8.0	19.2	37.3	1.4	57.9	61.3	100.0

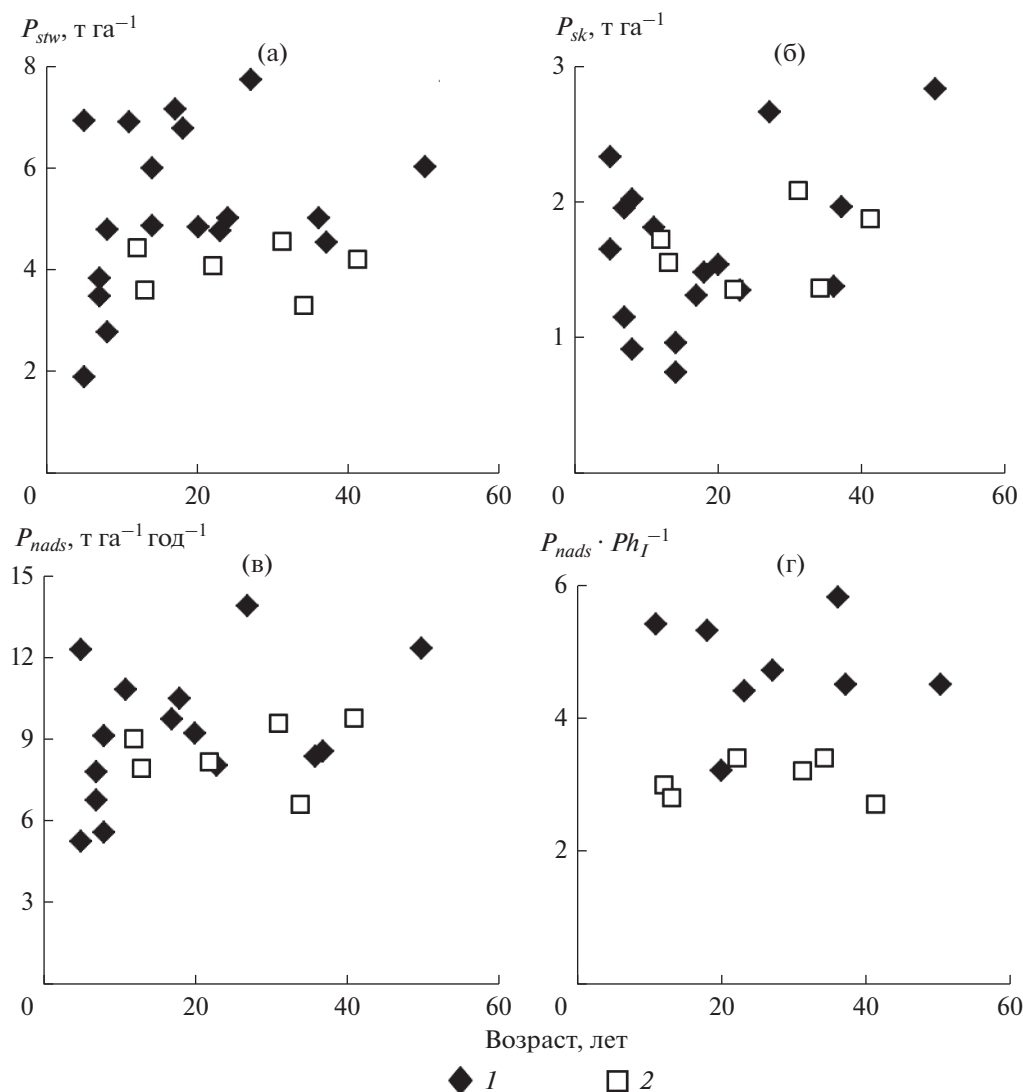
Примечание. В числителе – т га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup> абс. сух. вещества, знаменатель – %.

продукции фракций: стволы – 4 т га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>, скелет крон – 1.7, листья – 2.8, надземная часть в целом – 8.5 т га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>. Как следствие в рассматриваемый период относительно стабильно и распределение годичной продукции надземной части древостоев по фракциям. Доля стволов в годичной продукции надземной части древостоев составляет 47.0%, скелета крон – 19.7, листьев – 33.3%.

Из известных определений другими авторами биологической продуктивности древостоев ольхи серой на территории Скандинавии и Восточной Европы в сходных с нашими почвенно-климатических условиях для сравнения могут быть использованы данные о фитомассе и продукции 14- и 40-летнего приручейных сероольшаников в Эстонии (Lõhmus et al., 1996, цит. по: Aosaar et al., 2012). Сероольшаник 40 лет характеризуется близкими значениями надземной фитомассы древостоя (131.8 т га<sup>-1</sup>), массы стволов (104.7 т га<sup>-1</sup>) и годичной продукции стволов (4.2 т га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>) с 41-летним гидрофильным сероольшаником, а сероольшаник 14 лет существенно превосходит близкие по возрасту гидрофильные сероольшаники (93.1 т га<sup>-1</sup>; 81.7 т га<sup>-1</sup> и 8.3 т га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>, соответственно). Можно предположить, что в данном случае учет только орографических факторов при типологической классификации фитоценозов недостаточен, и в одну группу “приручейные” попали сообщества с различной интенсивностью обменных процессов, а по величине фитомассы и годичной продукции молодой приручейный сероольшаник должен быть отнесен к более продуктивному типу леса.

В ходе роста и развития гидрофильных сероольшаников в возрастном интервале с 12 лет до 41 г. при четко выраженной возрастной динамике большинства дендрометрических показателей и фитомассы древостоев их годичная продукция и ее фракционная структура остаются практически неизменными. Аналогичная закономерность ранее была выявлена при изучении роста и развития древостоев березы, осины и ольхи серой, произрастающих в условиях неморально-кисличной группы типов леса. Период в развитии древостоев, когда значения годичной продукции (*P*) после достижения максимальных значений выходят на плато и сохраняют этот уровень в течение относительно продолжительного времени с некоторыми колебаниями конкретных значений *P* в сравнительно небольшом интервале, получил название инвариантного (Рождественский, Уткин, 1986; Рождественский и др., 1988; Уткин и др., 1988). Наблюдаемые колебания годичной продукции связаны, прежде всего, с погодными условиями отдельных лет, вызывающими изменения в структуре и функционировании фитоценозов.

Из-за возможных различий в продолжительности онтоценогенеза, сроках и временных рамках кульминации годичной продукции сравнительную оценку продукционного потенциала древостоев различных пород, произрастающих в различных экологических условиях, следует проводить в период кульминации годичной продукции. При ограниченном количестве детальной информации о биологической продуктивности лесных фитоценозов (вследствие большой трудо-



**Рис. 3.** Возрастная динамика годичной продукции древостоев неморально-кисличных (1) и гидрофильных (2) се-роольшаников: а – стволов ( $P_{stw}$ ), б – скелета крон ( $P_{sk}$ ), в – общей надземной ( $P_{nads}$ ) и г – коэффициента продуктив-ности ассимиляционного аппарата ( $P_{nads} Ph_I^{-1}$ ).

емкости ее получения) при решении подобных задач инвариантный период, когда годичная продукция максимальна или близка к ней, может быть использован в качестве базового. Такой подход ранее был реализован при сравнительном анализе продукционного процесса в древостоях разных пород: березняках, осинниках и се-роольшаниках, – произрастающих в сходных условиях неморально-кисличной группы типов леса (Рождественский и др., 1988; Уткин и др., 1988).

Наличие инвариантного периода в развитии гидрофильных се-роольшаников позволяет сравнить продукционную способность древостоев одной породы, а именно ольхи серой, произрастающих в разных экологических условиях, для решения вопроса о равноценности последних в отношении

этой породы. В этот период годичная продукция надземной части древостоев гидрофильных се-роольшаников в большинстве случаев несколько ниже величины этого показателя в неморально-кисличных се-роольшаниках (10–12 т га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>) (рис. 3). Снижение уровня надземной годичной продукции происходит за счет уменьшения в гидрофильных се-роольшаниках годичной продукции стволов по сравнению с неморально-кисличными, где она составляет 4.5–7.5 т га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>. Годичная продукция скелета крон древостоев в обоих типах се-роольшаников довольно близка, за исключением нескольких наиболее продуктивных древостоев, где неморально-кисличные дре-востои имеют преимущество. Масса листьев в гидрофильных се-роольшаниках зачастую соот-



ветствует максимальным значениям этого показателя в неморально-кисличных сероольшаниках, где она варьирует в пределах  $1.7\text{--}3.4 \text{ т га}^{-1}$ .

В гидрофильных сероольшаниках, как и в неморально-кисличных, понятие продукционной инвариантности распространяется и на фракционную структуру годичной продукции надземной части древостоя, выраженную в относительных единицах, но в данном случае представительство отдельных фракций в годичной продукции иное. Если в неморально-кисличных сероольшаниках стволы, скелет крон и листья составляли примерно 55, 19 и 26% от годичной продукции древостоя соответственно (Гульбе, 1988), в годичной продукции гидрофильных сероольшаников примерно на 8% меньше доля стволов и почти на эту же величину (7%) больше доля листьев. Доля скелета крон остается примерно на том же уровне.

Таким образом, при уменьшении величины надземной годичной продукции древостоев с увеличением увлажнения почвы происходит сокращение в ее составе массы и представительства фракции стволов, в то время как годичная продукция и доли скелета крон остаются на том же уровне, а годичная продукция и доля листьев даже несколько возрастают. Динамически равновесное состояние между потреблением древостоем питательных веществ и наличием доступных ресурсов среды на более низком уровне в условиях гидрофильной группы типов достигается перераспределением годичной продукции по фракциям. Аналогичная картина наблюдается в сосняках, произрастающих в разных условиях увлажнения, где “при меньшей величине годичной продукции деревьев на болоте она направляется преимущественно на формирование ассимиляционного аппарата и регенерацию ежегодного повышенного отпада корней, а не депонируется в стволовой древесине, как это имеет место в высокобонитетных суходольных древостоях” (Вомперский, 1991). Получает подтверждение мнение, что ствол являетсяместилищем “избытка” ассимилятов и при ухудшении условий для роста древесных растений и сокращении объема продуцированного вещества происходит уменьшение доли пластических веществ, идущих на формирование стволов (Waring, 1980). Я.К. Палуметс (1988) пришел к такому же выводу на основании анализа распределения фитомассы по фракциям в древостоех ели, где доля стволов, как правило, уменьшалась по мере ухудшения условий произрастания.

При использовании характеристик фитомассы и ее структуры в качестве критерия степени реализации продукционного потенциала ольхи серой в разных условиях произрастания гидрофильная и неморально-кисличная группы типов леса являются для нее равноценными. Если же рассматривать параметры и структуру не аккумуля-

лированного органического вещества (надземная фитомасса древостоя и ее структура), а синтезированного в течение вегетационного периода (надземная годичная продукция и ее структура), то обнаруживается преимущество неморально-кисличных сероольшаников, в которых величина надземной годичной продукции и годичной продукции стволов существенно выше. Неоднозначность полученных результатов при использовании этих критериев при оценке степени реализации продукционного потенциала древесной породы в различных условиях произрастания говорит о необходимости анализа как интегральной характеристики биологической продуктивности (фитомасса), так и ее текущего показателя в течение вегетационного периода (годичная продукция). Можно предположить, что для оценки реализации продукционного потенциала ольхи в различных условиях произрастания текущие показатели продукционного процесса характеризуются большей чувствительностью по сравнению с накопленными.

Близкие значения массы стволов и надземной фитомассы древостоев в сравниваемых типах сероольшаников при существенных различиях в годичной продукции этих фракций позволяют сделать предположение о меньшей интенсивности процессов отпада в гидрофильных сероольшаниках, для подтверждения которого необходимы дальнейшие исследования.

Коэффициент продуктивности (или эффективности работы) ассимиляционного аппарата (Уткин, 1975), равный отношению годичной продукции надземной части древостоя к массе листьев, в гидрофильных сероольшаниках в инвариантный период относительно постоянен и составляет в среднем  $3.08 \pm 0.12 \text{ т т}^{-1}$  ( $\sigma = 0.30$ ;  $n = 6$ ). В неморально-кисличных сероольшаниках в интервале от 10 до 37 лет его величина также не зависит от возраста и равняется  $4.77 \pm 0.32 \text{ т т}^{-1}$  ( $\sigma = 0.86$ ;  $n = 7$ ), что на  $1.69 \text{ т т}^{-1}$  больше. Статистическая обработка данных показала, что гидрофильные и неморально-кисличные сероольшаники достоверно (доверительный уровень 95%) различаются между собой по коэффициенту продуктивности ассимилирующих органов. Полученные результаты свидетельствуют о перспективности использования коэффициента продуктивности ассимилирующих органов для оценки влияния условий произрастания на продуктивность различных древесных пород и необходимости дальнейших исследований в этом направлении.

Продукционный потенциал древесной породы и степень его реализации помимо величины и структуры годичной продукции в инвариантный период характеризуются его продолжительностью, возрастом древостоя в момент начала и окончания. По имеющимся данным временные

параметры инвариантного периода в рассматриваемых типах сероольшаников довольно близки. Однако в полной мере сопоставить продукционный потенциал древостоев ольхи и степень его реализации в различных экологических условиях с этих позиций на данном этапе не представляется возможным, так как не установлены точный возраст древостоя в момент начала и окончания инвариантного периода и его продолжительность. Это связано, прежде всего, с отсутствием данных о биологической продуктивности гидрофильных сероольшаников на начальных стадиях их роста и развития, а также в возрасте старше 41 г. Кроме того, временные рамки инвариантного периода могут быть определены с известной долей условности, так как его начало и окончание могут варьировать вследствие индивидуальных особенностей роста и развития древостоя.

**Заключение.** Гидрофильные (таволговые) сероольшаники по запасу древесины и надземной фитомассе древостоев сопоставимы с неморально-кисличными сероольшаниками и относятся к высокопроизводительным лесным экосистемам. В ходе их роста и развития, как и в развитии насаждений мягколиственных пород неморально-кисличной группы типов леса, выявлен инвариантный период, в течение которого продукционная инвариантность проявляется, по крайней мере, в двух формах: по величине годичной продукции и по ее фракционному составу.

Наличие инвариантного периода в развитии гидрофильных сероольшаников расширяет понятие продукционной инвариантности и позволяет рассмотреть в этом аспекте древостой ольхи серой, занимающие различные местообитания, для решения вопроса об их продукционной равноценности в отношении данной породы. Установлено, что в указанный период древостой гидрофильных сероольшаников, почвы которых характеризуются повышенным увлажнением, уступают неморально-кисличным по величине годичной продукции надземной части древостоев и стволов, характеризуются меньшей величиной коэффициента продуктивности ассимилирующих органов по сравнению с неморально-кисличными. Таким образом, продукционный потенциал ольхи серой в условиях гидрофильной группы типов леса реализуется в меньшей степени. Полученные результаты могут быть использованы при решении целого ряда задач теоретического и прикладного характера: оценка сырьевого значения и экологической роли древостоев, бонитировка местообитаний, оценка продукционно-разнообразия лесных биогеоценозов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Борисова М.А., Богачев В.В., Маракаев О.А.* Лесные формации западного флористического района Яро-

славской области // *Известия Самарского НЦ РАН.* 2012. Т. 14. № 1(4). С. 974–977.

*Вомперский С.Э.* Лес и болото: особенности круговорота веществ и проявления биосферной роли // *Лесоведение.* 1991. № 6. С. 54–64.

*Гульбе Я.И.* Фракционная структура фитомассы и годичной продукции древостоев и деревьев серой ольхи // *Анализ продукционной структуры древостоев.* М.: Наука, 1988. С. 85–103.

*Гульбе Я.И.* Динамика биологической продуктивности южнотаежных древостоев ольхи серой (на примере Ярославской области): Дис. ... канд. биол. наук (03.00.16). М., 2012. 167 с.

*Гульбе Я.И.* Динамика биологической продуктивности южнотаежных древостоев ольхи серой // *Комплексные стационарные исследования в лесах южной тайги (памяти М.В. Рубцова).* М.: Товарищество научных изданий КМК, 2017. С. 99–124.

*Ермолова Л.С., Гульбе Т.А., Гульбе Я.И.* Фитоценотическая структура гидрофильных сероольшаников в южной тайге // *Современная ботаника в России. Труды XIII съезда Русского ботанического общества и конференции “Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна” (Тольятти 16–22 сентября 2013).* Т. 2: Систематика и география сосудистых растений. Сравнительная флористика. Геоботаника. Тольятти: Кассандра, 2013. С. 211–212.

Лесной план Ярославской области 2011 г. // Сайт Департамента лесного хозяйства Ярославской области. URL: [http://www.yarregion.ru/depts/dlh/docsDocuments/L\\_%20п\\_Яр\\_обл\\_22\\_03\\_2011.rar](http://www.yarregion.ru/depts/dlh/docsDocuments/L_%20п_Яр_обл_22_03_2011.rar) (дата обращения: 10.12.2015)

*Осинов В.В., Соколов А.А., Шахова О.В.* Территориальное размещение типов леса в связи с рельефом и гидрографической сетью // *Лесоводственные исследования в подзоне южной тайги.* М.: Наука, 1977. С. 86–92.

*Палуметс Я.К.* Распределение фракций фитомассы ели европейской в зависимости от возраста и климатических факторов // *Лесоведение.* 1988. № 2. С. 34–40.

*Рождественский С.Г., Уткин А.И.* О продукционной инвариантности растительного покрова // *Вертикально-фракционное распределение фитомассы в лесах.* М.: Наука, 1986. С. 207–215.

*Рождественский С.Г., Уткин А.И., Гульбе Я.И., Каплина Н.Ф.* Древостой мелколиственных пород как инвариантные продукционные системы // *Анализ продукционной структуры древостоев.* М.: Наука, 1988. С. 214–224.

*Усольцев В.А.* Фитомасса и первичная продукция лесов Евразии. Екатеринбург: УрО РАН, 2010. 570 с.

*Уткин А.И.* О показателях лесных биогеоценозов // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 1975. Т. 80. № 2. С. 95–107.

*Уткин А.И., Гульбе Я.И., Ермолова Л.С.* Первичная продуктивность сероольшаников в Ярославской области // *Лесоведение.* 1980. № 3. С. 69–80.

*Уткин А.И., Гульбе Я.И., Ермолова Л.С.* Сероольшаники Большесельского района Ярославской области и их первичная биологическая продуктивность // *Биологическая продуктивность лесов Поволжья.* М.: Наука, 1982. С. 110–142.

Уткин А.И., Рождественский С.Г., Гульбе Я.И., Каплина Н.Ф. Продукционная инвариантность древостоев // Лесоведение. 1988. № 2. С. 12–23.

Юркевич И.Д., Гельтман В.С., Парфенов В.И. Сероольховые леса и их хозяйственное использование. Минск: Изд-во Академии наук БССР, 1963. 142 с.

Ярмишко В.Т. Конкурентные взаимовлияния ели и лиственных пород в зоне корневых систем // Лесное хоз-во, лесная, деревообрабатывающая и целлюлозно-бумажная промышленность. 1976. Вып. 4. С. 51–53.

Aosaar J., Vaik M., Uri V. Biomass production potential of grey alder (*Alnus incana* (L.) Moench.) in Scandinavia and Eastern Europe: A review // Biomass & Bioenergy. 2012. V. 45. P. 11–26.

Lõhmus K., Mander Ü., Tullus H., Keedus K. Productivity, buffering capacity and resources of grey alder forests in Es-

tonia // Short Rotation Willow Coppice for Renewable Energy and Improved Environment. Uppsala: Swedish University of Agricultural Sciences, 1996. P. 95–105.

Mander Ü., Kuusemets V., Ivask M. Nutrient dynamics of riparian ecotones: a case study from the Porijõgi River catchment, Estonia // Landscape & Urban Planning. 1995. V. 31. P. 333–348.

Mander Ü., Kuusemets V., Lõhmus K., Muring T. Efficiency and dimensioning of riparian buffer zones in agricultural catchments // Ecological Engineering. 1997. V. 8. P. 299–324.

Waring R.H. Site, leaf area, and phytomass production of trees // In: Benecke, U. and Davis, M.R. (eds). Mountain Environments and Subalpine Tree Growth. New Zealand Forest Service. Technical Paper 70. Wellington, New Zealand, 1980. P. 125–135.

## Biological Productivity of Hydrophilic Grey Alder Forests in Yaroslavl Oblast

Ya. I. Gulbe<sup>1</sup>\*, T. A. Gulbe<sup>1</sup>, A. Ya. Gulbe<sup>1</sup>, and L. S. Yermolova<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Institute of Forest Science RAS, Sovetskaya 21, Uspenskoe, Moscow region, 143030 Russia

\*E-mail: goulbe@ilan.ras.ru

Received 26 December 2018

Edited 8 April 2019

Accepted 8 October 2019

Phytomass and annual biomass production of grey alder (*Alnus incana* (L.) Moench) were determined per fractions in 12-, 13-, 22-, 31-, 34- and 41-years old hydrophilic (meadowsweet) grey alder forests. In 41-years old grey alder forest stand, the aboveground phytomass reaches 141.46 t ha<sup>-1</sup>, with stems responsible for 85.2% (120.53 t ha<sup>-1</sup>), crown frames – 12.1% (17.15 t ha<sup>-1</sup>), foliage – 2.6% (3.64 t ha<sup>-1</sup>), generative organs – 0.1% (0.14 t ha<sup>-1</sup>). Hydrophilic grey alder forests were found to be comparable to nemoral-oxalis grey alder forests of similar age in their yield of timber, stems and crown frames biomass. During their growth and development an invariant period was discovered, during which the size of the annual production of aboveground biomass bears little dependence on the age of forest stands and is close to maximal in given conditions (8–9 t ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>) with rather stable distribution among fractions (stems contributing 47.0%, crown frames – 19.7%, foliage – 33.3%). Using the invariant period as a basis, a comparative analysis of a potential production of hydrophilic grey alder and nemoral-oxalis grey alder forest stands was carried out. It was discovered that hydrophilic grey alder forests have smaller annual production of stands than the nemoral-oxalis ones, with smaller annual stem biomass production, that is not compensated by slightly higher amounts of foliage production; as well as smaller productivity index of photosynthetic complex.

*Keywords:* grey alder, hydrophilic grey alder forests, aboveground phytomass, aboveground annual production, production invariance, southern taiga.

### REFERENCES

Aosaar J., Vaik M., Uri V. Biomass production potential of grey alder (*Alnus incana* (L.) Moench.) in Scandinavia and Eastern Europe: A review, *Biomass & Bioenergy*, 2012, Vol. 45, pp. 11–26.

Borisova M.A., Bogachev V.V., Marakaev O.A., Lesnye formatsii zapadnogo floristicheskogo raiona Yaroslavskoi oblasti (Forest formations of the western floristic area of Yaroslavl region), *Izvestiya Samarskogo NTs RAN*, 2012, Vol. 14, No. 1(4), pp. 974–977.

Ermolova L.S., Gul'be T.A., Gul'be Ya.I., *Fitotsenoticheskaya struktura gidrofil'nykh serool'shanikov v yuzhnoi taige (Fitocenosi structure in hydrophilic grey alder forests of southern taiga)*, Tol'yatti: Kassandra, 2013, Vol. 2: Sistematika i geografiya sosudistykh rastenii. Sravnitel'naya floristika. Geobotanika, 211–212 p.

Gul'be Y.I., *Dinamika biologicheskoi produktivnosti yuzhnotaieznykh drevostoev ol'khi seroi (Biological productivity dynamics in southern taiga grey alder stands)*, In: *Kompleksnye stacionarnye issledovaniya v lesakh yuzhnoi taigi (pamyati M.V. Rubtsova)* Moscow: Tovarischestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2017, pp. 99–124.

Gul'be Y.I., *Dinamika biologicheskoi produktivnosti yuzhnotaieznykh drevostoev ol'khi seroi (na primere Yaroslavskoi oblasti)*. Dis. ... kand. biol. nauk (Biological productivity dynamics in southern taiga grey alder stands (by the example of the Yaroslavl Oblast) Candidate's biol. sci. thesis), Moscow: 2012, 167 p.

Gul'be Y.I., *Fraktsionnaya struktura fitomassy i godichnoi produktsii drevostoev i derev'ev seroi ol'khi (Fractional structure of phytomass and yearly production of grey alder*

- forest stands and individual trees), In: *Analiz produktsionnoi struktury drevostoev*, Moscow: Nauka, 1988, pp. 85–103.  
[http://www.yarregion.ru/depts/dlh/docsDocuments/L\\_20p\\_Yar\\_obl\\_22\\_03\\_2011.rar](http://www.yarregion.ru/depts/dlh/docsDocuments/L_20p_Yar_obl_22_03_2011.rar) (December 10, 2015).
- Lõhmus K., Mander Ü., Tullus H., Keedus K., Productivity, buffering capacity and resources of grey alder forests in Estonia, In: *Short Rotation Willow Coppice for Renewable Energy and Improved Environment*, Uppsala: Swedish University of Agricultural Sciences, 1996, pp. 95–105.
- Mander Ü., Kuusemets V., Ivask M., Nutrient dynamics of riparian ecotones: a case study from the Porijõgi River catchment, Estonia, *Landscape & Urban Planning*, 1995, Vol. 31, pp. 333–348.
- Mander Ü., Kuusemets V., Lõhmus K., Muring T., Efficiency and dimensioning of riparian buffer zones in agricultural catchments, *Ecological Engineering*, 1997, Vol. 8, pp. 299–324.
- Osipov V.V., Sokolov A.A., Shakhova O.V., Territorial'noe razmeshchenie tipov lesa v svyazi s rel'efom i gidrograficheskoi set'yu (Spatial distribution of forest types in connection with the relief and hydrographic network), In: *Lesovodstvennye issledovaniya v podzone yuzhnoi taigi*, Moscow: Nauka, 1977, pp. 86–92.
- Palumets Y.K., Raspredelenie fraktsii fitomassy eli evropeiskoi v zavisimosti ot vozrasta i klimaticheskikh faktorov (Norway spruce phytomass distribution as a function of age and climatic factors), *Lesovedenie*, 1988, No. 2, pp. 34–40.
- Rozhdestvenskii S.G., Utkin A.I., Gul'be Ya.I., Kaplina N.F., Drevostoi melkolistvennykh porod kak invariantnye produktsionnye sistemy (Small-leaved species forest stands as invariant productional systems), In: *Analiz produktsionnoi struktury drevostoev*, Moscow: Nauka, 1988, pp. 214–224.
- Rozhdestvenskii S.G., Utkin A.I., O produktsionnoi invariantnosti rastitel'nogo pokrova (On the productional invariance of vegetation cover), In: *Vertikal'no-fraktsionnoe raspredelenie fitomassy v lesakh*, Moscow: Nauka, 1986, pp. 207–215.
- Usol'tsev V.A., *Fitomassa i pervichnaya produktsiya lesov Evrazii* (Eurasian forest biomass and primary production data), Ekaterinburg: UrO RAN, 2010, 570 p.
- Utkin A.I., Gul'be Ya.I., Ermolova L.S., Pervichnaya produktivnost' serool'shanikov v Yaroslavskoi oblasti (Primary productivity of grey alder forests in Yaroslavl Oblast), *Lesovedenie*, 1980, No. 3, pp. 69–80.
- Utkin A.I., Gul'be Ya.I., Ermolova L.S., Serool'shaniki Bol'shesel'skogo raiona Yaroslavskoi oblasti i ikh pervichnaya biologicheskaya produktivnost' (Grey alder forests of the Bol'shesel'sky region of Yaroslavl Oblast and their primary biological productivity), In: *Biologicheskaya produktivnost' lesov Povolzh'ya* Moscow: Nauka, 1982, pp. 110–142.
- Utkin A.I., O pokazatelyakh lesnykh biogeotsenozov (On some features of forest ecosystems), *Byul. MOIP. Otd. biol.*, 1975, Vol. 80, No. 2, pp. 97–107.
- Utkin A.I., Rozhdestvenskii S.G., Gul'be Ya.I., Kaplina N.F., Produktsionnaya invariantnost' drevostoev (Productional invariance of forest stands), *Lesovedenie*, 1988, No. 2, pp. 12–23.
- Vomperskii S.E., Les i boloto: osobennosti krugovorota veshchestv i proyavleniya biosfernoi roli (Forest and mire: features of material turnover and biospheric role), *Lesovedenie*, 1991, No. 6, pp. 54–64.
- Waring R.H., Site, leaf area, and phytomass production of trees, In: *Mountain Environments and Subalpine Tree Growth. New Zealand Forest Service. Technical Paper 70*, 1980, pp. 125–135.
- Yarmishko V.T., Konkurentnye vzaimovliyaniya eli i listvennykh porod v zone kornevykh sistem (Competitive interrelations between spruce and deciduous trees via the root systems), *Lesnoe khoz-vo, lesnaya, derevoobrabatyvayushchaya i tsellyulozno-bumazhnaya promyshlennost'*, 1976, Vol. 4, pp. 51–53.
- Yurkevich I.D., Gel'tman V.S., Parfenov V.I., *Serool'khovye lesa i ikh khozyaistvennoe ispol'zovanie* (Grey alder trees and their economic use), Minsk: Izd-vo Akademii nauk BSSR, 1963, 142 p.