

УДК 630*52

В.А. Усольцев

Уральский государственный лесотехнический университет,
Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург

ГЕОГРАФИЯ УДЕЛЬНОЙ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ФИТОМАССЫ ЛЕСОВ И НЕОПРЕДЕЛЕННОСТИ ЕЁ ОЦЕНКИ И ИНТЕРПРЕТАЦИИ

Введение

Биологическая продуктивность лесов понимается как совокупность трех количественных характеристик лесной экосистемы: (1) фитомассы, т/га, (2) чистой первичной продукции (ЧПП), определяемой как количество фитомассы, продуцируемой на единице площади за 1 год, т/га (термин «чистая» означает, что в этом показателе учтены потери на дыхание) и (3) удельной чистой первичной продукции (УдЧПП) как отношения ЧПП к величине фитомассы, выражаемого в относительных единицах или в процентах (Базилевич и др., 1986; Базилевич, Титлянова, 2008; Гульбе и др., 2010).

УдЧПП является важной биопродукционной характеристикой лесных насаждений. Если известно отношение ЧПП к величине фитомассы, то можно получить не только значение ЧПП древостоя по известной его фитомассе, но и одну из важнейших характеристик функционирования лесных экосистем, поскольку УдЧПП характеризует скорость обновления органического вещества фитомассы (Базилевич и др., 1986; Базилевич, Титлянова, 2008). Обратная величина – отношение фитомассы к ЧПП – показывает, за какое время поток ЧПП создает запас фитомассы (Keeling, Phillips, 2007; Базилевич, Титлянова, 2008).

Истоки, или предыстория проблемы

Методические основы определения и аналитического описания УдЧПП восходят к традиционной лесной таксации. В лесной таксации для определения текущего прироста запаса древостоя используется понятие процента текущего прироста стволов, представляющего собой частное от деления текущего объемного прироста древостоя на его запас, выраженное в процентах. Если известны запас древостоя и процент его текущего прироста, то можно приближенно, без рубки деревьев определить текущий прирост запаса древостоя по формуле

$$Z_M = (M \times Z_{отн}) / 100, \quad (1)$$

где Z_M - текущий прирост запаса древостоя, м³/га; M - запас древостоя, м³/га; $Z_{проц}$ - процент текущего прироста запаса древостоя. Величина $Z_{проц}$ может приближенно рассчитываться по формуле В. Пресслера (Pressler, 1865):

$$Z_{проц} = (200 \times n)(M_2 - M_1)/(M_1 + M_2), \quad (2)$$

где M_1 и M_2 - запас древостоя соответственно на начало и конец периода, м³/га; n - продолжительность периода, лет.

Значение $Z_{проц}$ можно определить также по формуле Шнейдера (Орлов, 1929):

$$Z_{проц} = K/(d_{1,3} \times n), \quad (3)$$

где K - коэффициент, который изменяется от 400 до 800 в зависимости от энергии роста дерева и высоты прикрепления кроны; $d_{1,3}$ - диаметр на высоте груди без коры, см; n - число годичных слоев в последнем сантиметре радиуса в сечении ствола на высоте груди.

М.М. Орлов (1928, 1929) приводит таблицу для определения $Z_{проц}$ при значении $K = 400$, что соответствует проценту прироста не по объему, а по площади сечения. Для получения $Z_{проц}$ по объему М.М. Орлов рекомендует прибавлять к табличному значению процент прироста по высоте дерева. У срубленных деревьев он предлагает замерять диаметр на 0,45 высоты ствола вместо диаметра на высоте груди, и в этом случае процент прироста по площади сечения совпадает с процентом прироста по объему (Орлов, 1929). Проценты текущего прироста по запасу древостоев были детально рассмотрены Г.М. Турским (1925) и Н.П. Анучиным (1952).

Показатель процента текущего прироста по запасу стволовой древесины в географическом аспекте никем не исследовался. Его роль была чисто утилитарной: по известному запасу стволовой древесины с его помощью оценить текущий годичный прирост запаса стволовой древесины. Фактически уравнения (1)-(3) характеризуют процент текущего изменения запаса, а не процент текущего прироста, который представляет сумму процента текущего изменения запаса и процента отпада (Крылов, 1967).

А.Г. Крылов (1967) коррелирует проценты текущего прироста по запасу и текущего изменения запаса не с возрастом, а с относительным запасом, представляющим отношение имеющегося запаса к максимально возможному в данных условиях. Зависимость процента текущего прироста от относительного запаса он определяет выражением

$$Z_{проц} = 10[1 - \lg(10M/M_{max})] \quad (4)$$

и зависимость процента текущего изменения запаса от относительного прироста - выражением

$$Z_{проц} = 10\{1 - \lg[(10M/M_{max}) + 1]\}, \quad (5)$$

где M – имеющийся запас, $\text{м}^3/\text{га}$; M_{max} – запас, максимально возможный в данных условиях, $\text{м}^3/\text{га}$. Графическое представление функций (4) и (5) дано на рис. 1. Предложенные А.Г. Крыловым зависимости (4) и (5) играют еще одну утилитарную роль: возможность определить по запасу и проценту текущего прироста запас предел, к которому стремится показатель как имеющегося запаса, так и общей производительности по запасу.

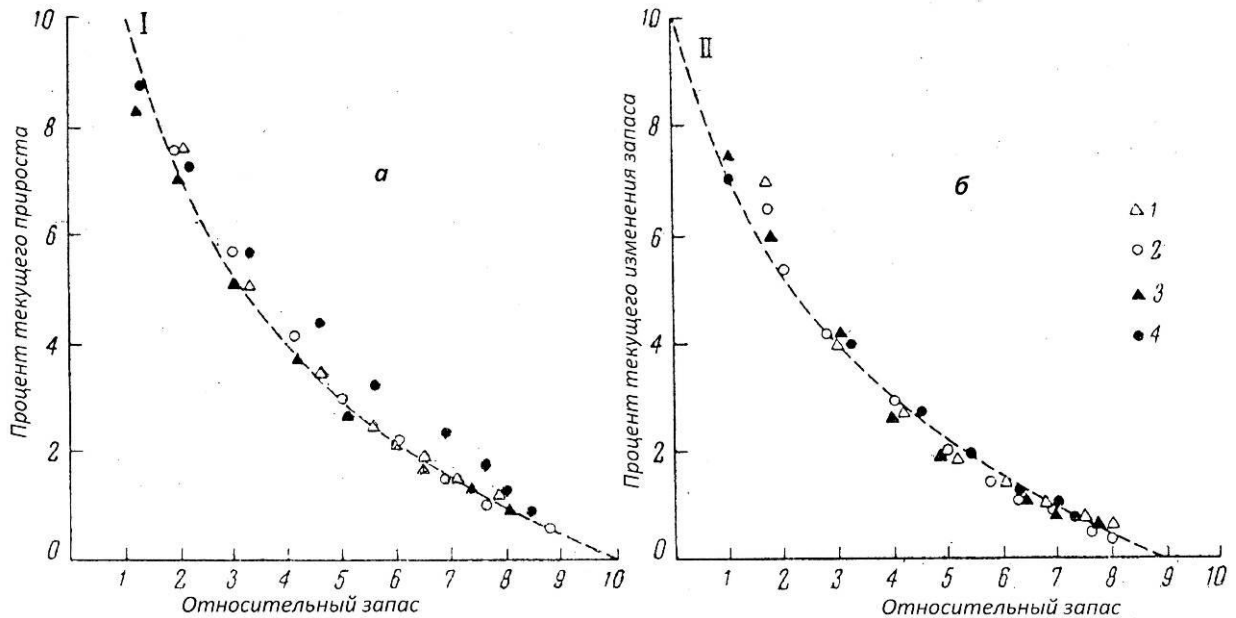


Рис. 1. Зависимость процента текущего прироста (а) и процента текущего изменения запаса (б) от относительного запаса по данным всеобщих таблиц хода роста А.В. Тюрина; I – график функции (4); II – график функции (5); 1 и 2 – сосняки соответственно Ia и II классов бонитета; 3 и 4 – ельники соответственно I и V классов бонитета (Крылов, 1967).

Исследуя в ельниках Прибалтики показатель (Z_v / V) как отношение годовичного объемного прироста Z_v (м^3) дерева к его объему V (м^3), Л.А. Кайрюкштитс (1969) установил, что этот показатель довольно изменчив и зависит от многих параметров: объема ствола, класса развития дерева, класса бонитета и других условий местопроизрастания. Математическое выражение зависимости процента текущего прироста по запасу от возраста и полноты сосновых древостоев Казахского мелкосопочника предложено В.К. Хлюстовым и А.А. Макаренко (1983).

Зависимость относительного объемного прироста или его процента от возраста выражается обычно гиперболической зависимостью, либо функцией Гомпертца, либо иной, близкой по биологическому смыслу, убывающей нелинейной функцией (Науменко, 1946; Кайрюкштитс, 1969; Wenk, 1973a,b; Антанайтис, Загреев, 1981; Бузыкин и др., 1991).

Немецким исследователем Р. Наке (цит. по: Wenk et al., 1990) было проанализировано 16 функций относительного прироста. В частности, М. Проданом (Prodan, 1951) для определения процента текущего прироста

древостоя предложена одна из наиболее приемлемых и имеющих большое практическое значение зависимость:

$$Z_{\text{проц}} = f(D, Z_r), \quad (6)$$

где D – средний диаметр древостоя, см; Z_r – текущий годичный радиальный прирост, мм. На этой основе были разработаны таблицы процентов текущего прироста для хвойных и лиственных пород, широко используемые в лесохозяйственной практике Германии.

В.В. Антанайтис и В.В. Загреев (1981) для нескольких древесных пород уточнили уравнение (6), в частности, для 50-летних осинников они предложили зависимость:

$$Z_{\text{проц}} = 0,838 + 0,043 Z_r + 1,265/D + 37,937 Z_r/D, \quad (7)$$

обеспечивающую точность аппроксимации 0,3-0,5%. Ее графическая интерпретация дана на рис. 2. Уравнение (7) было уточнено путем введения в него параметра возраста древостоя и рассчитано не только для осинников, но и для других основных лесобразующих пород. В.В. Антанайтис и В.В. Загреев (1981) для нескольких древесных пород уточнили названную зависимость и ввели третью независимую переменную – возраст древостоя.

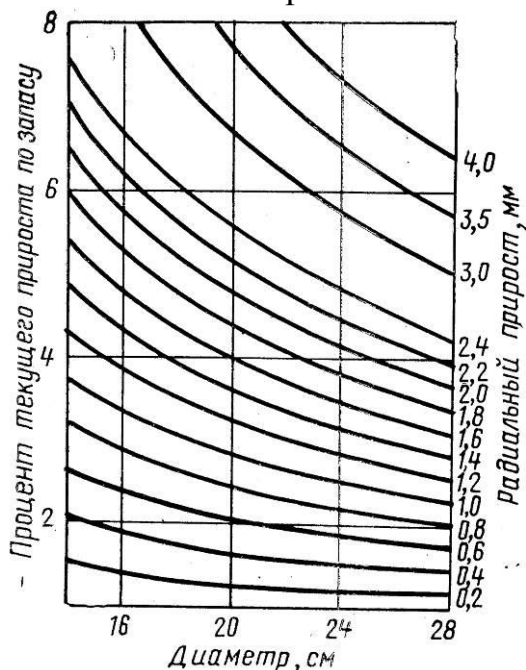


Рис. 2. Зависимость процента текущего прироста по запасу от среднего диаметра древостоя и радиального прироста согласно уравнению (7)

Гюнтер Венк (Wenk, 1969, 1973a,b) ввел понятие относительного прироста $Z_{\text{отн}}$, или относительной скорости роста (relative Wachstumsgeschwindigkeit) древостоя по запасу как отношение текущего объемного прироста к запасу древостоя и использовал его для прогнозирования роста на основе модифицированной им функции Гомпертца (Backman, 1938)

$$Z_{\text{отн}} = \exp[-c_1 A (1 - \exp[-c_2 A (1 - \exp[-c_3 A])])], \quad (8)$$

где A – здесь и далее возраст древостоя, лет. Константа c_1 в формуле (8) является наиболее важным параметром, зависящим от древесной породы и условий произрастания и изменяется в диапазоне от 0,15 до 0,40; константа c_2 варьирует в пределах от 0,5 до 5,0 и константа c_3 , характеризующая ско-

рость роста в первые годы жизни древостоя, изменяется в пределах от 0,15 до 1,0. Значения названных констант подбираются эмпирическим путем. Их влияние на характер возрастного изменения относительного прироста показано на рис. 3 и 4.

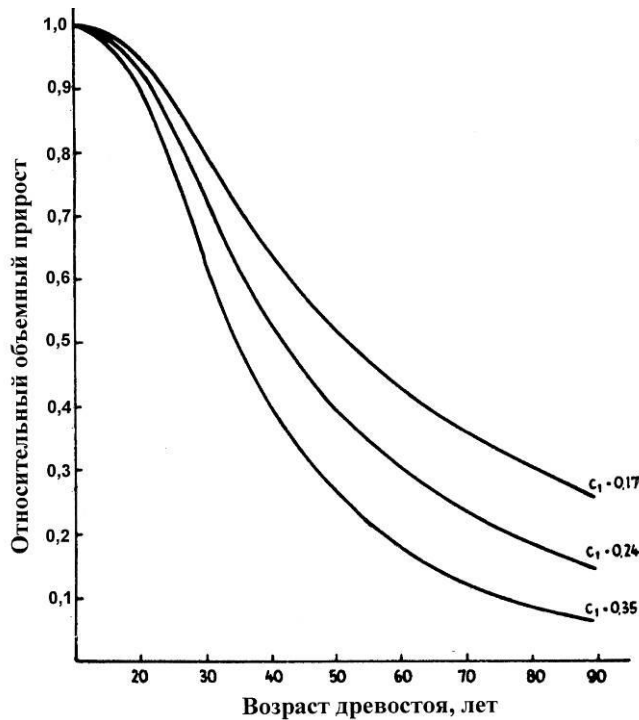


Рис. 3. Изменение относительного объемного прироста при различных значениях константы c_1 и неизменных значениях c_2 и c_3 в уравнении (8) (Wenk, 1973a)

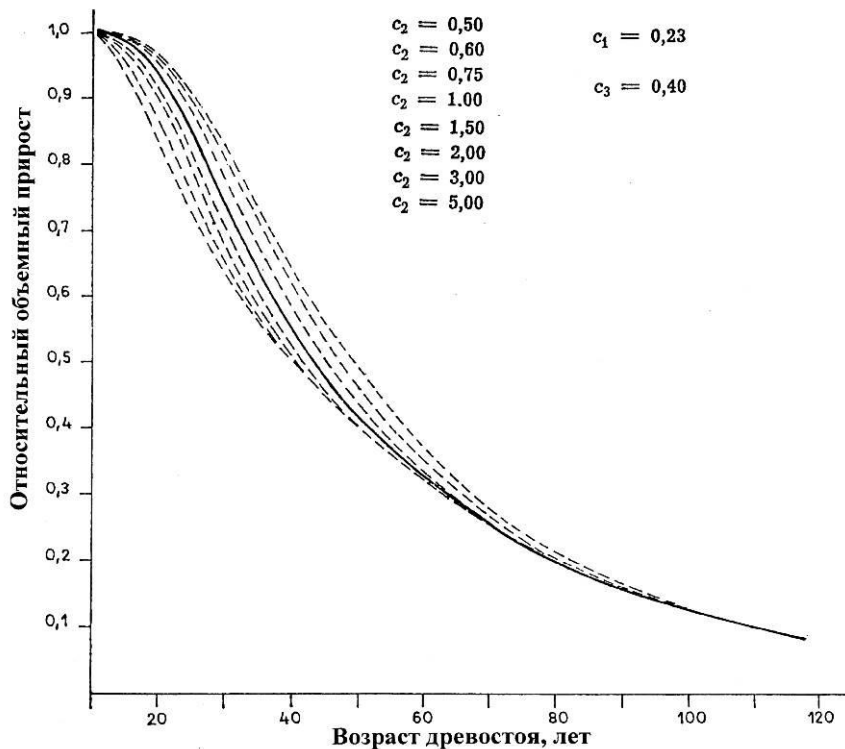


Рис. 4. Изменение относительного объемного прироста при различных значениях константы c_2 и при постоянной величине $c_1 = 0,23$ и $c_3 = 0,40$ в уравнении (8) (Wenk et al., 1990). Сплошная линия соответствует значению $c_2 = 1,0$.

А.И. Бузыкин с соавторами (1991) отношение объемного прироста к запасу древостоя (m^3/m^3) назвали удельной продуктивностью, и на примере

сосняков и лиственничников разнотравно-зеленомошных в Приангарье показали монотонно убывающий характер зависимости названного показателя от возраста древостоя (рис. 5). Авторы (Бузыкин и др., 1991) делают вывод: «В пределах фиксированного возраста деревьев и древостоев независимо от их параметров удельную продуктивность можно считать относительно стабильным показателем продукционного процесса» (с. 24).

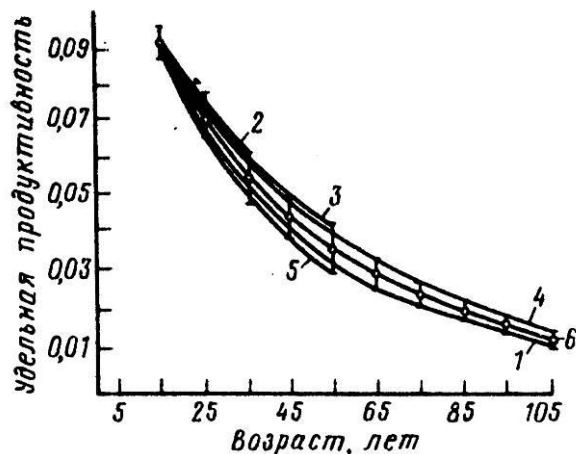


Рис. 5. Изменение удельной продуктивности древостоев с возрастом: 1-3 – лиственничные; 4-5 – сосновые и 6 – усредненные данные (Бузыкин и др., 1991).

К аналогичному выводу пришла И.В. Паламарчук (2013), проанализировав данные таблиц биологической продуктивности сосняков Северной Евразии, составленных

В.А. Усольцевым (2002) путем совмещения регрессионных многофакторных моделей фитомассы с традиционными таблицами хода роста сосняков разных классов бонитета в разных экорегионах. По упомянутым таблицам ею рассчитано относительное текущее изменение фитомассы разных фракций как частное от деления разности ее запасов за текущие 20 лет к запасу в данном возрасте. Проанализировав возрастную динамику полученных относительных показателей в диапазоне использованных таблиц биопроductивности, И.В. Паламарчук установила, что эта динамика имеет общий характер, т.е. на статистически значимом уровне не зависит ни от класса бонитета древостоев, ни от района их произрастания (рис. 6).

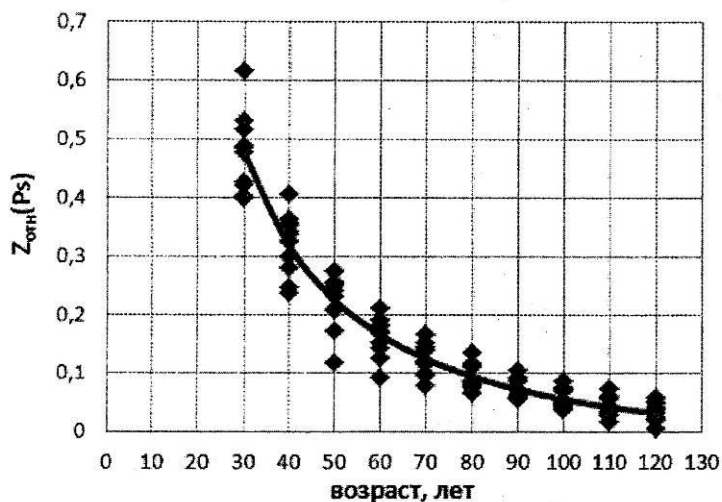


Рис. 6. Возрастная динамика относительного текущего изменения фитомассы стволов разных классов бонитета сосняков в разных районах их произрастания (Паламарчук, 2013).

Таким образом, в традиционной лесной таксации при моделировании удельной продук-

тивности (процента прироста по запасу) древостоев возраст учитывался как необходимая переменная, объясняющая изменчивость искомого показателя.

Однако при первых попытках анализа и моделирования соотношения «ЧПП: фитомасса» возраст древостоев игнорировался, и пытались вывести некую обобщенную линейную зависимость, единую для всех древесных и кустарниковых видов (рис. 7).

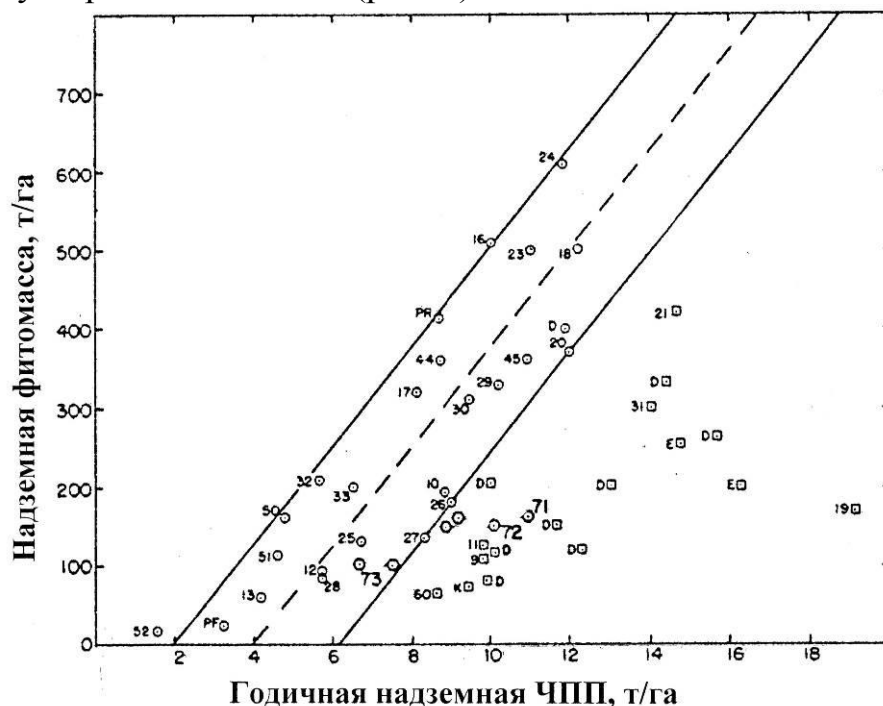


Рис. 7. Взаимосвязь надземной фитомассы и соответствующей ЧПП (Whittaker et al., 1974); кружками обозначены данные для климаксовых и предклимаксовых североамериканских и европейских древесных и кустарниковых видов, включая кипарисовые редины; квадратами – молодняки хвойных и лиственных древесных видов.

Очевидно, взаимосвязь «фитомасса: ЧПП» (или $P \sim Z$) обусловлена чисто теоретическими предпосылками: фитомасса является непосредственной функцией годичной продукции, и оба показателя лимитируются одними и теми же экологическими факторами, такими как температура, обеспеченность влагой и элементами питания, хотя величина фитомассы зависит и от других неучтенных факторов (Keeling, Phillips, 2007).

Американские исследователи (Whittaker, Likens, 1973; Whittaker et al., 1974), собрав все имеющиеся на тот момент данные о соотношении «фитомасса: ЧПП» для североамериканских и европейских древесных и кустарниковых видов (обозначены кружками на рис. 7), вывели их линейную взаимосвязь

$$P_{abo} = 0,625 Z_{abo} - 250, \quad (9)$$

где P_{abo} и Z_{abo} – здесь и далее соответственно надземная фитомасса и соответствующая годичная ЧПП (т/га), а их отношение (Z_{abo}/P_{abo}) представляет собой удельную ЧПП (УдЧПП) насаждений. На рис. 7 в верхнюю часть доверительной зоны регрессии вошли исключительно климаксовые (спелые и перестойные), а в нижнюю – предклимаксовые насаждения. Молодняки хвойных и лиственных древесных видов (обозначены квадратами за

пределами доверительной зоны) были исключены из регрессионного анализа так же, как крупноствольные древостой секвой.

В ходе МБП существенно повысилось количество информации о биопродуктивности лесов, и результаты программы были опубликованы в виде сводки (DeAngelis et al., 1981). Американскими исследователями (O'Neill, DeAngelis, 1981) данные МБП были наложены на график, показанный на рис. 7, вернее, лишь на ту его часть, которая соответствует доверительной зоне регрессии (9) с включенными в анализ климаксовыми и предклимаксовыми насаждениями (Whittaker, Likens, 1973). Оказалось, что данные МБП для спелых насаждений в основной своей части легли в доверительный интервал регрессии (9), за исключением молодых культур вечнозеленых древесных видов (рис. 8). Как и предыдущие исследователи, названные авторы (O'Neill, DeAngelis, 1981) выбраковали все фактические данные, выходящие за пределы доверительной зоны линейной регрессии (9), а поскольку данные для спелых насаждений в обоих случаях уложились в доверительную зону регрессии (9), то они подтвердили ее правомерность.

При расчете уравнения (9) (Whittaker, Likens, 1973; Whittaker et al., 1974) и при последующем его подтверждении (O'Neill, DeAngelis, 1981) были использованы фактические данные временных пробных площадей, на которых был учтен полный фракционный состав (стволы, ветви и листва), и соответственно надземная фитомасса и ЧПП получены путем суммирования фитомассы и ЧПП составляющих компонентов. ЧПП фракций фитомассы при этом оценивалась ретроспективно (Усольцев, 2007). Однако фактический материал охватывал сравнительно небольшой интервал годичной ЧПП, от 2 до 16 т/га, включая в основном бореальную зону и в меньшей степени – зону умеренных лесов. Для наиболее продуктивных тропических лесов данные отсутствовали.

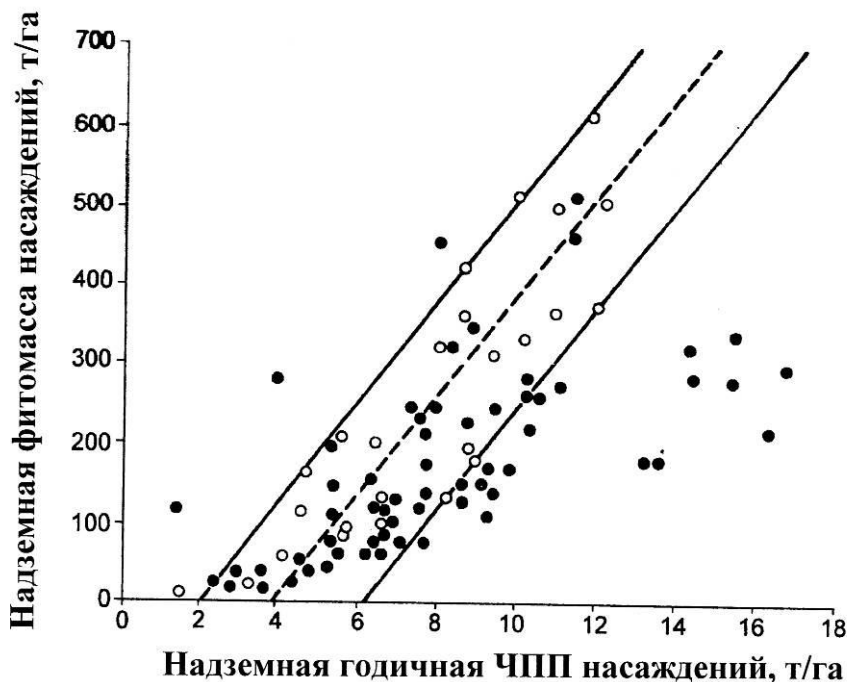


Рис. 8. Взаимосвязь надземной фитомассы и соответствующей ЧПП; пустые кружки – данные Р. Уиттекера и Г. Лайкенса (Whittaker, Likens, 1973); сплошные кружки – данные 117 определений по материалам МБП (O'Neill, DeAngelis, 1981)

С целью охватить весь диапазон климатических условий Х. Килинг и О. Филипс (Keeling, Phillips, 2007) использовали расчетный метод определения фитомассы и ЧПП на основе глобальных сводок аллометрических уравнений для фитомассы деревьев разных пород. При этом ЧПП определялась не ретроспективно, а в режиме реального времени роста насаждений как разность запасов фитомассы за некоторый период времени плюс ее отпад и опад за этот же период (Усольцев, 2007). Они проанализировали данные около 190 спелых насаждений разных пород в зонах бореальных, умеренных и тропических лесов четырех континентов (кроме Австралии)

Полученный результат разительно отличается от выводов предшественников: зависимость «фитомасса: ЧПП» имеет не линейный, как на рис. 7 и 8, а колоколообразный либо асимптотический характер (рис. 9). Надземная фитомасса на 1 га нарастает и достигает пика при величине ЧПП, равной 15-20 т/га в год, затем выходит на плато при ЧПП, равной 20-30 т/га в год либо постепенно снижается при годичной ЧПП > 30 т/га. Применив критерий Акайке (Akaike, 1974) авторы установили, что колоколообразная закономерность является наиболее вероятной.

Если при линейной зависимости $P \sim Z$ (см. рис. 7 и 8) по мере увеличения ЧПП с 8 до 15 т/га УдЧПП остается на уровне 2-3%, то при колоколообразной (см. рис. 9) она монотонно возрастает и при ЧПП, равной 5, 20 и 32 т/га, составляет соответственно 4, 7 и 13%. Х. Килинг и О. Филипс (Keeling, Phillips, 2007) снижение фитомассы и соответствующее увеличение УдЧПП при высоких значениях ЧПП в тропических лесах объясняют ускоренным круговоротом веществ и некоторыми эдафическими факторами, отмечая, тем не менее, наличие неопределенностей в исследуемом продукционном процессе и необходимость дальнейших углубленных исследований.

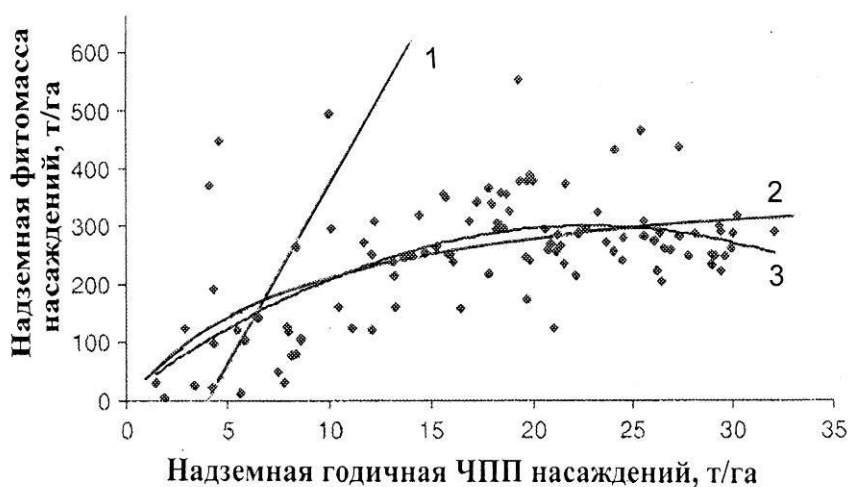


Рис. 9. Зависимость надземной фитомассы от соответствующей ЧПП насаждений в зонах бореальных, умеренных и тропических лесов:

1 – по уравнению (7) (Whittaker, Likens, 1973; O'Neill, DeAngelis, 1981);

2 – по кривой, выходящей на плато $P_{abo} = 403,6 Z_{abo} / (Z_{abo} + 9,08)$, $R^2 = 0,36$; (10)

3 – по квадратичной параболе $P_{abo} = 11,0 + 25,33Z_{abo} - 0,555(Z_{abo})^2$, $R^2 = 0,33$ (11) (Keeling, Phillips, 2007).

Нелинейный характер зависимости $Z \sim P$ на примере 96 насаждений двухвойной сосны китайской (*Pinus tabulaeformis* Carr.) показан в Китае в зоне умеренных лесов (Fang et al., 1996): ЧПП нарастает по мере увеличения фитомассы, но не пропорционально, а с замедлением темпа нарастания (рис. 10, слева). Названную зависимость авторы описали уравнением

$$1/Z_{tot} = 0,0166 + 5,71/P_{tot}; R^2 = 0,86, \quad (12)$$

где Z_{tot} и P_{tot} – здесь и далее соответственно общая (надземная и подземная) ЧПП и соответственно фитомасса (т/га).

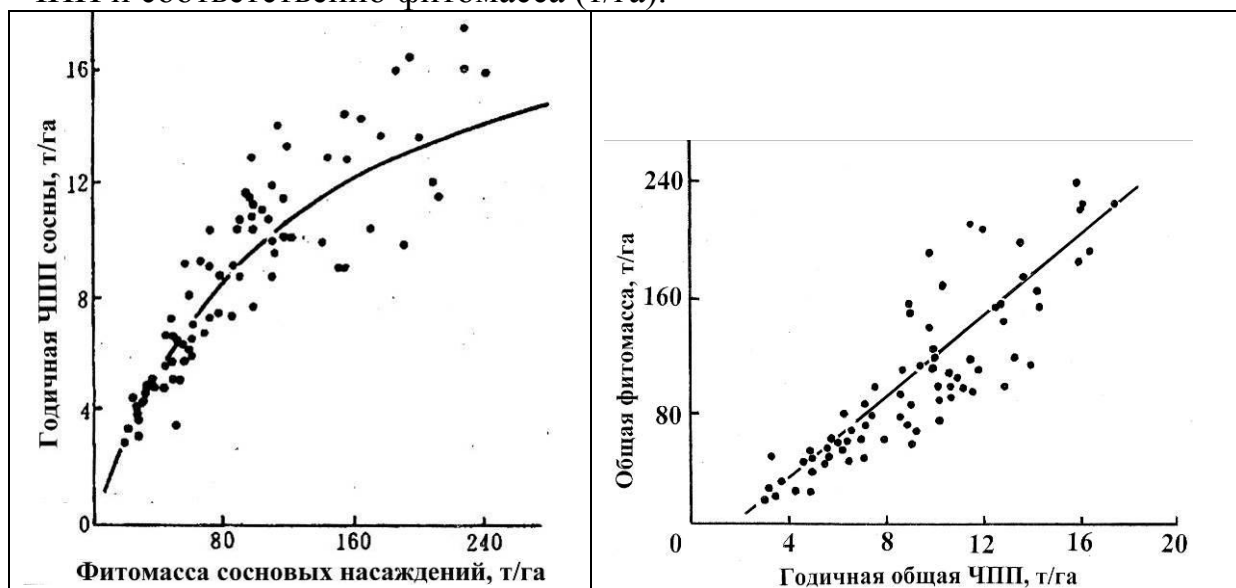


Рис. 10. Зависимость общей ЧПП от фитомассы (слева) по уравнению (12) и общей фитомассы от общей ЧПП (справа) по уравнению (13) в 96 насаждениях *Pinus tabulaeformis* Китая (Fang et al., 1996)

Однако поле распределения фактических данных в координатах $Z - P$ (см. рис. 10, слева) вполне можно описать линейной функцией. С целью привести упомянутую линейную зависимость в соответствие с графиками на рис. 7 - 9, поле распределения данных (см. рис. 10, слева) автором развернуто на 90° , т.е. оси координат поменяны местами (рис. 10, справа), и рассчитано уравнение

$$P_{tot} = 14,19 Z_{tot} - 29,09; R^2 = 0,77. \quad (13)$$

Если в случае линейной зависимости $P \sim Z$, показанной на рис. 7 и 8), УдЧПП по мере увеличения ЧПП с 8 до 15 т/га остается на уровне 2-3%, то согласно линейной зависимости (13) с увеличением ЧПП с 3 до 12 т/га УдЧПП сосняков Китая снижается с 21 до 8%.

Анализ более полной базы данных общей ЧПП и фитомассы *Pinus tabulaeformis* для зоны умеренных лесов и субтропиков (от 33 до 43⁰ с.ш.) в количестве 160 определений (Усольцев, 2010) подтвердил линейный ха-

рактер взаимосвязи названных показателей (рис. 11), которая описана автором уравнением

$$P_{tot} = 11,09 Z_{tot} + 1,98; R^2 = 0,76. \quad (14)$$

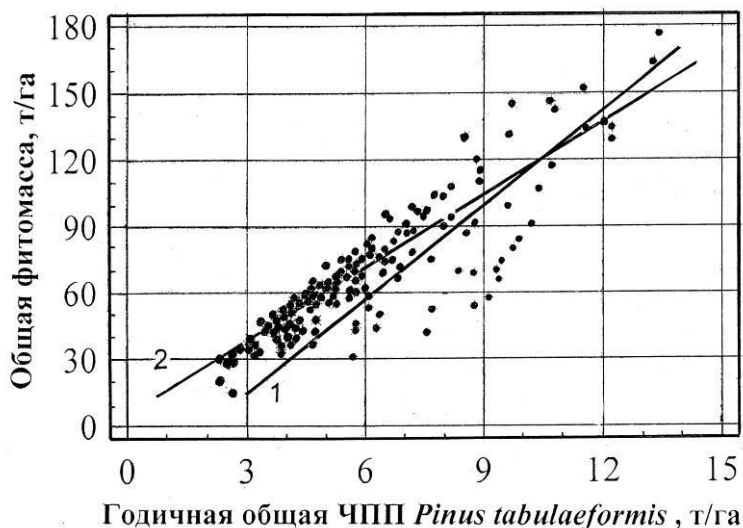


Рис. 11. Зависимость общей ЧПП от фитомассы в 160 насаждениях *Pinus tabulaeformis* Китая; 1 – по уравнению (13); 2 – по уравнению (14).

Несмотря на то, что тренды изменения зависимостей по уравнениям (13) и (14) близки, величина УдЧПП во втором случае (линия 2 на рис. 11) практически не изме-

няется по мере увеличения ЧПП и остается на уровне 8-9%.

Трудоемкость получения фактических данных ЧПП насаждений существенно превышает таковую при определении их фитомассы, по причине чего в базах данных количество определений фитомассы в шесть раз больше, чем ЧПП (Усольцев, 2010). Очевидно, что получение значений ЧПП по известной фитомассе насаждений ($Z \sim P$) более актуально, чем наоборот ($P \sim Z$).

А.И. Уткин с соавторами (2004), исследовав соотношения $Z \sim P$ для восьми лесобразующих древесных пород Северной Евразии не пошли по пути своих предшественников (рис. 7 и 8), отбраковывавших молодые и приспевающие насаждения, не вписывавшиеся в их представление о линейной зависимости $P \sim Z$, и модифицировали соотношение $Z \sim P$ путем включения в регрессионную зависимость возраста древостоя (A , лет).

По данным фитомассы и ЧПП разных древесных пород, полученным на 420 пробных площадях Северной Евразии, они рассчитали серию уравнений вида:

$$Z_{abo} = a_0 + a_1 (P_{abo} / A). \quad (15)$$

R^2 уравнений (15) составил: для сосны обыкновенной 0,741, для ели 0,672, для дуба 0,697, для березы 0,729, для осины 0,380, для липы 0,322, для ольхи черной 0,622 и для ольхи серой 0,680.

В частности, для сосняков (*Pinus sylvestris* L.) в возрасте от 9 до 202 лет с надземной фитомассой от 5 до 368 т/га А.И. Уткин с соавторами (2004) предложили уравнение

$$Z_{abo} = 0,7 + 2,5(P_{abo} / A), \quad (16)$$

табулированием которого автором получена его графическая интерпретация (рис. 12), показывающая, что возраст существенно влияет на соотношение ЧПП и фитомассы сосняков. Верхняя линия для возраста 10 лет на рис. 12, учитывает возрастную категорию древостоев, отбракованную на рис. 7 и 8 (при развороте графиков на 90°).

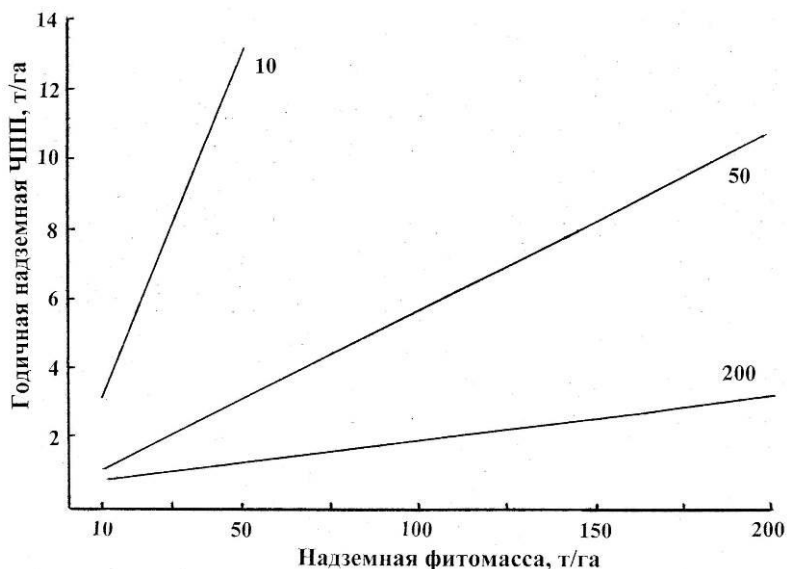


Рис. 12. Зависимость ЧПП от фитомассы сосны обыкновенной (т/га) для возраста 10, 50 и 200 лет (показан цифрами), полученная по уравнению (16) (данные 217 пробных площадей)

Я.И. Гульбе с соавторами (2010), в отличие от предшественников, провели анализ не прямого соотношения

$Z \sim P$, скорректированного возрастом древостоя, как в уравнении (16), а относительного показателя Z_{abo}/P_{abo} (УдЧПП) в зависимости от возраста по аналогии с процентом текущего прироста по запасу или с относительным текущим изменением фитомассы (см. рис. 3 - 6). На основе базы данных пробных площадей по надземной фитомассе и ЧПП в количестве 208 древостоев для сосны обыкновенной, 74 – ели, 24 – дуба, 47 – березы, 18 – осины и 20 – ольхи серой они предложили серию уравнений

$$\ln(Z_{abo}/P_{abo}) = a_0 - a_1 \ln A. \quad (17)$$

Выражение (17) описывает монотонно убывающую закономерность изменения УдЧПП с возрастом древостоя. R^2 уравнений (17) варьирует в диапазоне от 0,754 до 0,968. Путем табулирования уравнений (17) по задаваемым значениям возраста древостоя получена табл. 1, показывающая, что у всех пород УдЧПП резко снижается с возрастом, а после 100 лет снижение незначительно.

При сравнении рис. 3 и 4, с одной стороны, и рис. 5 и таблицы 1, с другой, становится очевидным, что относительная продуктивность сосняков и лиственничников Приангарья (Иркутская область) и лесообразующих пород РФ на порядок ниже аналогичного показателя для древостоев ели, пихты и бука Центральной Европы. Для лесов Башкирии по данным Р.Ш. Кашапова (2002), УдЧПП составила 4,0, а по данным В.А. Усольцева с соавторами (2009) 6,8%. Для подзоны южной тайги в Бурятии этот пока-

затель установлен на уровне 1,1 (Тулохонов и др., 2006), а для основных лесных формаций Китая 12,0% (Fang et al., 1996).

Таблица 1

Зависимость надземной УдЧПП (кг/кг) древостоев лесообразующих пород от возраста (Гульбе и др., 2010)

Возраст, лет	Древесная порода					
	Сосна	Ель	Дуб	Береза	Осина	Ольха
10	0,317	0,258	0,322	0,319	0,261	0,232
20	0,150	0,139	0,161	0,155	0,145	0,126
30	0,097	0,096	0,108	0,101	0,103	0,088
40	0,071	0,074	0,081	0,075	0,080	0,068
50	0,056	0,061	0,065	0,059	0,066	0,056
60	0,046	0,052	0,054	0,049	0,057	0,048
70	0,039	0,045	0,046	0,042	0,050	-
80	0,033	0,040	0,040	0,036	0,045	-
90	0,029	0,036	0,036	0,032	-	-
100	0,026	0,033	0,032	0,029	-	-
110	0,024	0,030	0,029	0,026	-	-
120	0,022	0,028	0,027	-	-	-
130	0,020	0,026	0,025	-	-	-
140	0,018	0,024	0,023	-	-	-
150	0,017	-	0,022	-	-	-

Это означает, что относительная стабильность возрастного тренда удельной продуктивности древостоев (см. рис. 5) имеет локальный характер, тем не менее, даже в пределах одного экорегиона названный показатель может различаться в несколько раз. Кроме того, эта видимая стабильность не подтверждена статистически и не обоснована методологически. Поэтому данный показатель должен исследоваться на основе многофакторного регрессионного моделирования в географическом аспекте. Унифицированный характер относительного изменения фитомассы сосняков (см. рис. 6) можно объяснить тем, что в данном случае не учтен ежегодный отпад фракций фитомассы, который может различаться в сосняках разных классов бонитета и в разных экорегионах.

Итак, установили, что количественное описание соотношения $Z \sim P$ (или $P \sim Z$) крайне противоречиво, а из всех действующих на него факторов исследовано влияние лишь возраста древостоя. В предыдущей статье для некоторых древесных пород Евразии были показаны статистически значимые закономерности изменения ЧПП одновременно по двум градиентам - зональному (сумма эффективных температур) и меридиональному (индекс континентальности климата). В настоящей статье предпринята попытка исследования подобных закономерностей для УдЧПП елово-пихтовых насаждений Евразии.

Объекты и методы исследования

В качестве исходного материала для сравнительного анализа принята база данных о ЧПП и фитомассе лесных насаждений Евразии, в частности, ее выборка для елово-пихтовых насаждений на территории от Великобритании до юга Китая, характеристика которой приведена в предыдущей статье.

С целью выявления географических закономерностей в изменении биопродуктивности елово-пихтовых лесов на территории Евразии положение пробных площадей, на которых было выполнено определение ЧПП и фитомассы, было нанесено нами на карту-схему климатических поясов Евразии и на карту-схему изоконт, рассчитанных по С.П. Хромову (см. рис. 4 и 5 предыдущей статьи)

Автором предпринята попытка построить по материалам сформированной базы данных систему регрессионных оценочных моделей УдЧПП и выявить региональные различия по показателям УдЧПП стволов, ветвей, хвои и корней елово-пихтовых насаждений, а также – общие закономерности ее распределения в пределах ареалов в Евразии.

Результаты и обсуждение

Итак, база данных о УдЧПП елово-пихтовых насаждений структурирована, т.е. каждая пробная площадь географически позиционирована: пробные площади каждого климатического пояса (от 1-го до 5-го на рис. 4 предыдущей статьи) соотнесены с индексами континентальности (от 55 до 95%, по С.П. Хромову; см. рис. 5 предыдущей статьи), и выполнен многофакторный регрессионный анализ географической ординации УдЧПП согласно следующей структуре трехфакторного уравнения:

$$\ln(ZR_i) = a_0 + a_1(\ln A) + a_2 \ln(Zon) + a_3(\ln Zon)^2 + a_4 \ln(IC) + a_5(\ln IC)(\ln Zon), \quad (18)$$

где ZR_i - УдЧПП i -й фракции фитомассы (стволы, хвоя, ветви, корни, надземная и общая - соответственно ZR_S , ZR_F , ZR_B , ZR_R , ZR_A и ZR_T), %; Zon – номер климатического пояса (от 1 до 5); IC – индекс континентальности, %. Характеристика уравнений (18) дана в табл. 2. Все константы в (18) здесь и далее значимы на уровне P_{95} и выше.

Табулированием уравнений (18) по задаваемым значениям возраста древостоев, номера климатического пояса и индекса континентальности получена трехходовая таблица. Из нее взяты значения УдЧПП в возрасте древостоев 100 лет для климатических поясов от 1 до 5 при индексе континентальности, равном 75% и построена диаграмма (рис. 13). При этом графики расчетных значений УдЧПП надземной (рис. 13д) и общей (рис.

13е) фитомассы построены не по данным суммирования ее по фракциям, а путем табулирования соответствующих уравнений (18).

Таблица 2

Характеристика уравнений (18) для елово-пихтовых насаждений Евразии

Зависимые переменные	Константы и независимые переменные						R^2	SE
	a_0	a_1 (lnA)	a_2 ln(Zon)	a_3 (lnZon) ²	a_4 ln(IC)	a_5 (lnIC)(lnZon)		
ln(ZR _S)	-2,3326	-0,9925	0,2496	-0,0900	1,6824	-	0,846	0,34
ln(ZR _F)	0,1051	-0,3568	-1,1255	0,6810	1,1187	-	0,600	0,26
ln(ZR _B)	22,813	-0,8195	0,5382	-0,3621	-4,0754	-	0,739	0,43
ln(ZR _R)	9,3226	-0,8898	-1,6139	0,5405	-0,7310	-	0,793	0,39
ln(ZR _A)	11,469	-0,8680	-9,3871	-	-1,3391	2,0699	0,919	0,20
ln(ZR _T)	2,3443	-0,7736	-1,2722	0,4539	0,7798	-	0,850	0,27

Данные диаграмм на рис. 13 показывают, что изменение УдЧПП различных фракций фитомассы в климатическом градиенте при фиксированном индексе континентальности имеет различный характер. УдЧПП хвои снижается от первого ко второму климатическому поясу, а по мере дальнейшего продвижения в южном направлении увеличивается. УдЧПП ветвей имеет прямо противоположный тренд. УдЧПП стволов монотонно возрастает от первого к пятому климатическому поясу, а УдЧПП корней, напротив, снижается в том же направлении. В том же направлении снижается и УдЧПП надземной и общей фитомассы.

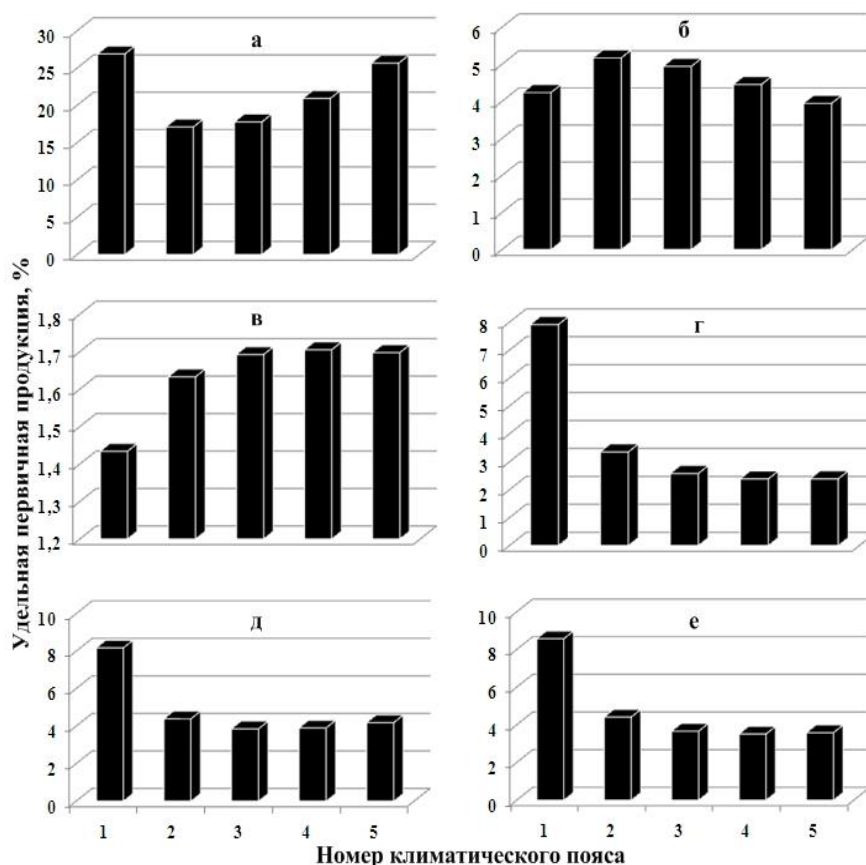


Рисунок 13. Изменение расчетных показателей УдЧПП хвои (а), ветвей (б), стволов (в), корней (г), надземной (д) и общей (е) в возрасте 100 лет по климатическим поясам при индексе континентальности, по С.П. Хромову, равном 75%

Далее, из итоговой таблицы взяты значения УдЧПП в возрасте деревьев 100 лет для индексов континентальности от 55 до 95% в юж-

ном умеренном климатическом поясе (номер 3) и построена диаграмма (рис. 14). При этом, как и в предыдущем случае, графики расчетных значений УдЧПП надземной (рис. 14д) и общей (рис. 14е) фитомассы построены путем табулирования соответствующих уравнений (18).

Согласно полученным диаграммам на рис. 14, по мере приближения к полюсу континентальности УдЧПП хвои, стволов, надземной и полной фитомассы возрастает, а УдЧПП ветвей и корней – снижается.

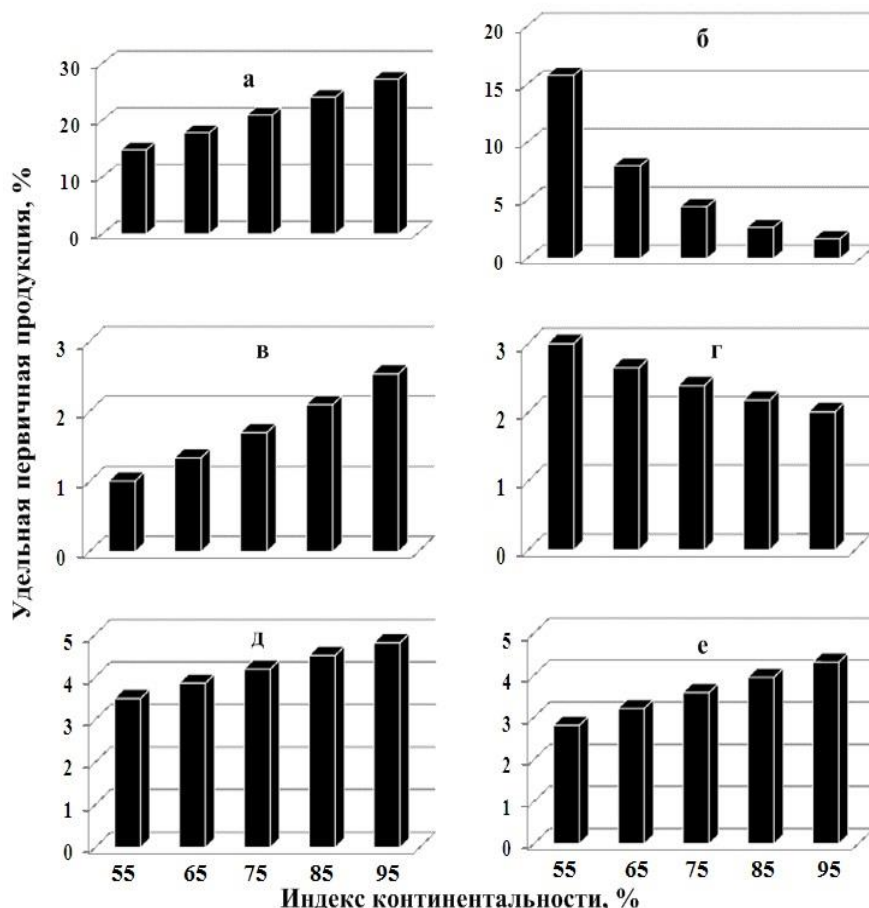


Рис. 14. Связь расчетных показателей УдЧПП хвои (а), ветвей (б), стволов (в), корней (г), надземной (д) и общей (е) в возрасте 100 лет с индексом континентальности, по С.П. Хромову, в южном умеренном климатическом поясе (номер 3 на рис. 4 предыдущей статьи)

Чтобы выяснить, насколько обоснованно принят индекс континентальности С.П. Хромова в качестве одного из климатических показателей при моделировании географических закономерностей распределения УдЧПП лесных экосистем и влияет ли выбор индекса континентальности на исследуемую закономерность, УдЧПП надземной фитомассы проанализирована в связи с градиентом климатических поясов и другим индексом континентальности, - по Л.Г. Полозовой (1954).

Для этого данные надземной УдЧПП (ZR_A), взятые для возраста 100 лет из выше упомянутой трехвходовой таблицы, полученной по уравнениям (18), были сопряжены с зональностью и индексами континентальности климата, снятыми с карты-схемы изоконт Л.Г. Полозовой (рис. 15), и выполнен регрессионный анализ УдЧПП в связи с номером климатического пояса (Zon) и индексом континентальности, по Л.Г. Полозовой (ICP),%. Получена зависимость:

$$\ln ZR_A = 0,936 - 0,311 \ln(Zon) + 0,170 \ln(ICP); \quad R^2 = 0,810. \quad (19)$$

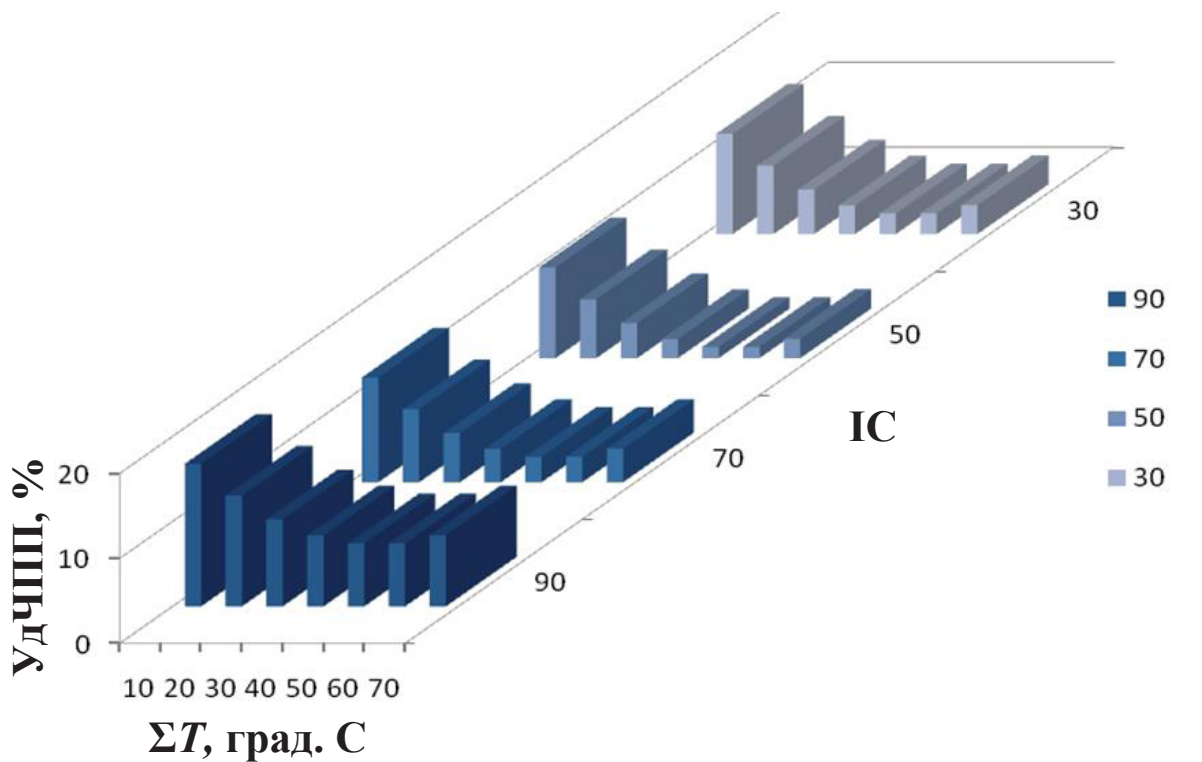


Рис. 17. Зависимость УдЧПП березняков Северной Евразии в возрасте 55 лет от индекса континентальности (IC) и суммы эффективных температур выше +5⁰С (ΣT)

Однако прямо противоположная закономерность изменения УдЧПП по зональному градиенту была установлена для 100-летних кедровников Евразии (рис. 18): в направлении от подзоны хвойно-широколиственных лесов Китая к подзоне средней тайги Урала УдЧПП снижается с 6 до 3%, тогда как в спелых елово-пихтовых насаждениях и березняках в том же направлении на статистически значимом уровне выявлена тенденция ее увеличения.

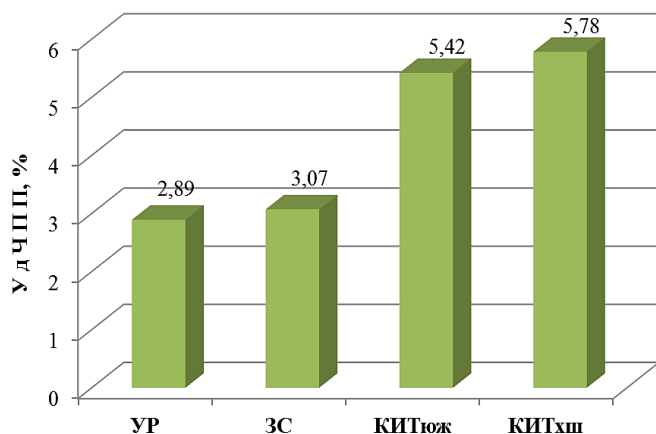


Рис. 18. Региональное изменение общей (надземной и подземной) УдЧПП кедровников в возрасте 100 лет. УР – Уральская провинция, средняя тайга; ЗС – Западно-сибирская провинция, южная тайга; КИТюж – северо-восток Китая, южная тайга; КИТхш – то же, хвойно-широколиственные леса (Усольцев, 2013).

Таким образом, мы сталкиваемся с существенной неопределенностью при интерпретации географии УдЧПП разных древесных пород. Показатель УдЧПП, как было упомянуто выше, представляет одну из важнейших характеристик функционирования лесных экосистем, которая дает количественное выражение

скорости обновления органического вещества фитомассы (Базилевич и др., 1986) или, другими словами, показывает удельную скорость процесса: как быстро «работает» или «превращается» один грамм вещества (Keeling, Phillips, 2007; Базилевич, Титлянова, 2008). Но может ли идти названный процесс у разных древесных пород (с одной стороны, елово-пихтарники и березняки, а с другой – кедровники) в противоположных направлениях по одному и тому же географическому градиенту?

Некоторый вклад в упомянутую неопределенность может вносить тот факт, что анализировались в большинстве своем, во-первых, не чистые, а смешанные древостои с различным участием пород, и, во-вторых, разные экорегионы иногда были представлены как разными родами (например, пихта сибирская – *Abies sibirica* Ldb. и пихта китайская – *Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.), так и разными древесными породами в пределах одного рода (например, кедр сибирский на Урале и в Сибири и корейский – на Дальнем Востоке). Необходимо отметить, что в последнем случае УдЧПП древостоев кедра корейского примерно вдвое выше, чем у кедра сибирского, по всем фракциям фитомассы. При этом по запасам стволовой древесины соотношение прямо противоположное, а по запасам фитомассы различие двух пород статистически не значимо (Усольцев, 2013). Однако чем вызвано это различие, биологическими свойствами пород или климатическими факторами, пока неизвестно. Возможно, оно связано просто с недостаточным объемом экспериментального материала в кедровниках, особенно по Сибири: 37 пробных площадей в кедровниках против 101 и 479 соответственно в березняках и елово-пихтарниках.

В одних случаях совместный анализ разных древесных пород был вызван невозможностью их расчленения по экорегионам (при совместном произрастании ели и пихты в бореальной зоне, а также ели Вильсона и пихты Георга в зоне смешанных лесов Китая), а в других – невозможностью произрастания одной и той же древесной породы на всей территории Евразии (например, пихт европейской или сибирской или китайской), в результате чего ареалы той или иной древесной породы или даже того или иного рода (например, *Abies* и *Cunninghamia*) были приурочены к определенным экорегионам.

Последнее явление в хорологии растений (Толмачев, 1962) известно как замещение видов: замещающие, или викарирующие виды растений возникают в случаях геологически давнего разобщения когда-то сплошного ареала. Если мы хотим исследовать географию УдЧПП в максимально широких географических диапазонах, то с явлением замещения видов (пород) мы сталкиваемся неизбежно.

Выше заданный вопрос порождает, в свою очередь, еще один: действительно ли УдЧПП означает «скорость превращения органического вещества» или, в других терминах, интенсивность круговорота веществ (элементов питания), поскольку рассчитывается как отношение ЧПП к наличной фитомассе без учета ее отпада и опада? Может быть, это опреде-

ление в большей мере соответствовало бы действительности, если вместо наличного запаса фитомассы в формулу УдЧПП включать производительность фитомассы, т.е. наличную фитомассу плюс весь ее отпад и опад на тот или иной момент времени? А может быть, в данном случае мы сталкиваемся с двумя взаимосвязанными «скоростными» процессами, а именно с приходной и расходной составляющими единого продукционного цикла, единого процесса круговорота веществ?

Действительно, если потенциальная (предельная) ЧПП и производительность фитомассы (сумма наличной фитомассы и ее отмершей части на данный момент времени), определяемые при прочих равных условиях (например, возраста) тепло- и влагообеспеченностью местообитания, стабильны, а УдЧПП при тех же условиях возрастает, это означает, что одна из составляющих производительности фитомассы, а именно наличная фитомасса, включенная в знаменатель формулы УдЧПП, уменьшается. Это означает также, что вторая составляющая производительности фитомассы, а именно отмершая ее часть (мортмасса), возрастает, а при условии стабильности лесной экосистемы должна возрастать и скорость ее разложения.

Таким образом, чисто теоретически в условиях стабильной (климаксовой) экосистемы скорость продуцирования (УдЧПП) и скорость разложения накопленных детритов (Титлянова, Тесаржова, 1991; Мухин, 1987; Германова, 2000; Тарасов, 2002; Сафонов, 2006) должны взаимно уравновешиваться. Однако в реальных локальных условиях баланс «входа» и «выхода» в экосистемах разных древесных пород либо «сильно плюсовой», либо «сильно минусовой» (Ведрова, 2005; Бобкова и др., 2006; Пристова, 2006; Базилевич, Титлянова, 2008).

Можно предположить, что если в одном и том же климатическом градиенте УдЧПП одной древесной породы в климаксовом состоянии возрастает, а другой породы при тех же условиях снижается, то скорость разложения детрита у соответствующих пород меняются местами. В частности, если в некотором температурном градиенте УдЧПП спелых еловых пихтарников и березняков возрастает, а УдЧПП кедровников снижается, то в том же градиенте разложение детрита у первых должно снижаться, а у вторых – возрастать. Возможно ли такое?

При всех неопределенностях и недостатках имеющихся баз данных о фитомассе и ЧПП лесных насаждений (Usol'tsev, 2007), мы можем находить и находим статистически значимые закономерности изменения УдЧПП по климатическим градиентам, привлекая математико-статистические методы. Но по оценке запасов мортмассы и скорости ее разложения в экосистемах тех или иных древесных пород информация сегодня настолько мала и сомнительна, что о выводе статистически значимой географической закономерности в изменении скорости разложения мортмассы не может быть речи. Если при оценке ЧПП на планетарном уровне установлены зависимости ее от климатических факторов, то при

оценке экосистемной продукции (разности между ЧПП и «дыханием» разлагающейся органики) подобные зависимости статистически не значимы (Luuyssaert et al., 2007).

Иными словами, мы не можем поверить закономерность изменения УдЧПП закономерностью скорости разложения детрита. Пока мы можем лишь подтвердить или отвергнуть те или иные географические закономерности изменения УдЧПП на примере других древесных пород, например, лиственницы или сосны обыкновенной. Из всех лесообразующих пород последняя наиболее представлена в базе данных по ЧПП и УдЧПП в количестве около 930 определений (Усольцев, 2010), т.е. она примерно вдвое больше, чем по елово-пихтарникам, и это предполагает получение более значимых географических закономерностей в изменении их УдЧПП по сравнению с елово-пихтарниками.

Правда, есть принципиальные возражения (устное сообщение профессора В.В. Кузьмичева) против возможности установления общих биологически, экологически и климатически обусловленных географических закономерностей изменения УдЧПП лесов, и их невозможно пока опровергнуть.

Во-первых, большинство елово-пихтовых древостоев – разновозрастные, и есть проблема с установлением их среднего возраста. Кроме того, долговечность ели и пихты – разная и к тому же она изменяется по регионам. Поэтому и кривые процента текущего прироста (УдЧПП) будут разные. Во-вторых, пробные площади неравномерно представлены по регионам и возрасту, и неизбежны смещения коэффициентов в сторону преобладающих скоплений. В-третьих, велики принципиальные погрешности в определении УдЧПП. По формуле Пресслера разность запасов в два момента времени делится на их сумму и умножается на 200. Но ошибка разности двух чисел равна сумме их ошибок (как и ошибка суммы), т. е. они удваиваются, к тому же увеличивает погрешность ошибка частного. В-четвертых, велики годовые колебания прироста. Шведские исследователи, например, определяют каждый год текущий прирост в разных частях страны, а потом вносят поправки в соответствии с индексами прироста за охваченный период (5 или 10 лет). Общая ошибка для относительного прироста стволов будет составлять 20-25%, а для других компонентов фитомассы – еще больше. И есть еще ошибки исполнителей, которые пользовались разными методиками. Чтобы разобраться в причинах всех упомянутых неопределенностей, необходимо на простых примерах последовательное, поэтапное рассмотрение всей процедуры вычислений, а для этого пока нет соответствующей базы исходных данных.

Кроме того, есть проблематика корректности математической обработки эмпирической информации (устное сообщение к.ф.-м.н. Г.Б. Кофмана). Применительно к высказанным неопределенностям это означает неустойчивость регрессионных оценок при смещении в одной модели количественных и качественных (кодирующих, категориальных) переменных и

необходимость применения метода GLM – обобщенных линейных моделей. Отдельная проблема касается аддитивности фракционного состава фитомассы, когда суммарный результат регрессионного описания отдельных фракций не равен результату описания фитомассы в целом, и для получения истинного результата необходим (и существует) специальный математический аппарат.

Заключение

Таким образом, можно констатировать два реально возможных направления снятия неопределенностей с географии УдЧПП: (1) исследовать ее по всем лесообразующим породам с выявлением общих, но тем не менее видоспецифичных, а не обезличенных по породному составу (как на рис. 7 - 9) закономерностей, и (2) параллельно с исследованием географии УдЧПП провести географический анализ связи $Z \sim P$ с ее корректировкой посредством учета основных факторов влияния.

Список использованной литературы

Антанайтис В.В., Загреев В.В. Прирост леса. М.: Лесн. пром-сть, 1981. 200 с.

Анучин Н.П. Лесная таксация. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1952. 532 с.

Базилевич Н.И., Гребенщиков О.С., Тишков А.А. Географические закономерности структуры и функционирования экосистем. М.: Наука, 1986. 297 с.

Базилевич Н.И., Титлянова А.А. Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. 381 с.

Бобкова К.С., Тужилкина В.В., Кузин С.Н. Углеродный цикл в еловых экосистемах северной тайги // Экология. 2006. № 1. С. 23-31.

Бузыкин А.И., Исмагилов А.М., Суворова Г.Г., Щербатюк А.С. Оценка продуктивности деревьев и древостоев // Лесоведение. 1991. № 6. С. 16-25.

Ведрова Э.Ф. Деструкционные процессы в углеродном цикле лесных экосистем Енисейского меридиана: Автореф. дис. ...докт. биол. наук. Красноярск: ИЛ СО РАН им. В.Н. Сукачева, 2005. 60 с.

Германова Н.И. Разложение опада как показатель интенсивности круговорота элементов в лесных насаждениях Южной Карелии // Лесоведение. 2000. № 3. С. 30-35.

Гульбе Я.И., Гульбе Т.А., Гульбе А.Я., Ермолова Л.С. Удельная продуктивность фитомассы древостоев основных лесообразующих пород // Лесные экосистемы в условиях изменения климата: биологическая продуктивность, мониторинг и адаптационные технологии. Материалы международной конференции. Йошкар-Ола: МарГТУ, 2010. С. 197-200.

Кайрюкитис Л.А. Научные основы формирования высокопродуктивных елово-лиственных насаждений. М.: Лесн. пром-сть, 1969. 208 с.

Кашанов Р.Ш. О балансе органического углерода в природно-хозяйственной системе Башкортостана // Изв. РГО. 2002. Т. 134. Вып. 3. С. 39-42.

Крылов А.Г. О зависимости текущего прироста древесины от запаса древостоя // Лесоведение. 1967. № 5. С. 90-92.

Мухин В.А. Скорость биодеструкции древесины в северных районах Западно-Сибирской равнины // 3-я Всес. конф. по биоповреждениям, Донецк, 19-21 окт., 1987. Тез. докл. Ч. 1. М., 1987. С. 35-36.

Науменко И.М. Текущий объемный прирост насаждений // Научные записки Воронежского лесохозяйственного ин-та. Т. 9. Воронеж: Воронежское областное книгоиздательство, 1946. С. 121-148.

Норицина Ю.В. Биологическая продуктивность березы в связи с происхождением и географией насаждений: Автореф. дис. ...канд. с.-х. наук. Екатеринбург: УГЛТУ, 2009. 23 с.

Орлов М.М. Лесная вспомогательная книжка для таксации и технических расчетов. М.: Государственное техническое изд-во, 1928. 757 с.

Орлов М.М. Лесная таксация. 3-е изд. Л.: Изд. журн. «Лесное хоз-во и лесн. пром-сть», 1929. 532 с.

Паламарчук И.В. Закономерности роста и накопления фитомассы естественных сосняков (на примере Северной Евразии): Автореф. дис. ...канд. биол. наук. 03.02.01. Оренбург: ОГПУ, 2013. 24 с.

Полозова Л.Г. О характеристике континентальности климата // Известия Всесоюзного географического общества. 1954. Т. 86. № 5. С. 412-422.

Пристова Т.А. Круговорот веществ во вторичном лиственном хвойном насаждении средней тайги // Научные доклады Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН. Вып. 489. Сыктывкар, 2006. С. 1-20.

Сафонов М.А. Скорость микогенной деструкции древесины в лесах Южного Приуралья // Вестник Оренбургского государственного университета. Т. 2. Естественные и технические науки. 2006. № 2. С. 18 – 21.

Тарасов М.Е. Методические подходы к определению скорости разложения древесного детрита // Лесоведение. 2002. № 5. С. 32-38.

Титлянова А.А., Тесаржова М. Режимы биологического круговорота. Новосибирск: Наука, 1991. 150 с.

Толмачев А.И. Основы учения об ареалах: Введение в хорологию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1962. 100 с.

Тулохонов А.К., Пуцукова С.Д., Скулкина Н.А., Кузнецов Ю.А. Вклад лесов Бурятии в баланс стока и эмиссии углерода // География и природные ресурсы. 2006. № 2. С. 41-48.

Турский Г.М. Очерки по теории прироста. М.: Кооперативное изд-во «Жизнь и знание», 1925. 72 с.

ЭКО-ПОТЕНЦИАЛ № 1 (5), 2014

Усольцев В.А. Биологическая продуктивность лесов Северной Евразии: методы, база данных и ее приложения. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 636 с.

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

Усольцев В.А. География биологической продуктивности кедровых экосистем в Азии // *Эко-Потенциал* (Екатеринбург). 2013. № 1-2. С. 47-67.

Усольцев В.А., Азаренок В.А., Бараковских Е.В., Накай Н.В. Депонирование и динамика углерода в фитомассе лесов уральского региона // *Лесная таксация и лесоустройство*. 2009. № 1(41). С. 108-115.

Уткин А.И., Гульбе Я.И., Гульбе Т.А., Замолодчиков Д.Г. Связь надземной чистой первичной продукции с фитомассой и с запасами насаждений (поиск моделей по материалам базы данных) // *Структурно-функциональная организация и динамика лесов. Материалы Всероссийской конференции*. Красноярск: Ин-т леса СО РАН им. В.Н. Сукачева, 2004. С. 477-479.

Хлюстов В.К., Макаренко А.А. Зависимость текущего прироста от полноты древостоев // *Вестник сельскохозяйственной науки Казахстана*. 1983. № 8. С. 88-91.

Хромов С.П. К вопросу о континентальности климата // *Известия Всесоюзного географического общества*. 1957. № 3. С. 221-225.

Akaike H. A new look at statistical model identification // *IEEE Transactions on Automatic Control*. 1974. AU-19. P. 716-723.

Backman G. Drei Wachstumsfunktionen (Verhulst's, Gompertz', Backman's) // *Wilhelm Roux' Arch. Entwicklungsmechanik der Organismen*. 1938. Nr. 138. S. 37-58.

DeAngelis D.L., Gardner R.H., Shugart H.H. Productivity of forest ecosystems studied during the IBP: The woodlands data set // *Reichle D. E. (ed.). Dynamic properties of forest ecosystems. IBP-23. Cambridge: Univ. Press, 1981. P. 567-672.*

Fang J., Liu G., Xu S. Biomass and net productivity of forest vegetation in China // *Acta Ecologica Sinica*. 1996. Vol. 16. No. 5. P. 497-508 (кит., рез. англ.).

Keeling H.C., Phillips O.L. The global relationship between forest productivity and biomass // *Global Ecology and Biogeography*. 2007. Vol. 16. P. 618-631.

Luysaert S., Inglima I., Jung M., Richardson A.D. et al. CO₂ balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database // *Global Change Biology*. 2007. Vol. 13. P. 2509-2537 (doi: 10.1111/j.1365-2486.2007.01439.x).

O'Neill R.V., DeAngelis D.L. Comparative productivity and biomass relations of forest ecosystems // *Dynamic properties of forest ecosystems: IBP-23 (D. E. Reichle, ed.). Cambridge Univ. Press, 1981. P. 411-448.*

Pressler W.R. Das Gesetz der Stammbildung und dessen forstwirtschaftliche Bedeutung insbesondere für den Waldbau höchsten Reinertrags. Leipzig: Arnoldische Buchhandlung, 1865. 153 S.

Prodan M. Messung der Waldbestände. Frankfurt/M: J.D. Sauerländer, 1951. 260 S.

Usol'tsev V.A. Some methodological and conceptual uncertainties in estimating the income component of the forest carbon cycle // Russian Journal of Ecology. 2007. Vol. 38. No. 1. P. 1-10.

Wenk G. Eine neue Wachstumsgleichung und ihr praktischer Nutzen zur Herleitung von Volumenzuwachspozenten // Archiv für Forstwesen. 1969. Bd. 18. S. 1085-1094.

Wenk G. Ertragskundliche Grundlagen der Bestandesbehandlung. DDR; Tharandt: Bereich Forsteinrichtung und forstliche Ertragskunde, 1973a. 237 s.

Wenk G. Mathematische Formulierung von Wachstumsprozessen // Biom. Zeitschrift. 1973b. Bd. 15. S. 345-362.

Wenk G., Antanaitis V., Šmelko Š. Waldertragslehre. Berlin: Deutscher Landwirtschaftsverlag, 1990. 448 S.

Whittaker R.H., Likens G.E. Carbon in the biota // Carbon and the biosphere: proceedings of the 24th Brookhaven Symposium in Biology, Upton, N.Y., May 16-18, 1972 (ed. by G.M. Woodwell and E.V. Pecan). 1973. P. 281-302 (Technical Information Center, US Atomic Energy Commission, Washington, DC).

Whittaker R.H., Bormann F.H., Likens G.E., Siccama T.G. The Hubbard Brook ecosystem study: forest biomass and production // Ecological Monographs. 1974. Vol. 44. P. 233-252.

Автор выражает признательность профессору, д.б.н. Валерию Васильевичу Кузьмичеву и к.ф.-м.н. Григорию Борисовичу Кофману за критический разбор статьи и сделанные замечания.

Рецензент статьи: главный научный сотрудник Ботанического сада УрО РАН, доктор биологических наук, профессор С.Н. Санников.