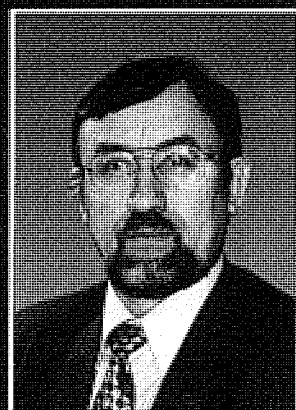


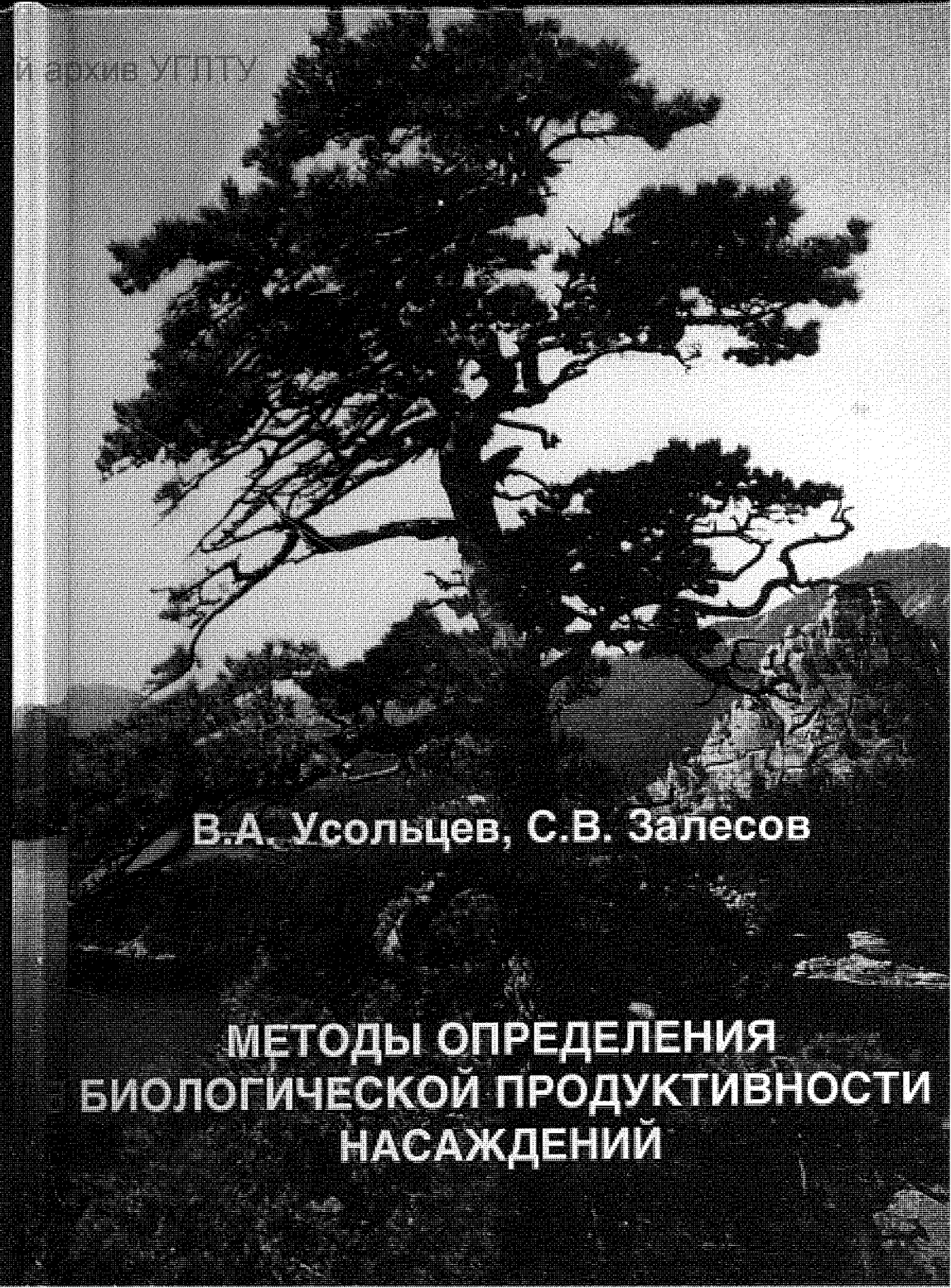
УСОЛЬЦЕВ Владимир Андреевич

Доктор сельскохозяйственных наук профессор, заведующий лабораторией экологии и биопродуктивности растительных сообществ Ботанического сада Уральского отделения РАН и профессор Уральского государственного лесотехнического университета. Автор более 300 научных работ в области оценки и моделирования биологической продуктивности и структуры фитомассы лесов, в том числе монографий «Моделирование структуры и динамики фитомассы древостоев», Красноярск, 1985; «Рост и структура фитомассы древостоев», Новосибирск, 1988; «Биоэкологические аспекты таксации фитомассы деревьев», Екатеринбург, 1997; «Формирование банков данных о фитомассе лесов», Екатеринбург, 1998; «Фитомасса лесов Северной Евразии: база данных и география», Екатеринбург, 2001; «Фитомасса лесов Северной Евразии: нормативы и элементы географии», Екатеринбург, 2002; «Фитомасса лесов Северной Евразии: предельная продуктивность и география», 2003.



ЗАЛЕСОВ Сергей Вениаминович

Доктор сельскохозяйственных наук профессор, почетный работник высшего профессионального образования, заслуженный лесовод Российской Федерации, проректор по научной работе Уральского государственного лесотехнического университета. Автор более 250 научных работ по проблеме повышения продуктивности и устойчивости лесов. Среди них учебники «Лесоводство», «Недревесная продукция леса», учебные пособия «Лесная пирология», «Лесоведение», «Повышение продуктивности лесов», монографии «Деградация и демутиация лесных экосистем в условиях нефтегазодобычи», «Повышение продуктивности сосновых лесов Урала».



В.А. Усольцев, С.В. Залесов

МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ НАСАЖДЕНИЙ

В.А. Усольцев, С.В. Залесов

МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ
БИОЛОГИЧЕСКОЙ
ПРОДУКТИВНОСТИ НАСАЖДЕНИЙ

Екатеринбург
2005

УДК 630*52:630*174.754 + 630*16:582.475.4 + 630*587 + 630*425

Усольцев В.А., Залесов С.В.

Методы определения биологической продуктивности насаждений: Моногр. — Екатеринбург: Урал. гос. лесотехн. ун-т, 2005. 147 с. ISBN 5—94984—049—6

На основании анализа обширного перечня отечественной и зарубежной литературы, а также результатов собственных исследований предложены современные методы определения фитомассы основных компонентов лесного насаждения и его первичной продукции.

Работа имеет цель оказать методическую помощь студентам, аспирантам и преподавателям высших учебных заведений лесного и биологического профилей в проведении научных исследований по изучению биологической продуктивности насаждений.

Печатается по решению редакционно-издательского совета Уральского государственного лесотехнического университета.

Рецензенты:

доктор биологических наук, профессор **А.К. Махнев**
руководитель группы плодовых растений Ботанического сада УрО РАН, доктор сельскохозяйственных наук **А.П. Кожевников**

На первой странице обложки: Озеро Боровое в Северном Казахстане. Справа на первом плане — скала Ок-Жетпес (Не достанешь стрелой), внизу — скала Жумбак-Тас (Камень-Загадка) посреди Голубого залива. Фото Ю.И. Куйдина.

© Уральский государственный
лесотехнический университет, 2005
© В.А. Усольцев, С.В. Залесов, 2005.

ISBN 5—94984—049—6

ВВЕДЕНИЕ

Согласно концепции устойчивого развития промышленно развитые страны в рамках Протокола Киото в 1997 г. взяли обязательства о снижении эмиссии парниковых газов на 8 % в течение 10 лет. Протокол Киото обязывает научное сообщество разработать стратегию компенсации промышленных выбросов биологической фиксацией атмосферного углерода как основного биогена планеты и стимулирует, по существу, первый шаг человечества в направлении познания биологии глобального углеродного цикла.

Сегодня биологическая продуктивность лесов рассматривается как их основная характеристика, определяющая ход процессов в лесных экосистемах и используемая в целях экологического мониторинга, устойчивого ведения лесного хозяйства, моделирования продуктивности лесов с учетом глобальных изменений, изучения структуры и биоразнообразия лесного покрова, оценки углерододепонирующей емкости лесов (Fowler et al., 2002). Необходимость разработки новых методов оценки запасов углерода, поглощаемого лесами из атмосферы и депонированного в лесных экосистемах, признана в 1997 г. XI Всемирным лесным конгрессом в г. Анталя в Турции (Итоги..., 2000). Сегодня международный рынок «углеродных» проектов достигает 10 млрд долларов в год, из которых 4,5 млрд приходится на долю США (Курбанов, 2002; Кондратьев, 2004), и он продолжает расти.

Однако вследствие чрезвычайной нехватки информации о фактических запасах фитомассы лесов во всем их многообразии, некорректных экстраполяций и несовершенства применяемых методик точность имеющихся оценок депонируемого в лесной фитомассе углерода совершенно неприемлема для целей прогнозирования глобальной экологической ситуации. Как в 1960-е годы эти оценки на планетарном уровне различались на порядок, варьируя в пределах от 4 (Müller, 1960) до 41 Гт (Deevey, 1960), так и спустя 30 лет, снизившись по общему уровню вчетверо, они тем не менее сохранили десятикратный перепад — от 1 (Kräuchi, 1993) до 10 Гт (Global..., 1991). Поэтому не удивительно, что роль лесных экосистем в глобальных биосферных циклах разными исследователями оценивалась с точностью до наоборот: от отрицательной (Woodwell et al., 1978) до положительной (Кобак и др., 1980).

На состоявшейся в Праге в июне 2004 г. конференции представителей европейских стран, подписавших Протокол Киото, посвя-

щенной совершенствованию методов инвентаризации парниковых газов, все доказывали положительный вклад лесов своих стран в углеродный баланс при очевидной нарушенности их природных ландшафтов и неопределенностях методического характера, в частности, применении экспертных оценок (а не корректных количественных методов) при расчетах углеродного цикла лесных экосистем. В итоге эти оценки для одного и того же объекта инвентаризации CO₂, полученные по разным методикам, никак между собой не связаны, т. е. представляют случайную величину (Schoene, 2002).

После ратификации Россией Протокола Киото в октябре 2004 г. для нашей страны открываются новые перспективы в оценке биосферной роли национальных лесов. Для России, располагающей 22 % площади планетарных лесов, оценка углерододепонирующей роли лесного покрова особенно актуальна. Это может обеспечить высокие экологические и экономические выгоды, поскольку удельные затраты на сокращение 1 т выбросов CO₂ в России на два порядка ниже, чем в США и Японии (Ануфриев, 2004). С другой стороны, на Россию приходится 70 % девственных лесов северного полушария, и именно девственные леса России (а не сельвакультура, т. е. искусственные леса, которыми покрыта вся Западная Европа) представляют собой ценность, превышающую ценность российских минерально-сырьевых ресурсов (Кондратьев и др., 2002).

Н. В. Тимофеев-Ресовский (1968), рассматривая способы повышения продуктивности биосферы, подчеркивал, что для начала «нужно точно инвентаризовать наше живое окружение» (с. 12). Для оценки роли лесов в глобальных биосферных циклах первоочередное значение имеют экспериментальные данные о их биологической продуктивности. Понятие *биологическая продуктивность* включает в себя две взаимосвязанные составляющие: *фитомасса* лесного насаждения, выраженная в тоннах абсолютно сухого вещества на 1 га, и *первичная продукция* — количество фитомассы, произведенной насаждением на единице площади в единицу времени.

Соответственно различаются и методы определения названных двух составляющих биопродуктивности насаждений. Одни из них довольно точны, но чрезвычайно трудоемки, другие, напротив, легко реализуемы, но не обеспечивают необходимой точности. В связи с вышеизложенным сегодня чрезвычайно важно попытаться найти компромиссные варианты в методических подходах, сформу-

лировать некоторые общие принципы и наметить круг нерешенных вопросов.

Авторы вслед за В. Бемом (Böhm, 1979) отдают себе отчет в том, что любое издание методического характера означает одновременно приглашение к его критическому разбору, которое подкрепляется в данном случае еще и попыткой совместить трудно совместимое, а именно, полезность и доступность изложения для начинающих с его нетривиальностью для профессионалов. И тем не менее, авторы надеются, что оно будет полезным для широкого круга как начинающих исследователей, так и специалистов в области оценки биопродуктивности лесных экосистем. Авторы благодарят канд. физ.-мат. наук Кофмана Г.Б. и проф. д-ра биол. наук Шавнина С.А. за ценные комментарии при обсуждении ключевых вопросов работы, а также докторов Христиана Вирта, Эрнста-Детлефа Шульце и Мартину Мунд (Германия), Христиана Хоффмана (Швейцария), Сюзанну Леттенс (Бельгия), Данило Молликоне (Италия), Ноеля Ле Гоффа и Жана-Марка Отторини (Франция), Рюносукэ Татено и Такуя Каджимото (Япония) за активное содействие в обеспечении литературными источниками.

1. МЕТОДЫ ПОЛУЧЕНИЯ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ДАННЫХ О ФИТОМАССЕ НАСАЖДЕНИЙ

1.1. Определение надземной фитомассы древостоев

1.1.1. Закладка пробных площадей

Лесные насаждения в лесном фонде характеризуются чрезвычайно большим разнообразием и на планах лесонасаждений (планах) представлены в виде так называемых выделов — исходных единиц лесоинвентаризации, однородных по условиям произрастания, составу древесных пород, возрасту, строению, полноте, значениям таксационных показателей и т. д. Чтобы получить представление о фитомассе и первичной продуктивности насаждений, можно в каждом выделе сплошь вырубить все деревья, разделив каждое по фракциям (ствол, ветви, листва, корни), взвесить каждую фракцию в отдельности, пересчитать их массу на абсолютно сухое состояние и получить суммарное значение. Очевидно, что подобный метод практически не может быть осуществлен вследствие чрезвычайно большой трудоемкости.

Поэтому в лесной таксации применяется прием «оценки общего по его части», или так называемый выборочный метод, т. е. метод определения биопродуктивности всего лесного массива по составляющим его насаждениям, в которых закладываются соответствующие пробные площади. Последние должны быть репрезентативными, т. е. типичными для определенной категории насаждений. Только в этом случае они могут характеризовать интересующую нас категорию, или совокупность насаждений, однородную по определенным эдафическим и таксационным признакам.

В зависимости от цели исследования различаются пробные площади *постоянные* и *временные*. Постоянные, или стационарные пробные площади закладываются с целью исследования хода роста древостоев, оценки результата того или иного лесохозяйственного мероприятия (рубки ухода, осушение, внесение удобрений и т. д.) на продуктивность древостоя, изменения энерго- и массообмена насаждения в связи с внешними факторами и т. д., и на них периодически выполняется один и тот же комплекс наблюдений и измерений. Временные пробные площади — это участки насаждений единовремен-

ного учета. Они закладываются с целью оперативного получения информации о совокупностях насаждений, в частности, при составлении таблиц хода роста (ТХР), лесоустройстве, исследовании биологической продуктивности насаждений и т. д. Наше описание методов определения биопродуктивности насаждений выполнено применительно к временным пробным площадям.

Пробные площади закладываются с учетом теоретических положений лесной таксации согласно ОСТ 56-69-83 «Пробные площади лесоустроительные». Необходимым условием выборочного учета является установление объема выборки. В лесной таксации приняты следующие практические придержки для количества деревьев на пробной площади: в молодняках — 300; в средневозрастных насаждениях — 250; в приспевающих и спелых — не менее 200 экз. Исходя из этих придержек, следует определять размеры пробных площадей.

Участки насаждений для закладки пробных площадей подбираются на основе анализа лесоустроительных материалов и маршрутного обследования района исследований. Из лесоустроительных материалов выписываются местоположения и характеристики выделов, соответствующие цели исследования, затем они идентифицируются в реальных условиях, после чего производится окончательный отбор.

Пробные площади закладываются в основных типах леса (классах бонитета) в максимальном диапазоне возраста (от молодняков до спелых древостоев) и полноты (от 1,0 до 0,4—0,5). На первом этапе исследований биопродуктивности данной древесной породы в регионе пробные площади закладываются по схеме «креста» (Казимиров, Морозова, 1973). Вначале в наиболее распространенном типе леса подбирается возрастной ряд насаждений в количестве 5—10 пробных площадей. Количество последних варьирует в зависимости от возрастной структуры насаждений в лесном фонде. Н.И. Казимиров и Р.М. Морозова (1973) в условиях Южной Карелии подобрали для черничного ельника возрастной ряд в количестве 10 пробных площадей в возрасте насаждений от 22 до 138 лет.

Затем по сводной ведомости распределения насаждений по классам возраста устанавливается наиболее представленный (распространенный) класс возраста и для этого класса подбираются 3—7 насаждений по полному эдафическому (лесотипологическому) спектру местообитаний региона. Их количество зависит от диапазона варьирования лесорастительных условий. Н.И. Казимиров и

Р.М. Морозова (1973) для 40-летних ельников подобрали эдафический ряд в количестве 7 пробных площадей в диапазоне от кисличного до лишайниково-каменистого типов леса соответственно со II по Va классы бонитета.

Подбор пробных площадей по такой схеме создает предпосылку для предварительного выявления закономерностей изменения биопродуктивности насаждений по возрастному и эдафическому градиентам при определенной полноте с использованием техники многофакторного регрессионного анализа. Для более корректного математического описания возрастной динамики биопродуктивности насаждений данной породы по полному лесотипологическому спектру необходима закладка пробных площадей в разных типах леса дополнительно к наиболее распространенному классу возраста еще в 2—3 классах.

Для закладки пробных площадей выбираются насаждения, однородные по горизонтальной и вертикальной структуре, по таксационным показателям и условиям местопроизрастания. Во избежание влияния светового прироста они должны быть расположены не ближе 20 м от просек, дорог, прогалин и других открытых участков.

На пробных площадях, закладываемых в простых одноярусных древостоях, выполняется сплошной пересчет деревьев по породам и ступеням толщины. Сухостойные деревья учитываются отдельно. При среднем диаметре древостоя до 5 см ступени целесообразно принимать равными 1 см, от 6 до 17 см — 2 см и свыше 17 см — 4 см (Лакида, 2002). В этом случае общее число ступеней, как правило, колеблется в пределах 8—12. Данные перечета заносятся в специальную ведомость, на основе которой рассчитываются таксационные показатели древостоя (табл. 1).

В процессе или после перечета при помощи высотомера измеряются высоты у 15—20 растущих деревьев на всем диапазоне варьирования диаметра. По этим данным строится график высот деревьев, т. е. зависимость высоты дерева от его диаметра, обычно описываемая полулогарифмической функцией, которая используется для графического определения средней высоты древостоя элемента леса. В сомкнутых древостоях измерить высоту у растущих деревьев бывает непросто, даже с помощью самых совершенных высотомеров (Ogawa, Kira, 1977). В таких случаях для построения графика высот могут быть использованы данные модельных деревьев (рис. 1). По

Таблица 1

Ведомость перечета деревьев на временной пробной площади и расчет таксационных показателей на примере лиственничника лишайникового на многолетней мерзлоте (плакоры вблизи р. Пур)

Пере́чет дере́вьев на пробе				Моделльные дере́вья на пробе		
Ступени толщины D, см	Число дере́вьев по пере́чету n		D²n	Диаметр на высоте груди D, см	Высота дере- ва, м	Возраст дере- ва, лет
2		24	96	2,3	2,87	40
4		42	672	4,2	4,40	44
6		61	2196	4,5	4,64	44
8		39	2496	5,7	6,55	43
10		19	1900	7,3	6,37	47
12		10	1440	8,9	9,80	48
14		4	784	10,2	9,33	45
16		1	256			
Итого		200	9840			

Сумма площадей сечений на пробе $G_{пр} = (D^2n/10000)(\pi/4) = 0,984(\pi/4) = 0,7728 \text{ м}^2$
Площадь пробы $30 \times 40 = 1200 \text{ м}^2 = 0,12 \text{ га}$
Сумма площадей сечений на 1 га $\Sigma G = 0,7728 : 0,12 = 6,44 \text{ м}^2/\text{га}$
Число стволов на 1 га $N = 200 : 0,12 = 1667$
Средний диаметр $D_{ср} = \sqrt{(\Sigma G \times 10000) : (N \times 0,7854)} = \sqrt{64400 : (1667 \times 0,7854)} = 7,0 \text{ см}$
Средняя высота (снимается с графика высот на рис. 1) $= 6,7 \text{ м}$
Средний возраст $= 45 \text{ лет}$
Класс бонитета (снимается с графика бонитетной шкалы на рис. 2) $= V$

рассчитанной средней высоте и возрасту древостоя определяют его класс бонитета, обычно по бонитетной шкале М.М. Орлова (1928). Наиболее удобно для пользователя графическое представление шкалы, приведенное для древостоев семенного происхождения (высокоствольников) на рис. 2.

Показатель плотности стояния деревьев в древостое кроме суммы площадей сечений (абсолютной полноты) определяется также относительной полнотой, представляющей соотношение фактической $\Sigma G_{факт}$ и нормальной $\Sigma G_{норм}$ сумм площадей сечений ($\Sigma G_{факт} : \Sigma G_{норм}$). Но поскольку понятие нормального древостоя неоднозначно и варьирует даже в пределах одного экорегиона, то и показатель

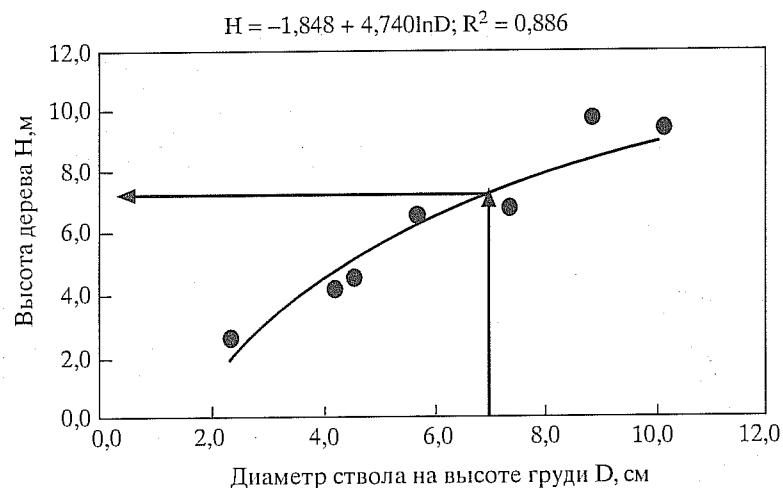


Рис. 1. Построение графика высот по данным модельных деревьев (табл. 1) и уравнение зависимости высоты (м) от диаметра ствола (см) на пробной площади

относительной полноты не является универсальным, т. е. он может быть полезным в некоторых частных вопросах, но неприменим в крупных межрегиональных обобщениях и поэтому не входит в сводную национальную базу данных о биопродуктивности насаждений в качестве характеристики древостоя.

Тип леса определяется по принятой для района исследований типологической схеме. Почва описывается по генетическим горизонтам согласно общепринятой методике. Определяется экспозиция, крутизна и часть склонов, на которых закладываются пробные площади, а также положение их относительно элементов рельефа местности. Подлесок и подрост учитываются на учетных площадках, составляющих не менее 5 % от пробной площади. Травяной покров описывается с указанием количества всех видов растений, встречающихся на пробной площади.

Пробные площади — это всегда участки относительно равномерной горизонтальной структуры, во всяком случае лишенные вкраплений полей и крупных «окон». В реальном лесоустроительном выделе, как исходной единице лесоинвентаризации, подобные вкрапления обычны, поэтому продуктивность древостоя (в виде кубомассы или фитомассы) на пробной площади всегда выше реальной продуктив-

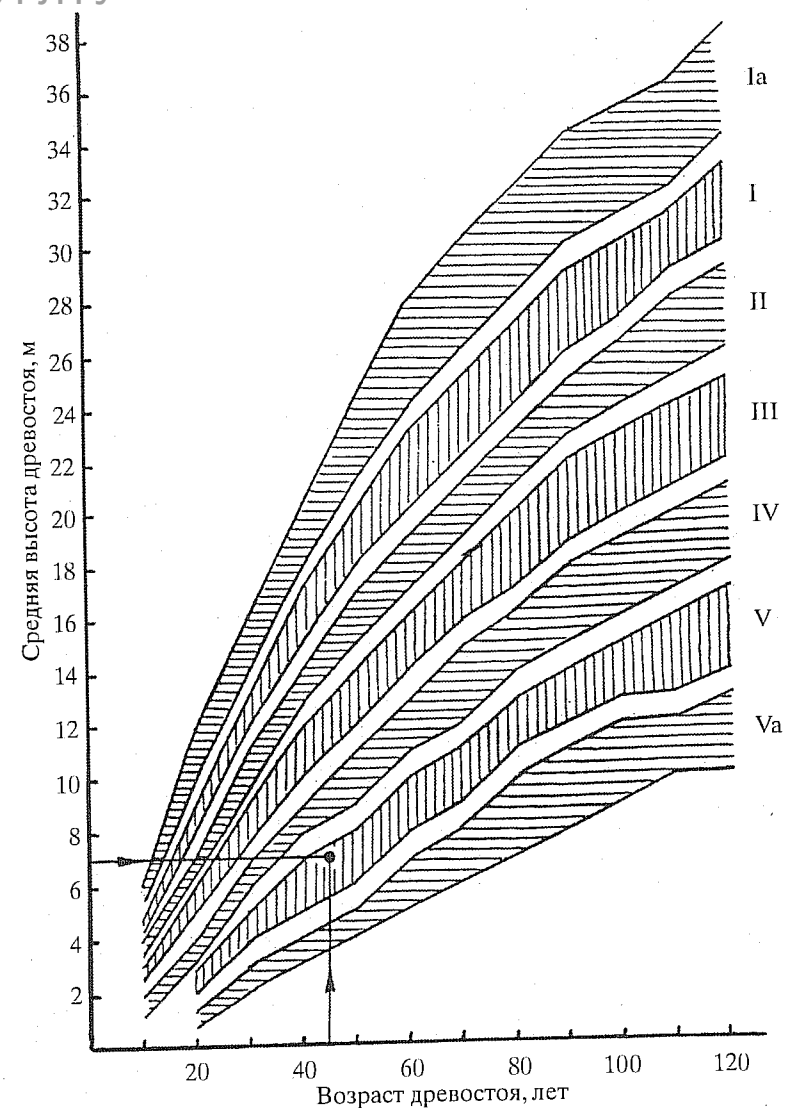


Рис. 2. Графическое изображение бонитетной шкалы М.М. Орлова (1928) для древостоев семенного происхождения и схема определения класса бонитета. Ia, I, ..., Va — классы бонитета

ности на лесопокрытой площади и в некотором смысле является потенциальной.

Но поскольку и экспериментальные данные фитомассы, и ТХР, и поведельные данные лесоустройства не просто характеризуют достигнутый к данному возрасту запас фитомассы, а сопровождаются полным набором массообразующих показателей, то тем самым создается предпосылка для корректной стыковки экспериментальных данных фитомассы с характеризующими запасы стволовой древесины «кладбищами цифр», накопленных лесоустройством и традиционной лесной таксацией.

1.1.2. Методы отбора модельных деревьев на пробной площади

Фитомассу насаждения на пробной площади можно определить методом сплошной рубки и взвешивания всех деревьев. Именно таким образом оценивается надземная фитомасса саксаульников в пустынях Средней Азии. Саксаул представлен биоморфой, близкой к кустарниковому типу, и его характеризуют многоствольность, невозможность четкого вычленения ствола и ветвей, а также отсутствие привычного листового аппарата (фотосинтез осуществляется молодыми неодревесневшими побегами). Высокая плотность (более 1,0) и относительно низкая влажность древесины довершают перечень особенностей, определяющих правомерность применения в саксаульниках такого метода, при котором учитывается надземная фитомасса в целом, т. е. без ее фракционирования.

Подобный метод не может быть применен к насаждениям лесной зоны, где требуется расчленение фитомассы и ее первичной продукции на составляющие фракции — древесину ствола, кору ствола, листву (условимся обозначать этим общим термином ассимилирующие органы как лиственных, так и хвойных пород, по аналогии с англоязычным термином *foliage*), древесину ветвей, кору ветвей, корни. Исключение составляют случаи, когда сплошной учет фитомассы и ее продукции необходим для проверки либо оценки точности того или иного метода выборочного учета.

В такой ситуации единственную возможность оценки фитомассы и продукции насаждения дает выборочный метод, когда взвешиваются и фракционируются не все деревья на пробной площади, а лишь определенная их часть, репрезентативная (типичная) по

отношению к генеральной совокупности. Выборка осуществляется двумя способами, соответственно по *учетным* и *модельным* деревьям.

Отбор учетных деревьев по сравнению с модельными в большей мере обеспечивает репрезентативность выборки, поскольку исключает субъективность подхода того или иного исследователя. Деревья отбираются путем систематической выборки в процессе перечета на пробной площади. Отмечается и рубится каждое 5-е, 10-е или 20-е дерево в зависимости от требуемой точности учета. Но в любом случае выборка должна быть достаточно большой, чтобы исключить влияние на результат нетипичных (дефектных) деревьев. Подобный метод используется, например, при сортиментации древостоя или составлении сортиментно-сортных и объемных таблиц.

При определении биологической продуктивности насаждений вследствие высокой трудоемкости процедур фракционирования, взвешивания фитомассы и исключения из нее воды объем выборки ограничен и применяется метод модельных деревьев. В этом случае отбор осуществляется не в ходе перечета, а после его завершения с использованием полученной ведомости перечета, или ряда распределения деревьев на пробной площади по диаметру ствола. Модельные деревья должны соответствовать средним условиям роста деревьев в пределах каждой ступени толщины. Отбору модельных деревьев предшествует предварительное натурное определение структурных и дендрометрических характеристик насаждения, т. е. расчет его таксационных показателей.

Считается, что точность учета фракций фитомассы насаждения зависит от количества и метода отбора модельных деревьев (Молчанов, Смирнов, 1967; Горбатенко, Протопопов, 1971; Семечкина, 1978). На начальном этапе исследований, в том числе в ходе выполнения Международной биологической программы, практиковалось определение фитомассы древостоя по массе среднего дерева и числу деревьев на 1 га.

Средним в лесной таксации называют дерево, у которого диаметр на высоте груди, высота и форма ствола являются средними для таксируемого древостоя. Однако выбрать такое дерево в лесу невозможно, поскольку места среднего дерева по различным его показателям не совпадают между собой, т. е. среднее дерево по диаметру не будет одновременно средним по высоте, массе ствола или массе кроны (Satoo, 1966; Поздняков и др., 1969; Уткин, 1970; Семечкина, 1978).

Несмотря на недостатки, метод среднего дерева применяется при ориентировочных определениях фитомассы насаждений, а также может быть использован при оценке фитомассы корневых систем на 1 га (Рахтеенко, Якушев, 1968; Усольцев, 1988), несопоставимо более трудоемкой в сравнении с определением надземного фракционного состава.

Лучшие результаты дает отбор нескольких модельных деревьев на пробной площади в пределах всего диапазона варьирования их размеров. Методы их отбора и общее число разными исследователями рекомендуются самые разнообразные. Лучшим признается отбор деревьев, типичных для каждой ступени толщины, по пропорционально-ступенчатому представительству (Горбатенко, Протопопов, 1971), когда форма распределения всех деревьев по диаметру на пробной площади как бы повторяется в распределении модельных деревьев. По существу, подобное повторение распределений имеет место и при взятии учетных деревьев, с той лишь разницей, что модельные деревья являются типичными для ступени толщины, а для учетных деревьев это условие не принимается.

Степень варьирования разных фракций фитомассы различная: менее всего изменчива масса ствола и более всего — масса листвы и ветвей. Поэтому число модельных деревьев, взятых на пробной площади, определяется по требуемой точности учета наиболее изменчивых фракций кроны, и чем больше число моделей, тем точнее учет фитомассы. По свидетельству М. Г. Семечкиной (1978), при числе модельных деревьев 1, 5 и 15 ошибки определения массы крон сосны на 1 га имели соотношение 100 : 40 : 24.

Чтобы выяснить, как влияют на точность учета фитомассы насаждения метод отбора модельных деревьев и общее их число, была выполнена специальная методическая работа на пробной площади 0,16 га, заложенной в 45-летнем порослевом березняке, где было сплошь срублено и обработано 104 дерева (Усольцев, 1985, 1988). Учтено шесть фракций органической массы: листва, древесина ствола, кора ствола, древесина ветвей, кора ветвей и отмершие ветви. Анализ выборок выполнен по схеме трехступенчатого кластера: 1) выборки равномерно распределенных по ступеням толщины моделей и выборки, сформированные способом пропорционально-ступенчатого представительства, 2) в пределах каждой из упомянутых выборок взяты подвыборки деревьев, случайно отобранных в

каждой ступени толщины, и деревьев, высота которых равна средней высоте ступени, и 3) в пределах каждой из упомянутых подвыборок отобраны деревья в количествах 1, 5, 10, 15 и 20. Каждый вариант выполнен в трех повторностях, рассчитаны регрессионные зависимости массы каждой фракции от диаметра ствола, протабулированные затем по значениям диаметров всех 104 деревьев, и полученные суммарные расчетные значения фитомассы на пробе сопоставлены с фактическими. Сопоставление полученных результатов выполнено по программе 3-факторного дисперсионного анализа.

Оказалось, что варьирование ошибок достоверно не объясняется ни методом отбора модельных деревьев, ни их числом в пределах от 5 до 20. Отклонение расчетных значений фитомассы от фактических наибольшее при взятии одного среднего дерева, а при 5—10 и более деревьев — существенно ниже и не зависит от числа деревьев. Тем самым подтверждается мнение Н.В. Дылиса (Программа..., 1974), что для получения достаточно достоверных значений запаса и прироста фитомассы древостоя нужно не менее 5—6 модельных деревьев. Таким образом, *метод отбора модельных деревьев в пределах диапазона их размеров на пробной площади не влияет на точность определения фитомассы древостоя на 1 га, а увеличение числа модельных деревьев сверх 5—10 приводит к повышенным тратам времени и средств, которые не компенсируются повышением точности учета.*

1.1.3. Обработка модельных деревьев на пробной площади

Точность учета фитомассы древостоя зависит не только от числа модельных деревьев, но и от процедуры их обработки на пробной площади, в частности, календарного времени вегетационного периода и метода выборочного учета массы той или иной фракции дерева по ее части.

От календарного времени обработки модельных деревьев зависит степень участия прироста текущего года той или иной фракции в общей массе этой фракции и, следовательно, точность учета как фитомассы фракции, так и ее первичной продукции. Время обработки модельных деревьев зависит от фенологии отдельных древесных пород и ее районирования и приурочено к моменту, когда в основном закончено формирование ассимиляционного аппарата и прироста древесных фракций, с одной стороны, но еще не начался интенсивный листопад, с другой. Проблема в данном случае состоит

в том, что формирование ассимиляционного аппарата заканчивается обычно намного раньше, чем формирование прироста текущего года у древесных фракций, и полностью обеспечить упомянутое условие практически невозможно. Поэтому, строго говоря, для обеспечения методической корректности по времени учета биопродуктивности необходимы предварительные, иногда достаточно длительные наблюдения региональных и породных (видовых) особенностей сезонного прироста и отпада различных фракций фитомассы насаждений, которые обычно не проводятся.

Соответственно сроки обработки модельных деревьев предлагаются разными исследователями самые различные: с середины июня до начала листопада (Ильющенко, 1968) либо с середины июля по 20 августа (Молчанов, Смирнов, 1967), либо с середины августа до начала листопада (Семечкина, 1978; Биологическая продуктивность..., 1982). В условиях Урала и Западной Сибири наиболее целесообразно обрабатывать модельные деревья в течение августа.

Если при подборе и закладке пробной площади применяется выборочный учет *первого* уровня, при отборе модельных деревьев на пробе — выборочный учет *второго* уровня, то на этапе обработки модельных деревьев осуществляется выборочный учет *третьего* уровня.

Конечно, у небольших по размеру деревьев (например в молодняках) вполне может быть выполнено непосредственное взвешивание ствола, ветвей и предварительно отделенной листвы. Но даже в этом случае практически невозможно отделить и взвесить кору всех стволов и ветвей: необходимы выборки из определенных частей ствола и ветвей для определения доли коры в них и пересчета ее на все дерево.

Обработка модельных деревьев выполняется обычно бригадой из 3—10 человек. Модельные деревья спиливаются на уровне корневой шейки, измеряется общая длина дерева от среза и длина кроны. В этом случае часть надземной фитомассы (пень или выступающая над поверхностью почвы часть комля) переходит в категорию подземной (если таковая учитывается). Правда, в последних руководствах по оценке лесного углерода рекомендуют срезать дерево на уровне почвы (Snowdon et al., 2002). Однако выполнение этого требования создает дополнительные проблемы: 1) учет объема стволов и их запаса на 1 га традиционной лесной таксацией ведется от уровня корневой

шейки, и отступление от этого правила приводит к смещениям при стыковке данных о фитомассе с таксационными нормативами, 2) срезание крупного дерева заподлицо с почвой технически трудно выполнимо и противоречит правилам техники безопасности при ручной и моторизованной валке деревьев.

Затем устанавливается возраст дерева по числу годичных колец на пне. Ствол размечается по относительным длинам — 0; 0,05; 0,1; 0,2;...0,9 Н (где Н — общая длина дерева), и вблизи отметок выпиливаются диски. Если отметка приходится на сучок или нарост, то диск выпиливается рядом с ним. У тонких деревьев отрезки ствола взвешиваются непосредственно. При определении суммарного объема отрезков необходимо делать поправку на объем опилок, который в среднем составляет 0,5 % объема ствола. (Семечкина, 1978; Snowdon et al., 2002).

Измеряются диаметры дисков в коре и без коры с помощью металлической линейки, в том числе приросты за последние 5 лет с точностью 0,1 мм с помощью измерительного микроскопа в двух взаимно перпендикулярных направлениях. В центре каждого диска измеряется его толщина. У дисков на относительных высотах 0,2; 0,5 и 0,8 Н отделяется кора.

Древесина и кора у этих трех дисков взвешиваются отдельно, помещаются в пластиковые пакеты известной массы и отправляются на сушку в лабораторию. По результатам замеров рассчитываются объемы древесины и коры дисков и ствола в целом. Данные всех измерений записываются в специальные формы (приложения 1а и 1 б).

Следует иметь в виду, что при падении дерево может потерять часть своих ветвей или, наоборот, пополниться ветвями соседних деревьев. Поэтому по мере возможности надо тщательно выбирать направление валки, а у поваленного дерева попытаться восстановить первоначальный состав кроны по некоторым морфологическим признакам (цвет хвои, соотношение структурных и ассимилирующих фракций и т. п.). Вся крона после обрубki взвешивается на 20—50-килограммовых весах с ценой деления 50—100 г (рис. 3). У крупных деревьев взвешивание производится в несколько приемов.

У мелких деревьев деление кроны на листву и скелет (древесную массу) не требует много времени и не представляет проблемы. Расчленение всей кроны на листву и скелет у крупных деревьев

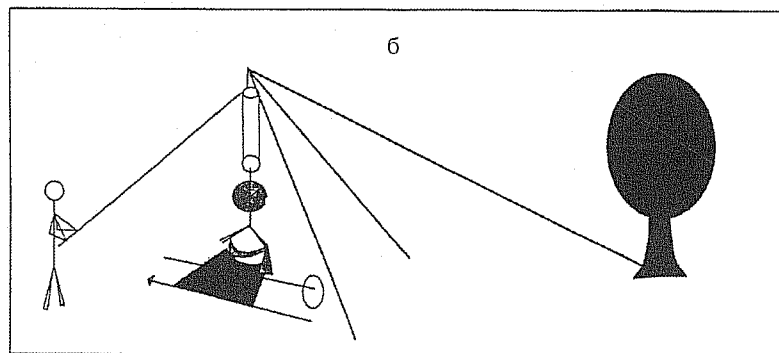
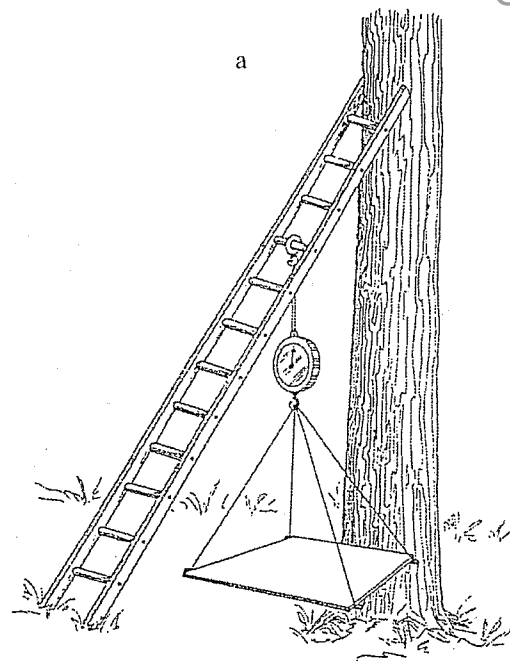


Рис. 3. Способы установки весов для взвешивания крон (а) и стволов (б) деревьев на пробной площади (Aldred, Alemdag, 1988; Snowdon et al., 2002)

слишком трудоемко, и необходим выборочный учет. Это может быть выполнено по модельным ветвям. Доля листвы в модельных ветвях снижается в направлении от верхней к нижней части кроны, поэтому модельные ветви берутся в разных точках профиля кроны. Однако в этом случае может набраться достаточно большая масса модельных ветвей, разделение которой на листву и скелет становится трудоемким.

Если варьирование доли листвы в разных секциях кроны очень изменчиво, то в облиственных побегах, напротив, оно незначительное (у сосны не превышает 2—5 %) и практически не зависит от положения по профилю кроны. Различия доли листвы в облиственных побегах в свежем состоянии незначительные не только у одной породы, но и у разных пород. Среднее содержание массы листвы в облиственных побегах составляет у сосны обыкновенной 0,67, у ели сибирской 0,67, у пихты сибирской 0,67, у березы 0,64 и у осины 0,70 (Усольцев, 2002а).

Поэтому при определении валовой фитомассы листвы и скелета кроны дерева расчленение кроны на листву и скелет осуществляется комбинированным способом (прил. 2а). (Обсуждаемые ниже методы оценки *первичной продукции* фитомассы иные, существенно более сложные). У отделенной от ствола кроны секаторами обрезаются облиственные побеги (т. е. древесная зелень — ДЗ), и оставшийся скелет взвешивается повторно. Из обрезанных облиственных побегов отбирается навеска массой до 1 кг, взвешивается на весах с максимальной взвешиваемой массой до 3 кг и ценой деления 10—20 г, затем с нее «ошипывается» вся листва, и оставшиеся побеги вновь взвешиваются.

Из листвы и средних по толщине ветвей берутся навески на сушку в объеме почвенного бьюкса, взвешиваются на весах с максимальной взвешиваемой массой до 100—500 г и ценой деления до 0,01 г, упаковываются в бьюксы известной массы и сушатся в сушильном шкафу. Затем они повторно взвешиваются и рассчитывается содержание сухого вещества. По полученным значениям масса листвы и скелета кроны дерева переводится со свежего состояния на абсолютно сухое. Все измерения заносятся в специальные формы (см. приложения 2а и 2б).

Поскольку содержание влаги в листве и скелете изменяется по профилю кроны, то для повышения точности учета можно брать навески листвы и скелета кроны не после, а до обрезки секаторами

всей их массы на дереве, например, по одной навеске из каждой трети кроны (см. приложение 2б).

О точности выборочного метода определения массы хвои у деревьев сосны по навескам можно судить по данным З.Я. Нагимова (Усольцев, Нагимов, 1988), приведенным в табл. 2, которые показывают, что выборочный метод дает отклонения, не выходящие за пределы $\pm 5\%$.

Отмершие ветви и генеративные органы взвешиваются отдельно и берутся образцы на влажность. Однако это выполняется не всегда, поскольку отмершие ветви входят в определение не фитомассы, а органической массы и представляют собой «задержавшийся» на стволе опад. Однако согласно последним руководствам по оценке лесного углерода (Snowdon et al., 2002) отмершие ветви и стволы на корню включаются в пул надземного углерода, а валеж вместе с опадом и подстилкой — в пул почвенного углерода. Взвешивание же генеративных органов необходимо выполнять с учетом периодичности плодоношения, иначе получаем случайную величину фитомассы.

Несколько замечаний по процессу сушки. Сушка образцов (навесок) различных фракций фитомассы с последующим расчетом содержания сухого вещества является обязательной, поскольку фитомасса и ее продукция должны оцениваться в абсолютно сухом состоянии: влажность фракций чрезвычайно изменчива и варьирует в зависимости от многих факторов, даже в течение суток. Практиковавшийся в начальный период изучения биопродуктивности учет фитомассы в воздушно-сухом состоянии в насто-

Таблица 2

Результаты определения массы хвои дерева разными способами

№ модельного дерева	Диаметр, см	Высота, м	Общая масса кроны, кг	Масса хвои, кг		Отклонение массы хвои, %
				фактическая, по полному оципыванию	расчетная, по навеске	
1	22,5	21,6	70,10	22,20	23,10	+4,1
2	20,8	20,0	45,06	15,07	14,88	-1,3
3	17,5	17,6	20,08	6,39	6,35	-0,6
4	16,1	17,3	18,50	5,78	6,05	+4,6
5	14,9	17,2	20,33	5,91	5,86	-0,8
6	7,2	11,4	2,70	0,90	0,87	-3,3

ящее время отвергнут, поскольку названное состояние не имеет количественной характеристики.

В состав полевой лаборатории, по возможности максимально приближенной к пробным площадям, входят 2—3 сушильных шкафа-термостата и весы как минимум в трех вариантах грузоподъемности: 1) до 20—50 кг, 2) до 3—5 кг и 3) до 0,6—1,0 кг. В любом случае весы должны обеспечивать точность определения в пределах 1 % от взвешиваемой массы (Snowdon et al., 2002). Все подготовленные на пробной площади образцы и навески фитомассы взвешиваются и помещаются в сушильный шкаф, где сушатся при заданной температуре до тех пор, пока образец достигнет постоянства массы. В соответствии с исходной массой образцы делятся на категории и помещаются в разные сушильные шкафы. Идеальной является ситуация, допускающая круглосуточную работу сушильных шкафов, иначе процесс сушки крупных образцов может затянуться на многие недели и месяцы.

При сушке образцов (навесок) фитомассы задается определенная температура, в отношении которой нет единого мнения. Например, применяется температура сушки 60 °C (Canadell et al., 1988; Černý, 1990; Ehrenfeld et al., 1992; Pare, Bergeron, 1995), 65 °C (Stachurski, Zimka, 1975; Barney et al., 1978), 70 °C (Stephens, 1969; Telfer, 1969; Weaver, 1976; Espinosa, Perry, 1987; Gower et al., 1987, 1997; Zarnoch et al., 1993; Bolstad et al., 2001; Helmisaari et al., 2002; Mund et al., 2002; Snowdon et al., 2002; Tatenko et al., 2004), 75 °C (Ohmann et al., 1976; Schönenberger, 1984), 80 °C (Ovington, 1956; Tadaki et al., 1970; Fujimori, 1971; Pereira et al., 1989; Dash et al., 1991), 85 °C (Ovington et al., 1967; Satoo, 1968; Nihlgård, 1972; Алексеев и др., 1973; Elowson, Rytter, 1984; Papp, 1985; Morén et al., 2000), 90 °C (Deans, 1981) и 100—105 °C (Whittaker, 1962; Молчанов, Смирнов, 1967; Смирнов, 1971; Young, 1976; Clark, Taras, 1976; Brown, 1978; Семечкина, 1978; Pardé, 1980; Frivold, Borchgrevink, 1981; Уткин, 1982; Ayphassorno, Mauranges, 1983; Canellas, San Miguel, 2000; Le Goff, Ottorini, 2001; Габделхаков, 2001; Лакида, 2002; Müller, Wagner, 2003).

Необходимо отметить, что в перечисленных работах при значительном диапазоне задаваемой температуры (60—105 °C) продолжительность сушки всех фракций фитомассы с ней практически не связана. Так, 48-часовая продолжительность применяется при 60 °C (Ehrenfeld et al., 1992), 70 °C (Telfer, 1969; Espinosa, Perry, 1987; Zarnoch et al., 1993; Helmisaari et al., 2002; Snowdon et al., 2002),

80 °C (Pereira et al., 1989; Dash et al., 1991), 85 °C (Elowson, Rytter, 1984) и 100—105 °C (Ayphassorno, Mauranges, 1983; Cañellas, San Miguel, 2000). Более того, иногда при меньшей температуре (85 °C) сушка длится 24 ч (Morén et al., 2000), а при более высокой (100—105 °C) — 5—8 дней (Pardé, 1980).

В общем случае время достижения постоянной массы зависит от исходной массы образца, оно минимальное для листвы и максимальное — для дисков стволов крупных деревьев. Однако подобную дифференциацию образцов фитомассы обычно не практикуют, но есть рекомендации сушить листву в течение 48 ч, а древесные фракции — 72 ч при 85 °C (Satoo, 1968; Claesson et al., 2001). Сушка крупных образцов, например, дисков ствола, при температуре 70 °C может длиться несколько недель (Snowdon et al., 2002).

Из всего изложенного можно сделать вывод, что чем выше температура, тем быстрее можно завершить сушку, и наоборот, и можно принимать любые сочетания температуры и продолжительности сушки в упомянутых диапазонах. Однако в действительности это не совсем так, и полученный в итоге сушки показатель влажности в определенной, хотя и незначительной, степени зависит от заданной температуры (Satoo, Madgwick, 1982). Специальными исследованиями установлено, что образцы ветвей сосны замечательной при увеличении температуры сушки с 70 до 105 °C дополнительно теряли более 2 % влаги (Forrest, 1968), а соответствующее значение для образцов ели черной при изменении температуры сушки в диапазоне от 65 до 103 °C составило 3 % (Barney et al., 1978).

Причина подобных расхождений в том, что при температуре 70 °C влага из растительных тканей удаляется не полностью, а при температуре выше 80 °C может теряться часть сухой массы вследствие разложения некоторых органических веществ и испарения некоторых растительных масел (Reuter et al., 1997). Если сушка образцов фитомассы осуществляется при 100—105 °C, П. Сноудон с соавторами (Snowdon et al., 2002) рекомендуют вносить поправку в размере 2—4 % на потерю массы с целью приведения результата к стандартной процедуре сушки при 70 °C. Они различают два понятия: *плотность фитомассы ствола* и *базисная плотность древесины*, связывая первое из них с сушкой образцов древесины при температуре 70 °C, а второе — с сушкой при температуре 105 °C.

В отечественных исследованиях обычно практикуется сушка образцов фитомассы при температуре 100—105 °C без каких-либо рекомендаций по ее длительности, т. е. до постоянства массы.

По достижении постоянной массы образцы повторно взвешиваются, результаты заносятся в ведомость (см. приложения 1б и 2б) и по результатам взвешивания образцов до и после сушки рассчитываются показатели содержания абсолютно сухого вещества. По полученным для образцов значениям рассчитывается абсолютно сухая масса листвы и скелета кроны всего дерева. По соотношению абсолютно сухой массы и объема образцов древесины и коры стволов рассчитывается их базисная (условная) плотность, умножением показателей которой на объемы древесины и коры соответствующих отрезков ствола получают абсолютно сухую массу древесины и коры ствола всего дерева.

Плотность и содержание абсолютно сухого вещества в разных фракциях фитомассы существенно варьируют у разных древесных пород и у одной и той же породы в связи с типами леса, возрастом древостоев, географической широтой местности, классами роста и развития деревьев и т. д. Средние придержки квалитетических показателей для основных лесообразующих пород Зауралья и Северного Казахстана дает табл. 3 (Усольцев, 1985). Базисная плотность может быть получена по данным табл. 3 умножением плотности в свежем состоянии на содержание сухого вещества фракции.

Таблица 3

Средние квалитетические показатели фракций органической массы деревьев

Фракция	Плотность в свежесрубленном состоянии, кг/м ³			Содержание абсолютно сухого вещества		
	Сосна	Береза	Осина	Сосна	Береза	Осина
Древесина ветвей	929±5	863±7	784±5	0,491±0,003	0,566±0,005	0,564±0,003
Кора ветвей	992±8	1165±21	1109±10	0,467±0,003	0,552±0,005	0,516±0,003
Древесина ствола	809±6	863±7	762±8	0,521±0,004	0,562±0,007	0,553±0,006
Кора ствола	512±10	937±16	962±8	0,508±0,006	0,575±0,012	0,489±0,008
Листья	—	—	—	0,469±0,002	0,385±0,003	0,366±0,005
Отмершие ветви	—	—	—	0,867±0,014	0,890±0,015	0,772±0,017

Если требуется оценить долю коры в скелете кроны, то процедура выборочного учета существенно усложняется, поскольку доля коры при увеличении диаметра ветви от 1 до 20 см снижается с 40–60 до 10–15 %.

Для трех лесобразующих древесных пород Зауралья и Северного Казахстана — сосны, березы и осины — составлены специальные таблицы (табл. 4) для ветвей с отделенными боковыми ответвлениями, т. е. своеобразных «стволиков» кроны. На пробной площади ветви всех порядков отделяются от боковых ответвлений, вся полученная совокупность «стволиков» кроны делится по грациям их диаметра в нижнем срезе (рис. 4), по табл. 4 определяется доля коры в каждой грации и затем рассчитывается средневзвешенная доля коры в кроне. Пример расчета дан в табл. 5.

1.1.4. Расчет запасов надземной фитомассы древостоев на 1 га

Т. Сато (Satoo, 1970) выделяет три наиболее распространенных метода определения фитомассы древостоев: 1) среднего дерева, 2) отношения площадей сечений модельных деревьев и древостоя и 3) регрессионный.

Покажем их алгоритмы на примере пробной площади величиной 0,16 га, заложенной в 45-летнем березняке порослевого происхождения, фракционный состав фитомассы которого определен сплошной рубкой 104 деревьев (Усольцев, 1985). Средний диаметр древостоя 15,4 см, средняя высота 15,3 м; класс бонитета III; сумма площадей сечений 12,16 м²/га; число стволов 650 экз./га; запас 134 м³/га; фитомасса в абсолютно сухом состоянии, т/га: стволов без коры 34,5, листья 2,10 и скелета кроны 8,74. Расчет выполнен в трех повторностях по каждому методу.

Метод среднего дерева (I) является наименее трудоемким и поэтому находил раньше довольно широкое применение. В этом случае запас фракций фитомассы древостоя P_i (т/га) определяется по уравнению

$$P_i = p_i N, \quad (1)$$

где p_i — фитомасса i -й фракции среднего дерева, кг; N — число деревьев, тыс. экз./га.

Из числа срубленных и взвешенных на пробной площади деревьев выбраны три, диаметры которых наиболее близки к расчетному

Таблица 4

Содержание коры (%) в массе ветвей сосны, березы и осины в свежем и абсолютно сухом состояниях в зависимости от диаметра ветви у ее основания (Усольцев, 1985)

Диаметр у основания, см	Свежее состояние			Абсолютно сухое состояние		
	Сосна	Береза	Осина	Сосна	Береза	Осина
0,5	84,2	63,6	69,9	83,5	63,0	66,9
1,0	46,8	45,5	59,3	45,6	44,9	55,9
1,5	34,2	37,9	50,6	33,1	37,3	47,1
2,0	28,0	33,5	44,9	27,0	33,0	41,4
2,5	24,3	31,4	41,2	23,4	30,9	37,8
3,0	22,6	30,0	38,3	21,7	29,5	35,0
4,0	20,4	28,7	34,3	19,6	28,2	31,2
5,0	18,4	27,6	31,6	17,7	27,1	28,6
6,0	17,2	26,9	30,2	16,5	26,4	27,3
7,0	16,2	26,2	28,8	15,5	25,7	26,0
8,0	15,3	25,7	27,3	14,7	25,2	24,6
9,0	14,8	25,4	26,1	14,2	24,9	23,5
10,0	14,3	25,0	24,9	13,7	24,5	22,4

Таблица 5

Пример расчета доли коры в кроне модельного дерева осины в свежем состоянии с диаметром ствола 33 см

Степень диаметра «стволиков» кроны у их основания, см	Содержание коры П, %	Масса «стволиков» кроны в свежем состоянии Р, кг	Произведение РхП
0,5	69,9	9,8	685,0
1,0	59,3	19,2	1138,6
2,0	44,9	17,8	799,2
3,0	38,3	19,2	735,4
5,0	31,6	43,4	1371,4
7,0	28,8	48,4	1393,9
9,0	26,1	25,4	662,9
Σ	—	183,2	6786,4
Средневзвешенное значение, %			37,0

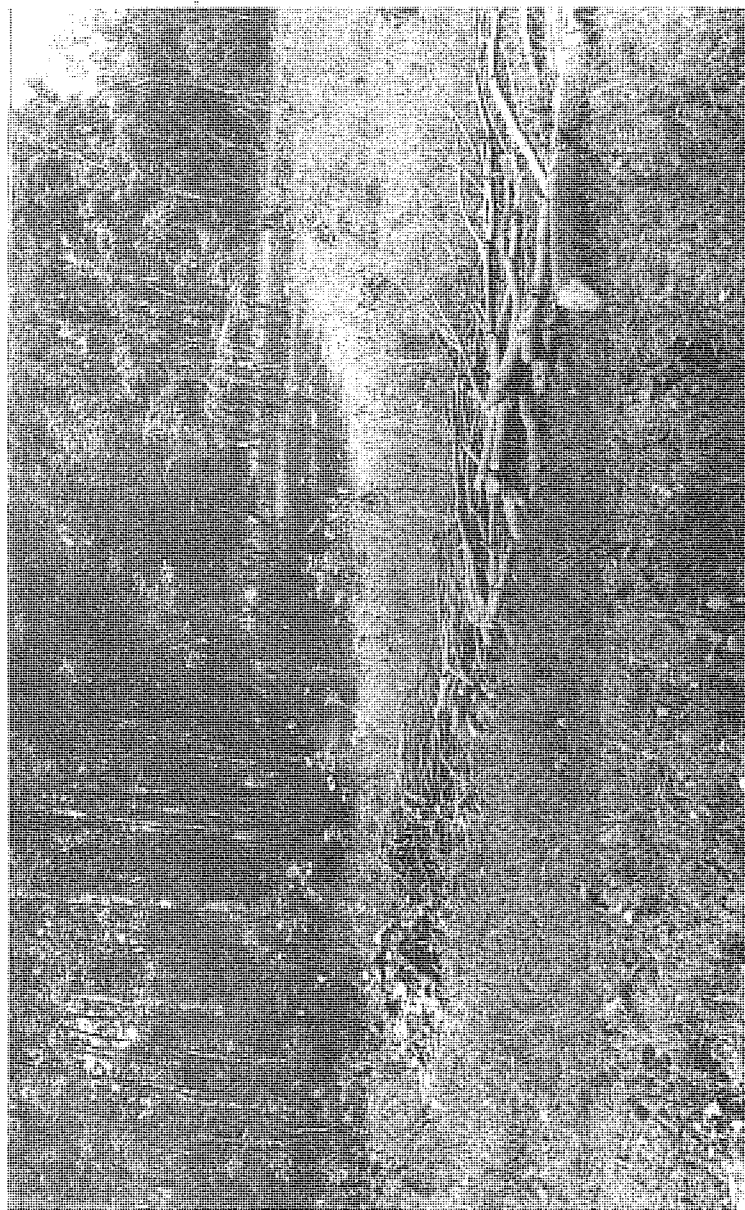


Рис. 4. Деление кроны модельного дерева осины на древесную зелень (ДЗ) и освобожденные от боковых ответвлений «стволо-лики» кроны, рассортированные по градациям диаметра нижнего среза (1, 2, 3, 5, 7, 9 см и выше) для последующего определения доли кроны в кроне. Фото В.А. Усольцева.

среднему, а именно, 15,5; 15,6 и 15,6 см. Их фитомасса равна соответственно: для древесины ствола 53,6; 50,6 и 51,7 кг (в среднем 52,0 кг), для листвы 3,61; 3,43 и 3,23 кг (в среднем 3,42 кг) и для скелета кроны 7,58; 10,3 и 10,4 кг (в среднем 9,43 кг). После умножения на число стволов на 1 га, равное 650, получаем средние величины фитомассы, т/га: древесины стволов 33,8, листвы 2,22 и скелета крон 6,13.

Метод отношения площадей сечений модельных деревьев и древостоя (II) предполагает расчет фракционного состава фитомассы древостоя (P_i , т/га) по уравнению

$$P_i = (\Sigma p_i / \Sigma g_i) \Sigma G, \quad (2)$$

где ΣG — сумма площадей сечений древостоя на пробной площади, м²/га; Σp_i и Σg_i — соответственно суммарная масса i -й фракции и суммарная площадь сечений всех моделей на пробе.

В нашем примере в трех повторностях произвольным образом выбраны 8 деревьев в диапазоне их диаметров на пробной площади от минимального до максимального, просуммированы их значения p_i и g_i и по формуле (2) с подстановкой в нее $\Sigma G = 12,16$ м²/га получены средние расчетные значения фитомассы, т/га: для древесины стволов 32,3, для листвы 2,12 и для скелета крон 9,45.

Регрессионный метод (III) считается наиболее точным и универсальным, и в основе его лежит совмещение регрессионных зависимостей фракционного состава фитомассы модельных деревьев от их диаметра с ведомостью перечета (т. е. с рядом распределения) деревьев на пробной площади по ступеням диаметра. Вначале по модельным деревьям рассчитываются уравнения:

$$p_i = f(D), \quad (3)$$

где D — диаметр ствола на высоте груди, см.

Затем уравнения табулируются по числовым значениям ступеней толщины в перечетной ведомости. Перемножением полученных величин на установленное при перечете число деревьев в каждой ступени и последующим суммированием результатов определяются итоговые значения фракционного состава фитомассы таксируемого древостоя.

Имеется множество функций, аппроксимирующих (т. е. аналитически описывающих) зависимость (3), из которых наиболее часто

применяют уравнение прямой линии (Яблоков, 1934; Ефимович, Никитин, 1934; Слемнев, 1969) либо полином второго порядка (Штибе, 1967; Иванчиков, 1974; Семечкина, 1978; Fiedler, 1986; Зинченко, 1986) либо нелинейную зависимость (например, аллометрическую или экспоненциальную) с трансформацией переменных по осям координат (Satoo, 1962; Madgwick, 1976; Усольцев, 1976).

При выявлении степени пригодности различных выравнивающих функций обычно используют в качестве критериев коэффициент детерминации R^2 , характеризующий степень приближения эмпирической зависимости к функциональной (при которой $R^2 = 1$), и ошибку уравнения SE.

Например, полином может дать лучшую аппроксимацию по сравнению с аллометрическим уравнением (Семечкина, 1978), но при этом сместить значения функции при малых значениях аргумента за пределы реальных величин (рис. 5). Некоторые авторы даже рекомендуют подправлять эту зависимость «от руки», забывая при этом, что аналитическое выражение зависимости не является самоцелью.

Наиболее биологически обусловленной можно считать аллометрическую (степенную) функцию, т. е. уравнение статической аллометрии (Кофман, 1986), которая после логарифмирования по осям координат (лог-лог-преобразование) принимает вид прямой линии. На рис. 6 дано ее сопоставление с прямой линией без трансформирования переменных (а) и с прямой линией в полулогарифмических координатах (б), из которого преимущество аллометрической функции (в) очевидно. Прямая линия (а) и экспоненциальная линеаризованная зависимость (б) дают не только худшую аппроксимацию по показателю R^2 , но и смещения относительно линии регрессии, в первом случае занижая крайние и завышая средние значения функции, а во втором — наоборот.

Правда, аллометрическая функция в практическом использовании имеет тот недостаток, что при ретрансформации искомой переменной, т. е. при переходе от логарифмических единиц к исходным после табулирования полученного уравнения, имеют место смещения. Однако эти теоретические смещения не всегда подтверждаются на практике. Например, при оценке взаимосвязи высоко коррелированных признаков, к которым относятся фитомасса дерева и диаметр ствола, смещение составляет менее 1 %, и им можно пренебречь (Beauchamp, Olson, 1973; Уткин, Ермолова, 1979).

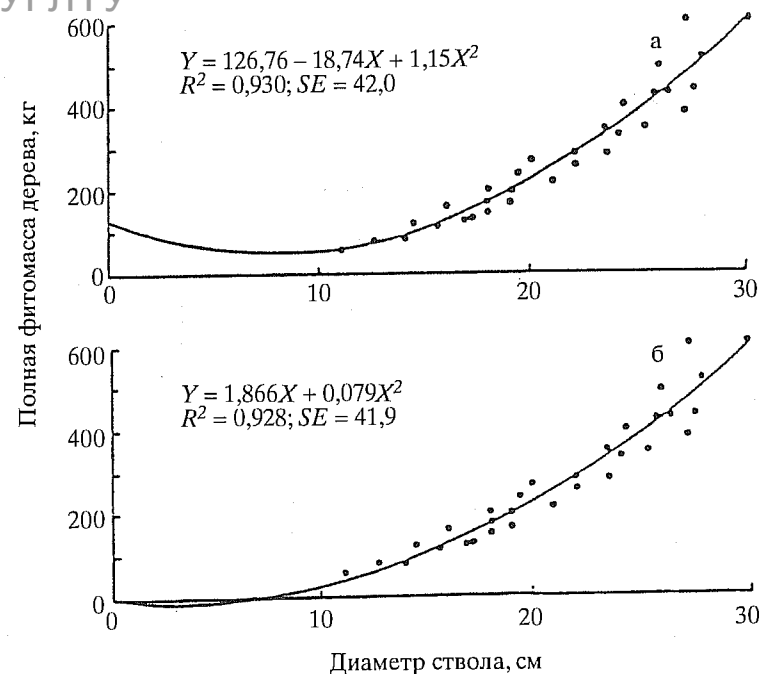


Рис. 5. Зависимость фитомассы дерева от диаметра ствола, описываемая полиномом 2-го порядка с завышением (а) и занижением (б) фактических значений фитомассы наиболее тонких деревьев (Aldred, Alemdag, 1988)

Поэтому в нашем примере при аналитическом описании зависимости фракционного состава фитомассы модельных деревьев от диаметра ствола общий вид уравнения (3) приведен к виду аллометрической линеаризованной функции

$$\ln p_i = a_0 + a_1 \ln D, \quad (4)$$

расчетные характеристики которой в трех повторностях даны в табл. 6. Соотношения полученных линий регрессии с фактическими значениями показаны на примере первой повторности (рис. 7).

Обсуждаемые выше уравнения парной связи (или однофакторные) для оценки фитомассы деревьев имеют отношение лишь к регрессионному методу расчета запасов фитомассы на 1 га и не могут претендовать на роль универсальных (применимых во всех случаях)

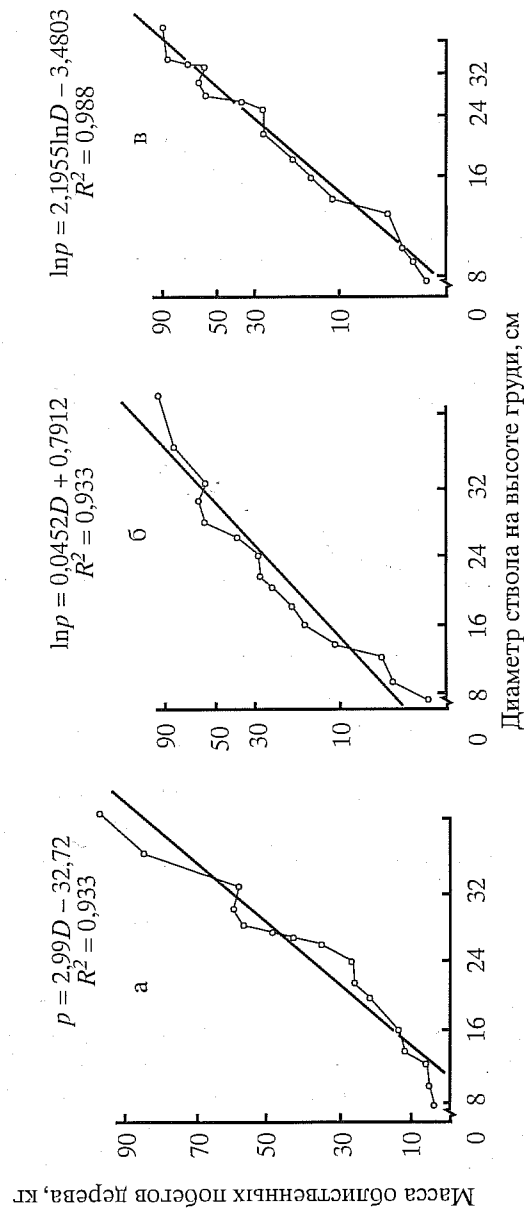
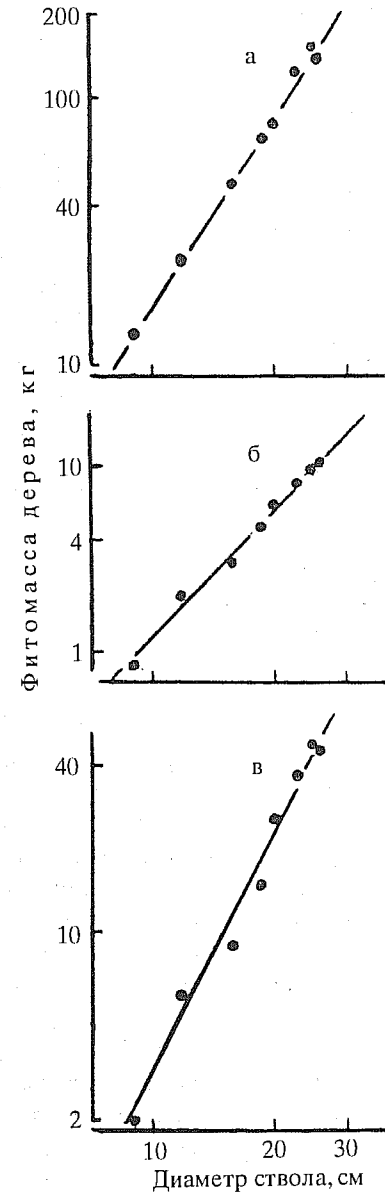


Рис. 6. Сравнение трех функций, выражающих зависимость массы облиственных побегов березы от диаметра ствола на высоте груди, в координатах: а — обычных, б — полудогарифмических и в — логарифмических (Усольцев, 1985)



зависимостей. Последние выводятся с целью составления ТХР древостоев по их фитомассе на базе традиционных ТХР (Cantiani, 1974; Hellrigl, 1974; Макаренко, Маленко, 1984; Усольцев и др., 1995; Usoltsev, Hoffmann, 1997; Лакида, 2002), а также с целью инвентаризации запасов фитомассы и углерода на лесопокрытых площадях (Bonnor, 1985; Penner, 1997; Wirth et al., 2004) и вследствие их многофакторной обусловленности должны включать несколько массоопределяющих переменных. Альтернативные выводы, как то: «Уравнения множественной связи... не дают существенных преимуществ перед уравнениями парной связи и в то же время значительно усложняют расчеты» (Семечкина, 1978. С. 71), свидетельствуют о нарушении принципов планирования пассивного эксперимента (Усольцев, 2002б), к тому же вследствие прогрессирующего развития компьютерного обеспечения «сегодня проблемы сложности вычислений не существует» (Швиденко, 2002. С. 44).

Очевидно, что на примере данной пробной площади все три метода дают занижение оценок общей надземной фитомассы на

Рис. 7. Зависимость массы древесины ствола (а), листы (б) и скелета кроны (в) от диаметра ствола по уравнению статистической аллометрии (4)

Характеристика уравнений (4)

Зависимая переменная	Повторность	Константы		R ²	SE
		a ₀	a ₁		
Масса древесины ствола, кг	1	-2,4146	2,2901	0,994	0,070
	2	-2,2383	2,2307	0,979	0,135
	3	-2,5772	2,3495	0,966	0,196
Масса хвои, кг	1	-5,1719	2,3262	0,989	0,096
	2	-4,5144	2,0039	0,870	0,322
	3	-6,4407	2,7414	0,981	0,169
Масса ветвей (скелета кроны), кг	1	-5,7676	2,9793	0,978	0,179
	2	-4,7721	2,5653	0,867	0,418
	3	-7,1045	3,4875	0,970	0,276

Таблица 7

Сопоставление расчетного фракционного состава надземной фитомассы (т/га), полученного по трем методам, с фактическим составом

Фракция	Фактические значения	Расчетные значения по методам			Смещения (%) расчетных значений относительно фактических по методам		
		I	II	III	I	II	III
Ствол	34,5	33,8	32,3	32,0	-2,1	-6,4	-7,2
Листья	2,10	2,22	2,12	2,02	+ 6,0	+ 0,8	-3,8
Ветви	8,74	6,13	9,45	8,34	-29,8	+ 8,1	-4,6
Итого	45,34	42,15	43,87	42,36	-7,0	-3,2	-6,6

3—7 % (табл. 7). Это в общих чертах согласуется с результатами, полученными в 55-летних древостоях ели черной (Barney et al., 1978): оценка надземной фитомассы по регрессиям, рассчитанным по 18 модельным деревьям отдельно для стволов, хвои и ветвей с последующим суммированием по фракционному составу, дала занижение на 3—4 % по отношению к результатам, полученным методом сплошной рубки деревьев. Правда, по методу среднего дерева отрицательное смещение значений у упомянутых авторов оказалось намного большим (31—45 %) в сравнении с нашим результатом (7 %), хотя по массе ветвей занижение в последнем случае составило 30 %.

Приведенный пример имеет иллюстративный характер. Он позволяет сделать вывод, что в конкретном древостое оценка фитомассы может быть выполнена с приемлемой точностью любым из трех методов. Однако *вероятность* наиболее точной оценки методом среднего

дерева минимальная по отношению к двум остальным (Уткин, 1970; Усольцев, 1988, 1998). Последние два метода обычно дают близкие оценки фитомассы на единице площади древостоя (Madgwick, 1976, 1982).

Возможно, в приведенных случаях мы сталкиваемся с неизбежной ошибкой выборки, вероятность которой при разных методах различная.

1.1.5. Определение фитомассы нижних ярусов насаждений

Наличие или отсутствие нижних ярусов растительности (подлеска, подроста, напочвенного покрова) в значительной степени определяется структурой основного полога. Поэтому они распределены по площади крайне неравномерно и оценка их биопродуктивности обычно предваряется картированием «очагов» их размещения под пологом.

При определении фитомассы подлеска и подроста выполняется пересчет растений в «очагах» с определением средней высоты особей. Затем на площадках размером 1×1 м или 2×2 м, регулярно расположенных на пробной площади, для каждого из видов выбирают средние по высоте и развитию экземпляры, которые срезают под корень. Срезанные экземпляры фракционируют, сушат и найденные значения фитомассы пересчитывают на число экземпляров данного вида на 1 га (Ярмишко, 2002).

Поскольку структура и видовой состав подлеска и подроста чрезвычайно многообразны и доля их фитомассы в насаждении очень мала, определение последней выполняется упрощенными методами из числа обсуждаемых выше для древостоев основного полога. Обычно это метод среднего растения с упрощениями на всех уровнях выборочного учета.

Первичными объектами исследования биологической продуктивности лесного покрова являются на первых порах простые одно-возрастные насаждения, а при закладке пробных площадей в таких насаждениях одно из основных условий — отсутствие вклинивающихся «окон» (Родин и др., 1968), искажающих как таксационную, так и биопродукционную характеристики насаждений. Поскольку нижние ярусы растительности в таких насаждениях приурочены именно к «окнам», то процедуры определения фитомассы насаждения и нижнего яруса являются частично взаимоисключающими, особенно в период интенсивного самоизреживания древостоев. Чаще всего определения биологической продуктивности нижнего яруса в простых

насаждениях ограничиваются фитомассой напочвенного покрова, методы оценки которого достаточно детально разработаны как в геоботанике (Шалыт, Животенко, 1968; Ярмишко и др., 2002), так и в лесоведении (Родин и др., 1968; Уткин, 1975).

Определение фитомассы корней нижних ярусов совмещается с процессом оценки массы подземных органов основного яруса.

1.2. Определение массы корней

В экологии растений наименее изучены их корневые системы. Методы количественной оценки корневых систем древесных растений достаточно сложны и трудоемки, «а полученные результаты редко оправдывают затраченные усилия» (Ричардсон, 1968. С. 178). Специфическая особенность оценки массы корней состоит в том, что она должна предваряться установлением некоторых эдафических характеристик местообитания: структуры и плотности почвогрунта, макро- и микроморфологии, влажности, порозности, доступности элементов питания и др., которые накладывают свой отпечаток на биологические особенности вида и в совокупности с последними в значительной мере определяют общую массу корневой системы и ее структуру (архитектуру). Понимание этой обусловленности может быть определяющим при выборе метода оценки массы корней (Snowdon et al., 2002).

Первые раскопки корневых систем деревьев были выполнены в Германии в XVIII веке (Du Hamel Du Monceau, 1764—1765), после чего в течение более столетия какие-либо исследования корневых систем растений в литературе не зафиксированы, пока в 1870-х гг. не появились первые результаты изучения немецкими учеными корневых систем сельскохозяйственных культур в связи с применением удобрений (Böhm, 1979).

По причине чрезвычайно высокой трудоемкости определения массы корневых систем на первых этапах исследования биопродуктивности практиковали так называемые «экспресс-методы». В подобных случаях, например, при подрыве пней с помощью взрывчатки (Поликарпов, 1962) или при ручной и механизированной раскопке без отмывки (Аткин, 1978; Кер, Raalte, 1981; Mund et al., 2002) остается неучтенной не только фракция тонких корней, но и значительная часть скелетных. Даже при «аккуратном» выкапывании корневых

систем механической лопатой общие потери массы корней достигают 35 % (Le Goff, Ottorini, 2001). Поэтому представляется сомнительным утверждение Мартини Мунд с соавторами (Mund et al., 2002), что при выдергивании из земли деревьев с корнями с помощью трелевочного трактора потери массы корней составляют менее 10 %.

Сегодня понятие *фитомасса корней* трактуется двояким образом. Согласно одному из них в названное понятие включается масса лишь тех корней, которые при их отделении от почвогрунта остаются на сите с размером ячеек 2 мм. Корни же, прошедшие сквозь такое сито, включаются в почвенный углеродный пул (McKenzie et al., 2001). Подобное расчленение корневой системы на два разных углеродных пула (растительный и почвенный) мотивируется тем, что тонкие корни составляют, во-первых, якобы небольшую часть общей корневой системы (правда, лишь в оптимальных условиях роста) и, во-вторых, оценка их очень трудоемка по сравнению со скелетной частью (Snowdon et al., 2002).

Однако исторически сложился иной подход, при котором масса корневой системы оценивается в целом, но с дифференциацией составляющих ее корней по толщине. Разными исследователями предложены самые разнообразные градации распределения массы корней: <5, 5—10, 10—20 и >20 мм (Harris et al., 1973); <3, 3—7, 7—10, 10—20 и >20 мм (Аткин, 1984); <2, 2—5, 5—10 и >10 мм (Jenik, 1971; Grier et al., 1981); <1, 1—2, 2—5, 5—10 и >10 мм (Верзунов, 1980; Крепкий, 1987); <1, 1—5, 6—10, 11—20, 21—50, 51—100 и >100 мм (Benčat, 1989); <1, 1—10 и >10 мм (Halander, Bräkke, 1989), и это разнообразие затрудняет их сравнительный анализ.

Самая тонкая фракция корней функционально специфична по сравнению с остальной их массой, поэтому обязательно вычленение *тонких* и *скелетных* (проводящих) корней. Наиболее часто в категорию тонких корней включают фракцию <1 мм, поскольку именно такие корни наиболее подвержены сезонным флуктуациям массы, а это важно при оценке их годового массового оборота (Santantonio D., Santantonio E., 1987).

А. Я. Орловым (1967) установлено, что не все тонкие корни диаметром менее 1 мм являются физиологически активными, что среди них есть и какая-то доля проводящих и что фракция толщиной менее 0,6 мм более полно охватывает группу активных (сосущих) корней. Более того, Е. М. Борискиной (1959) в 50-летнем дубняке

осоково-снитевом в монолитах, взятых по методике А. Я. Орлова (1955), выбирались в качестве сосущих еще более тонкие живые корни диаметром $<0,3$ мм, и тем не менее фракция включала не только сосущие корни, но также оси, на которых они располагаются, т. е. наиболее тонкие проводящие корни.

Следовательно, проблематична сама возможность корректного разделения корней на скелетные и тонкие, поскольку их различают по морфологии (толщине), а не по функции (физиологии). Б. Лешем (Leshem, 1965) полагает, что, поскольку корни представляют собой систему непрерывных переходов морфологических и функциональных характеристик, любая классификация корней, основанная на определении их толщины, является произвольной. Метод вычленения физиологически активных корней, играющих главную роль в обменных связях растения с почвой, пока не разработан, и их масса скрывается в общей массе тонких корней (Дылис, Носова, 1977), верхний предел толщины которых варьирует от 0,3 до 5 мм, а прямые оценки — от 1 до 13 т/га (Santantonio et al., 1977).

Таким образом, при оценке массы корневой системы основная проблема связана с физиологически активной ее частью, представленной ростовыми и сосущими корневыми окончаниями (рис. 8), а иногда под сосущими понимается совокупность тех и других (Орлов, 1955, 1957, 1967; Борискина, 1959). Длина сосущих корней — от 0,1 до 5 мм, толщина — 0,2—0,5 мм. Они служат для поглощения воды, усвоения углекислоты и элементов питания из почвы (Тимирязев, 1949; Курсанов, 1955). Ростовые корни древесных растений значительно крупнее сосущих. Их длина колеблется от 3 до 50 мм, толщина составляет 1—3, иногда — 3—8 мм. Они обладают довольно интенсивным ростом и наряду с поглотительной функцией осваивают новые области почвогрунта.

На активных корнях имеются корневые волоски, определяющие поглотительную способность растения, и их количество очень изменчиво. Поверхность корневых волосков превышает поверхность активных корней в 2—3 раза (Колосов, 1962; Рахтеенко, 1963). И.И. Колосов (1962) существенный недостаток методов весового учета корней видит в том, что «они не характеризуют степень развития корня как органа поглощения» (с. 220), поскольку поглотительная способность определяется не только массой, но и поверхностью активных корней и корневых волосков. При одной и той же массе активных корней их

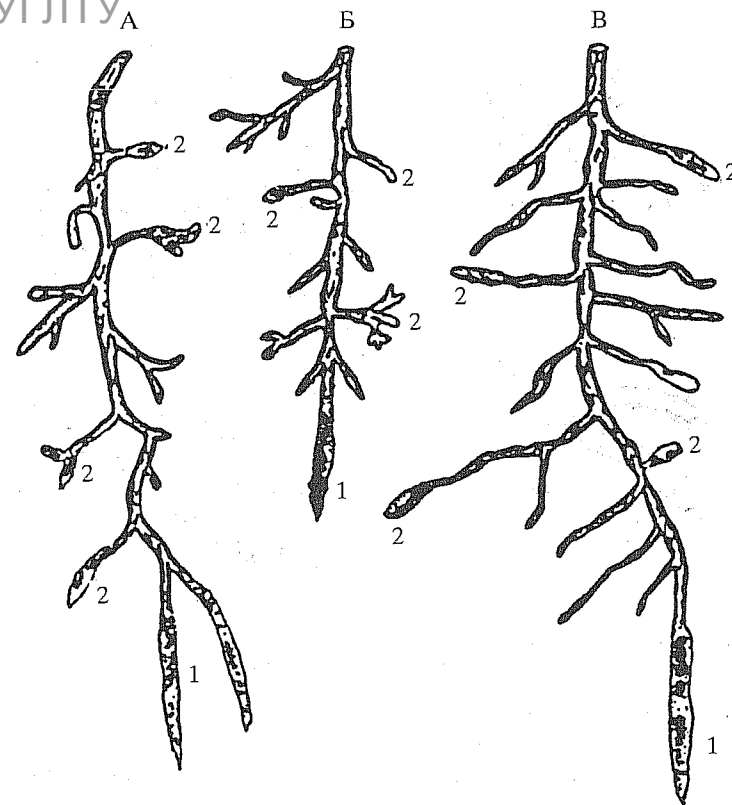


Рис. 8. Физиологически активная часть корней дуба (А), сосны (Б) и ели (В) с ростовыми (1) и сосущими (2) корневыми окончаниями (Рахтеенко, 1963)

толщина и протяженность могут различаться в 1,5—2 раза, а количество корневых волосков на единице поверхности — в 3—4 раза. Методы их учета описаны В.А. Колесниковым (1962).

Часто активные корни покрыты мицелиарным чехлом, т. е. гифами гриба-микоризообразователя (рис. 9). И. Еник (Jenik, 1957; цит. по: Köstler et al., 1968) выделяет четыре формы микоризы: гладкая кораллоподобная, густоволосковидная, редковолосковидная и щеткоподобная. Зараженные микоризой корешки сильно изменяются, корневые волоски при этом исчезают (Рахтеенко, 1963). Масса микоризы достигает в насаждениях сосны веймутовой 5—6, дуба — 12 и дугласии — 51—78 % к массе тонких корней (<2 мм) (Fogel, 1983). Интен-

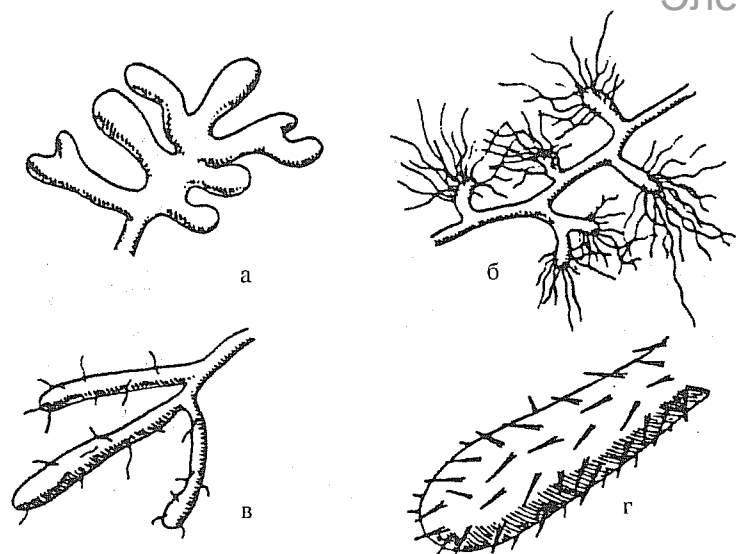


Рис. 9. Различные типы эктоэндотрофной микоризы у дуба (Jenik, 1957; цит. по: Köstler et al., 1968): гладкая коралловидная (а), густоволосковидная (б), редковолосковидная (в) и щетковидная (г)

сивность микоризообразования повышается с ростом концентрации CO_2 в атмосфере (Berntson et al., 1997).

Учет микоризы как симбиоза корневых окончаний и мицелия в отношении их практически невозможно расчленить, тогда как в функциональном плане микориза чрезвычайно расширяет область усвоения элементов питания, выводя ее за пределы тонкой фракции корней. При отмывке на ситах с диаметром ячеек 5–6 мм значительная часть микоризы теряется. Поэтому обычно применяют более мелкую сетку с отверстиями 0,20–0,25 мм (Орлов, 1957; Fogel, 1983). Однако есть свидетельства того, что и сквозь ячейки 0,50 мм тонкие корни с микоризой проходят очень редко (Tateno et al., 2004).

При количественной оценке корней, особенно тонких, наибольшее распространение получил метод монолитов в различных модификациях, впервые примененный в 1891 г. Мюнцом и Жираром (цит. по: Колесников, 1962), с отмывкой корней из взятого почвенного объема. Последний берется обычно с помощью либо прямоуголь-

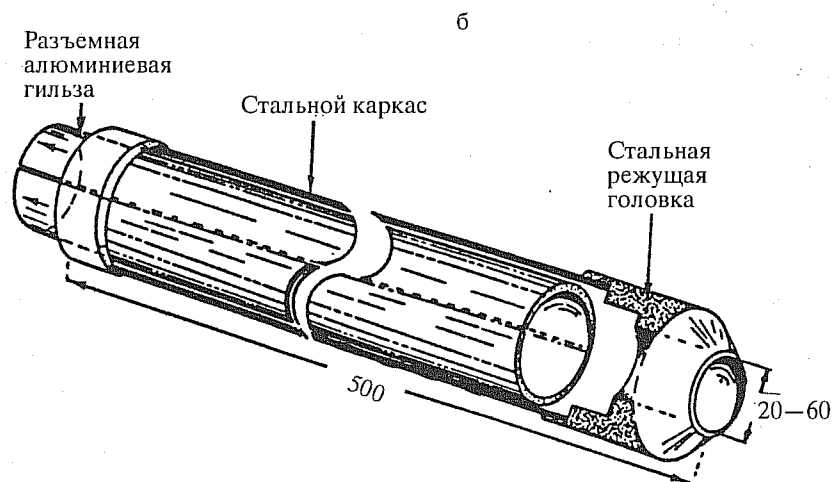
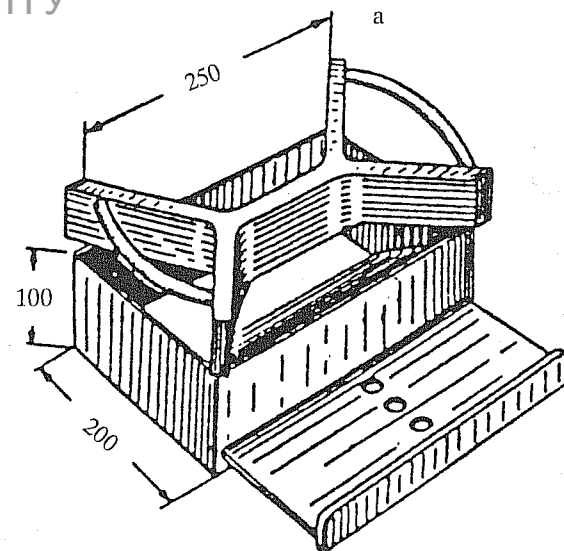


Рис. 10. Шаблоны-корнерезы для выемки почвенных монолитов с корнями: а — прямоугольный (Рахтесенко, Якушев, 1968) и б — цилиндрический (Ford, Deans, 1977)

го (Рахтеенко, Якушев, 1968), либо цилиндрического (Ford, Dean, 1977) шаблонов-корнерезов (рис. 10). При этом методе по данным обработки монолитов, распределенных по площади в соответствии с некоторой схемой, определяется масса тонких и скелетных корней, но не учитывается масса комля, примыкающего к стволу дерева.

Необходимо также иметь в виду, что метод занижает оценку массы тонких корней, и это занижение тем значительнее, чем меньше площадь поперечного сечения шаблона-корнереза. Например, при определении массы тонких корней в 10-летних культурах сосны ладанной с помощью корнерезов сечением 3 и 49 см² средние оценки составили соответственно 93 и 157 г/м² (занижение в первом случае 41 %) при стандартных отклонениях оценок соответственно 39 и 67 г/м² (Zarnoch et al., 1993).

Существенно влияет на точность оценок массы корней также способ их извлечения из монолитов. На примере сосны веймутовой показано, что ручная выборка более эффективна для фракции диаметром 2–5 мм, а способ отмывки на ситах с мелкими ячейками — для тонких корней диаметром <2 мм. В последнем случае потери снижаются на 30–40 % по сравнению с ручной выборкой (Fogel, 1983).

Вследствие упомянутых неопределенностей, связанных с прямым измерением массы корней, в особенности тонкой фракции, иногда применяют косвенные методы с использованием относительных показателей. Однако корректная оценка массы тонких корней косвенными методами практически невозможна, поскольку их масса связана не столько со структурой и массой надземной либо подземной части, сколько с видовой спецификой, эдафическими и климатическими условиями, и варьирует от 1,4 % от общей массы корней в условиях Воронежской области у дуба (Борискина, 1959) до 71–95 % в аридных условиях на песках Саратовской области (Будаев, 1971) и 60–80 % в Тургайском прогибе — у сосны (Усольцев, Крепкий, 1986). Относительная масса тонких корней повышается с ростом концентрации CO₂ в атмосфере (Berntson et al., 1997).

Тем не менее, в целях получения обобщенных показателей массы тонких корней на региональном уровне для лесного сектора Канады выводится зависимость доли тонких корней в общей их массе от общей массы корней (рис. 11). Аналогичная зависимость для модельных деревьев сосны Тургайского прогиба, построенная по данным табл. 8, оказалась менее выраженной и статистически не достовер-

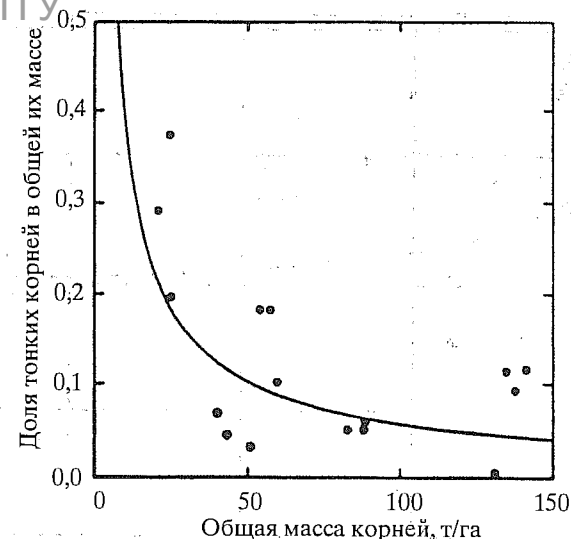


Рис. 11. Зависимость доли тонких корней в общей их массе от общей массы корней, общая для мягколиственных и твердолиственных лесного сектора Канады, описанная уравнением $P_{\text{thin}}/P_{\text{tot}} = e^{1.007 - 0.841 \cdot P_{\text{tot}}}$ (Kurz et al., 1996). P_{thin} и P_{tot} — соответственно масса тонких корней и общая

ной (рис. 12): критерий Стьюдента для углового коэффициента регрессии равен $1,75 < 2,00$.

Методов определения массы корней чрезвычайно много, и они представлены в соответствующих обзорах (Методы изучения..., 1968; Köstler et al., 1968; Newbould, 1968; Head, 1970; Hermann, 1977; Russel, 1977; Böhm, 1979; Smit et al., 2000; Snowdon et al., 2001). Каждый метод имеет свои недостатки, и чем он точнее, тем более трудоемок. Хотя фактические данные о трудозатратах при использовании того или иного метода в литературе практически отсутствуют (Böhm, 1979), приведем краткое описание некоторых, априорно отобранных из наиболее распространенных и точных, при приемлемом уровне затрат.

1.2.1. Метод раскопки и взвешивания скелетных корней модельного дерева (Калинин, 1975; Le Goff, Ottorini, 2001)

М.И. Калинин (1975; 1978; 1983; Калинин и др., 1998) в условиях Украины получен обширный материал по фитомассе и архитектонике корневых систем основных лесобразующих пород методом

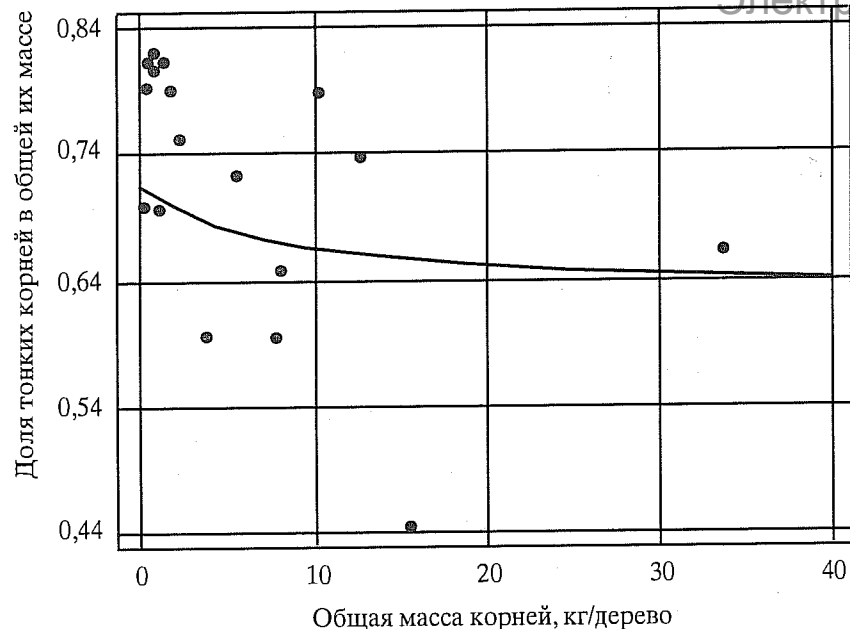


Рис. 12. Зависимость доли тонких корней в общей их массе от общей массы корней модельных деревьев сосны Тургайского прогиба, описанная уравнением $P_{\text{thin}}/P_{\text{tot}} = e^{-0,333P_{\text{tot}}^{-0,0207}}$

раскопки и отмытки с помощью водометов в пределах всего корнеобитаемого пространства дерева. При подобной процедуре теряется и не подлежит учету основная масса тонких корней (Fogel, 1983). Однако цель упомянутых исследований специфичная — найти некие общие закономерности в многообразии сугубо индивидуальных особенностей архитектуры и формирования скелета корневых систем деревьев.

В настоящее время зарубежными исследователями метод прямой раскопки корней существенно модифицирован. Рассмотрим один из подобных методов на примере 30-летнего насаждения бука лесного на северо-востоке Франции (Le Goff, Ottorini, 2001). Корневая система модельного дерева извлекается из земли с помощью механической лопаты, по возможности обеспечивая минимальное обламывание корней. Корни раскладываются на открытом месте и отмываются от частиц грунта. Затем они сортируются на три груп-

Таблица 8

Соотношение массы всех корней и тонкой их фракции, полученной методом раскопки и отмытки в культурах и естественных насаждениях сосны обыкновенной Тургайского прогиба (Усольцев, Крепкий, 1984, 1986)

Возраст, лет	Происхождение*	Почвы**	Диаметр, см	Высота, м	Абсолютно сухая масса хвои, кг	Абсолютно сухая масса корней, кг		Отношение	
						Общая	Тонкие корни <1 мм	массы тонких корней к общей	массы тонких корней к массе хвои
8	К	Д-б	3,03	2,53	0,546	1,90	1,50	0,79	2,75
8	К	Д-б	2,11	2,52	0,260	0,513	0,406	0,79	1,56
15	К	Т-к	4,54	4,74	0,580	2,38	1,79	0,75	3,09
20	Е	Д-б	3,55	3,60	0,221	1,45	1,18	0,81	5,34
20	Е	Д-б	3,05	3,00	0,37	0,82	0,67	0,82	1,81
20	Е	Д-б	2,35	3,00	0,054	0,59	0,48	0,81	8,89
20	Е	Д-б	3,15	2,70	0,157	0,95	0,77	0,81	4,90
22	Е	Д-б	1,25	3,53	0,010	0,089	0,062	0,70	6,20
22	Е	Д-б	2,07	4,31	0,063	0,198	0,138	0,70	2,19
22	Е	Д-б	4,39	6,72	0,415	1,189	0,828	0,70	2,00
22	Е	Д-б	3,03	6,20	0,167	0,536	0,374	0,70	2,24
22	Е	Д-б	4,96	5,81	0,425	1,279	0,891	0,70	2,10
22	Е	Д-б	1,19	3,10	0,029	0,070	0,049	0,70	1,69
22	Е	Д-б	2,59	5,72	0,103	0,525	0,366	0,70	3,55
22	К	Т-к	7,66	8,20	1,41	5,64	4,07	0,72	2,89
22	К	Т-к	9,85	9,10	2,37	12,64	9,31	0,74	3,93
23	К	Т-к	11,4	10,0	2,16	15,56	6,89	0,44	3,19
24	К	Т-к	8,95	10,4	1,82	10,39	8,18	0,79	4,49
26	К	Т-к	8,36	9,80	0,676	8,21	5,31	0,65	7,85
42	Е	Д-б	8,00	12,0	0,569	7,80	4,65	0,60	8,17
42	Е	Д-б	7,56	10,9	0,470	3,90	2,33	0,60	4,96
40	Е	Т-к	15,5	15,0	2,67	33,70	22,33	0,66	8,36

*К — культуры, Е — естественные сосняки.

**Почвы: Т-к — темно-каштановые, Д-б — дерново-боровые.

пы без учета порядка ветвления, т. е. по диаметру среза у основания корня: крупные (>5 мм), мелкие (от 2 до 5 мм) и тонкие (<2 мм), и взвешиваются.

Поскольку часть корней при их извлечении из почвогрунта неизбежно теряется, их масса *восстанавливается расчетным методом* (Whittaker, Woodwell, 1971; Santantonio et al., 1977). Можно показать по меньшей мере три таких метода.

Австралийский метод (Snowdon et al., 2002). Согласно этому методу устанавливается количество сломанных окончаний корней и замеряются их диаметры, а также диаметры и масса аналогичных интактных (неповрежденных) корней. Для последних рассчитываются зависимости *масса — диаметр*, которые используются для восстановления массы сломанных корней по измеренным их диаметрам, а также для оценки массы корневых систем деревьев без их взвешивания.

Французский метод (Le Goff, Ottorini, 2001) более детализирован и предусматривает учет фракционной структуры фитомассы корней. Вначале выводится зависимость суммарной массы P_i (г) рассортированных корней (крупные + мелкие + тонкие), входящих в тот или иной интактный фрагмент корневой системы бука лесного, от (базального) диаметра этого фрагмента у его основания (см) в диапазоне от среднего диаметра тонких корней (в данном случае 0,1 см) до максимального диаметра у основания крупных корней (в данном случае 5 см) (рис. 13):

$$\ln P_i = 3,0096 + 2,0949 \ln D; SE = 0,158; R^2 = 0,86. \quad (5)$$

Затем рассчитываются уравнения зависимости относительной массы интактных фрагментов корневой системы, включающих в себя крупные и мелкие корни, от базальных диаметров этих фрагментов в диапазоне от 0,5 до 5,0 см. Ветвящийся фрагмент корня с базальным диаметром 0,5—5,0 см включает в себя корни не только первого, но и более высоких порядков, имеющие базальные диаметры в диапазоне от 0,2 до 0,5 см. Соответственно этот фрагмент подразделяется на крупную (0,5—5,0 см) и мелкую (0,2—0,5 см) фракции, значения относительной массы которых (соответственно P_c/P_i и P_s/P_i) описываются зависимостями от базального диаметра фрагмента в диапазоне от 0,5 до 5,0 см:

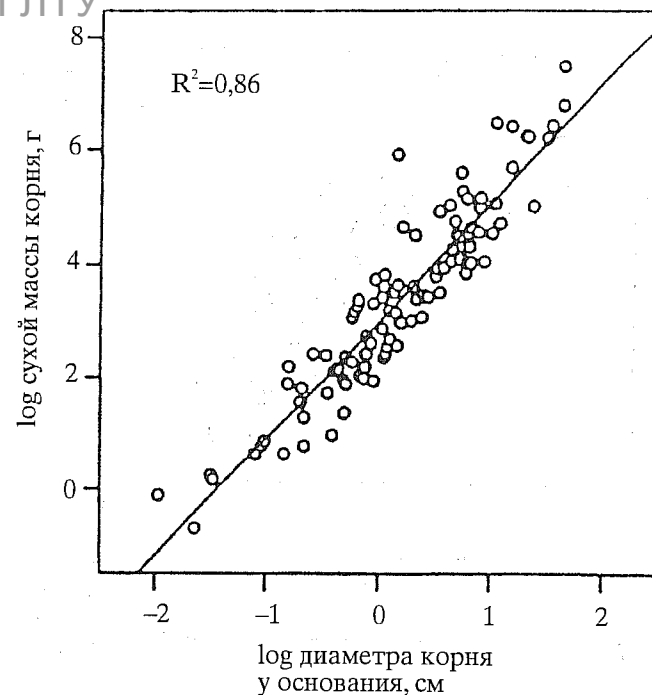


Рис. 13. Зависимость суммарной массы крупных, мелких и тонких корней, входящих в интактный фрагмент корневой системы бука лесного, от базального диаметра этого фрагмента, т. е. диаметра у его основания, в логарифмических координатах (Le Goff, Ottorini, 2001). Каждая точка на графике соответствует одному фрагменту

$$P_c/P_i = 0,91206 - 0,36505/D; SE = 0,114; R^2 = 0,60 \text{ (рис. 14, а).} \quad (6)$$

$$P_s/P_i = 0,04543 + 0,19979/D; SE = 0,087; R^2 = 0,44 \text{ (рис. 14, б).} \quad (7)$$

Путем табулирования (6) и (7) в пределах диапазонов применимости уравнений по значениям диаметров обломанных окончаний корней (0,5—5,0 см) рассчитывается относительная масса соответственно крупных и мелких корней, затем по (5) — абсолютные их значения. Масса «потерянных» тонких корней P_t определяется как $[P_i - (P_c + P_s)]$. Полученные расчетом значения массы «потерянных» крупных, мелких и тонких корней (соответственно P_c , P_s и P_t) суммируются с массой извлеченных из почвогрунта корней соответствующих групп толщины.

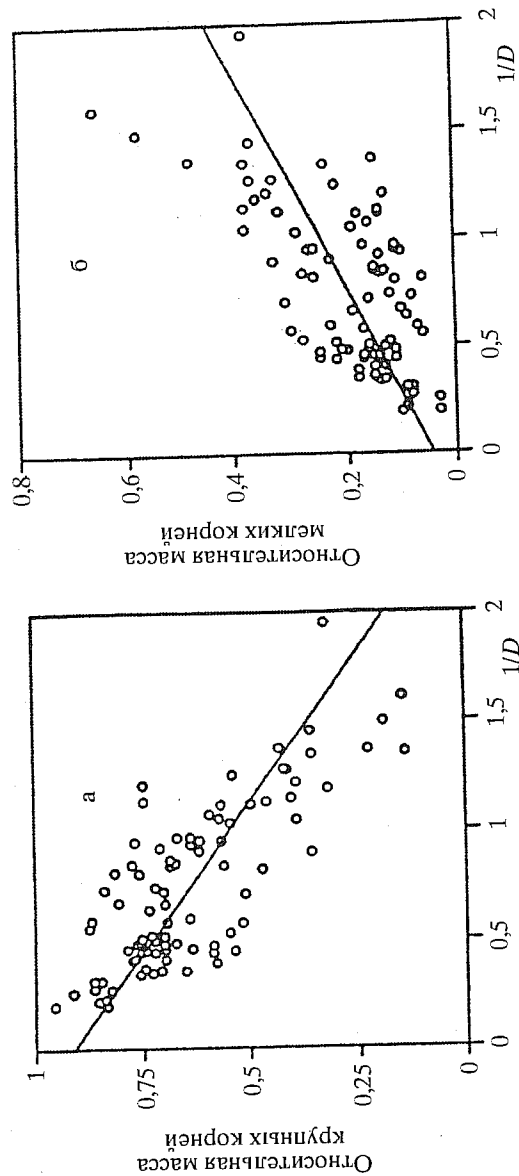


Рис. 14. Зависимости относительной массы интактных фрагментов (обозначены точками) корневой системы, включающих в себя крупные (а) и мелкие (б) корни, от величины, обратной базальному диаметру этих фрагментов в диапазоне от 0,5 до 5,0 см (Le Goff, Ottorini, 2001)

Далее рассчитываются уравнения зависимости относительной массы P_s/P_i интактных фрагментов корневой системы, включающих только мелкие корни, от базальных диаметров этих фрагментов в диапазоне от 0,2 до 0,5 см:

$$P_s/P_i = 0,97354 - 0,1560/D; SE = 0,144; R^2 = 0,76 \text{ (рис. 15).} \quad (8)$$

Путем табулирования (8) в пределах диапазона применимости уравнения по значениям диаметров обломанных окончаний корней (0,2—0,5 см) рассчитывается относительная масса мелких корней и затем по (5) — абсолютные ее значения. Масса «потерянных» тонких корней P_t определяется как $(P_i - P_s)$. Полученные расчетом значения массы «потерянных» мелких и тонких корней (соответственно P_s и P_t) суммируются с суммарной массой извлеченных из почвогрунта корней и вышерассчитанных «потерянных» фракций соответствующих групп толщины.

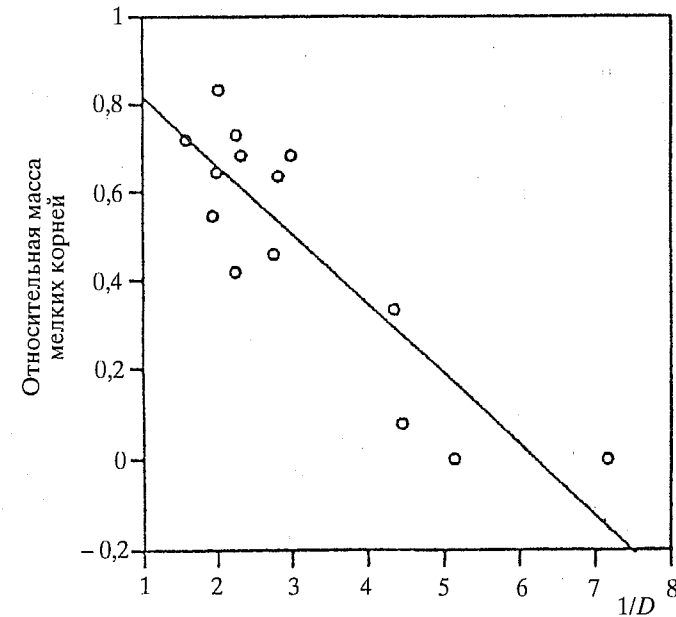


Рис. 15. Зависимость относительной массы интактных фрагментов (обозначены точками) корневой системы, включающих только мелкие корни, от величины, обратной базальному диаметру этих фрагментов в диапазоне от 0,2 до 0,5 см (Le Goff, Ottorini, 2001)

Очевидно, что при методе раскопок масса тонких корней не может быть учтена в полном объеме, что и подтверждается при определении ее методом монолитов на той же пробной площади: она оказалась заниженной в 8 раз (Le Goff, Ottorini, 2001). В 20-летних культурах сосны замечательной в Австралии масса тонких корней при аналогичном сопоставлении была занижена в 1,2—2,0 раза (Moir, Bachelard, 1969).

Метод фрактальной модели. Для случаев, когда недоступна для выемки существенная часть корневой системы (например, на скальных местообитаниях), применяется метод фрактальных моделей, описывающих ветвящиеся структуры по принципу самоподобия. Применительно к корневым системам это означает, что общая схема ветвления корней подразделяется на соподчиненные подсистемы, которые в последовательно уменьшающихся масштабах повторяют общую схему. Для расчета общей фрактальной модели интактные корневые системы расчленяются по порядкам ветвления, измеряются длина, масса и угол крепления каждого сегмента. При известных характеристиках доступных корней первого порядка (проксимальных), непосредственно примыкающих к комлю, модель позволяет достаточно корректно определить массу периферийных корней более высокого порядка, не доступных для извлечения и взвешивания (Mandelbrot, 1983; Barnsley, 1988; Peitgen, Saupe, 1988; Zeide, 1991; van Noordwijk et al., 1991, 1994, 1996; Spek, van Noordwijk, 1994).

1.2.2. Метод 2-стадийной оценки массы корней (Snowdon et al., 2002)

Выборочный учет массы корней дерева ограничивается некоторым минимальным их диаметром или предельным объемом корнеобитаемого пространства, поскольку 1) при извлечении корневой системы из почвогрунта неизбежны потери наиболее тонких фракций и 2) обычно имеет место взаимное перекрытие корнеобитаемых пространств соседних деревьев. Поэтому методикой, разработанной в рамках Национальной системы оценки углерода в Австралии (Snowdon et al., 2002) предусмотрен двухстадийный учет массы корневой системы дерева.

Первая стадия выборочного учета массы корней. На первой стадии у модельного дерева учитываются только корни, ограниченные некоторым предельным диаметром, например 25 мм, а более тонкие корни игнорируются, либо учитываются лишь корни, входящие в

некоторое корнеобитаемое пространство вокруг пня, имеющее, например, форму цилиндра радиусом 1 м и глубиной 1 м. Для оценки массы корней модельного дерева применяется метод раскопки. С целью получения несмещенных корреляций с надземными измерениями необходимо для каждого древесного вида не менее 20 раскопанных корневых систем, включая комель (припennую часть корневой системы) и стержневой корень (рис. 16). Модельные деревья, отобранные для раскопки корней, должны быть репрезентативными по линейным размерам их надземной части, а для вида в целом — и по всему спектру условий произрастания.

Предельные размеры выборки из корневой системы назначаются исходя из практических соображений. Предельный диаметр корней должен устанавливаться с таким расчетом, чтобы имела возможность эффективного восстановления массы периферийных

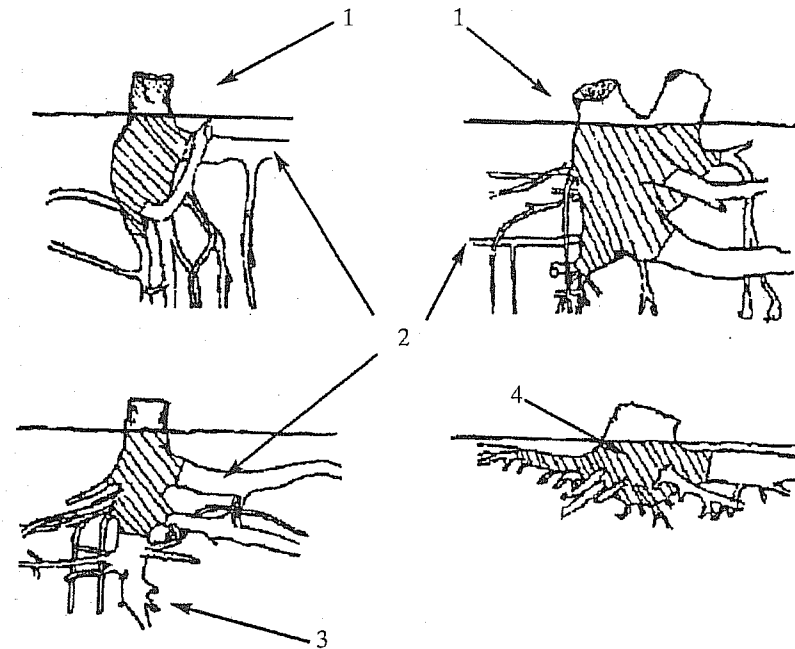


Рис. 16. Примеры деления корневых систем деревьев на фракции: 1 — пень (надземная часть); 2 — боковой корень; 3 — стержневой корень; 4 — комель (Snowdon et al., 2002)

корней, а размер почвенного объема должен обеспечить оценку наибольшей части корневой системы, в частности, в плане он может ограничиваться проекцией либо радиусом кроны.

Если модельное дерево имеет достаточно большие размеры и соответственно массивный комель, для выемки корневой системы применяется механическая лопата, что на скалистых грунтах и сухих песках представляет единственный способ учесть массу корневой системы дерева. Для очистки вынудой корневой системы от частиц почвогрунта необходим набор соответствующих инструментов: металлическая вилка, метелка, лопатка, отвертка, а также гидро- либо пневмоструйное устройство.

После выемки корневая система делится на фракции: комель, стержневой корень и боковые корни (см. рис. 16) и определяется их масса. Боковые корни отделяются от комля непосредственно под базальным наплывом. Поскольку часть скелетных корней в процессе их извлечения неизбежно теряется, применяется дополнительная расчетная процедура по восстановлению их массы.

Вторая стадия выборочного учета массы корней. Масса периферийных корней, не учтенных на первой стадии, подлежит оценке на второй стадии выборочного учета путем взятия почвенных кернов (цилиндрических монолитов) на площади роста не менее 10 деревьев. При этом корни, диаметр которых больше предельного, принятого на первой стадии (например 25 мм), удаляются из выборки. Подобный метод рекомендован П. Ньюболдом (Newbold, 1967). Аналогичным образом, если на первой стадии учтены корни в пределах принятого почвенного объема (например, радиусом 1 м и глубиной 1 м), то выборочные керны для периферийных корней, не учтенных на первой стадии, закладываются за пределами упомянутых почвенных объемов. Подобный метод рекомендован В. Барроусом с соавторами (Burrows et al., 2000).

Кроме изложенной 2-стадийной процедуры, возможны различные ее модификации. В качестве примера можно привести 3-стадийную схему (рис. 17), использованную при оценке массы корней сосны приморской и эвкалипта шаровидного (Snowdon et al., 2002).

1.2.3. Метод А.Ф. Чмыра (1984)

Метод предусматривает три последовательные стадии. На первой стадии закладывается *седлающий (пневый)* монолит: обнажается корневая система дерева в радиусе от 30 до 100 см на глубину

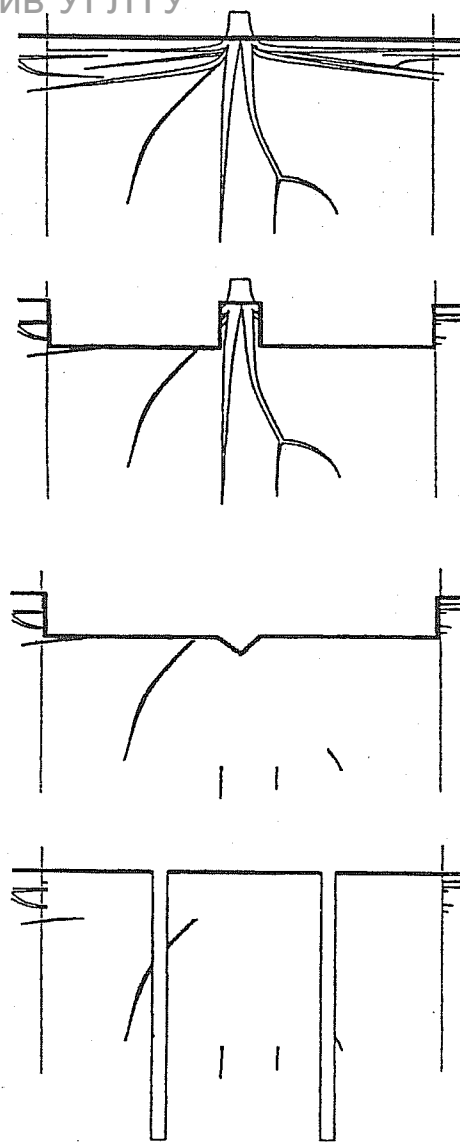


Рис. 17. Последовательность 3-стадийного выборочного учета массы корневой системы дерева (Snowdon et al., 2002)

Сечение корневой системы дерева без средних и мелких корней. Боковыми вертикальными линиями обозначена граница раскапываемой части корней, проведенная через середину расстояний между соседними деревьями.

Стадия 1. Наиболее заселенный корнями верхний слой почвогрунта толщиной 0,6—0,8 м извлекается механической лопатой и просеивается на сите с размером ячеек 25 мм. Мелкие корни просеиваются вместе с почвогрунтом, а большая часть крупных корней остается на сите и взвешивается.

Стадия 2. Извлекается и взвешивается пень со стержневым корнем, при этом часть периферийных корней обламывается.

Стадия 3. Углубление, образовавшееся после извлечения пня, засыпается почвогрунтом, выкопанным и просеянным на стадии 1. Масса корней, не учтенная на стадиях 1 и 2, оценивается путем взятия почвенных кернов до глубины проникновения корней, при этом учитывается масса как мелких корней, прошедших сквозь сито на стадии 1, так и корней, обломившихся на стадии 2. Содержимое всех кернов просеивается на сите с размером ячеек 2 мм, и оставшиеся на сите тонкие корни взвешиваются.

10—15 см с целью определения массы и количества крупных скелетных корней, их диаметра и характера распространения в горизонтальной проекции. Затем выбираются 2—3 корня, разделяющих своим направлением окружность проекции кроны на соответствующие секторы, и вскрытием почвы по ходу этих корней через 15—20 см устанавливается их протяженность. Средняя протяженность корней, формирующих скелет, принимается за радиус R зоны распространения корневой системы дерева, по которому вычисляется площадь поверхности почвы, занятой корнями (рис. 18).

На второй стадии закладываются *профильные* почвенные монолиты в количестве не менее 10 объемом 5 дм³ (25×20×10 см) по ходу выбранных скелетных корней. Первый монолит закладывается на

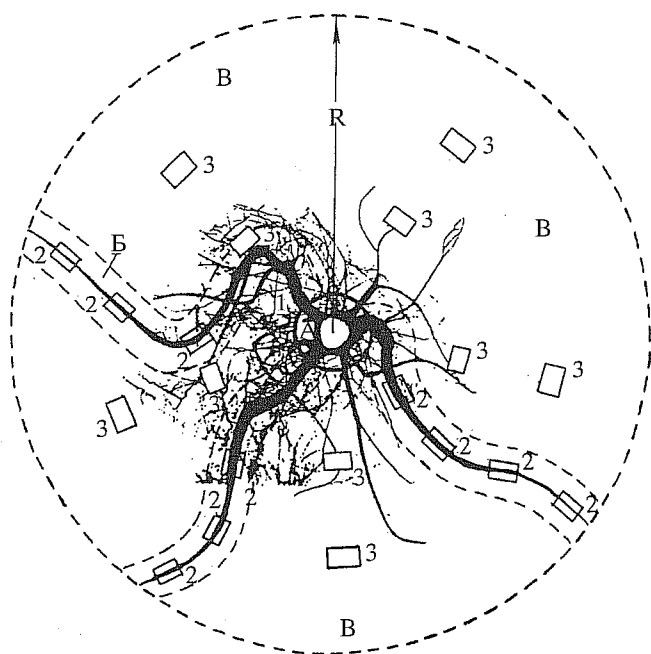


Рис. 18. Схема расположения монолитов, отбираемых по комплексному методу. А.Ф. Чмыра (1984): 1, 2 и 3 — соответственно седлающий, профильные и вольные монолиты; R — радиус зоны распространения корневой системы; показаны зоны взятия монолитов седлающего (А), профильных (Б) и вольных (В)

окружности седлающего (пневого) монолита, а последующие (2-й, 3-й, ..., 10-й) — в радиальном направлении в сторону внешней границы зоны распространения корневой системы. После ручной выборки скелетных корней почва просеивается через три сита с диаметром ячеек 2,0; 1,0 и 0,3 мм в водяной ванне. Блок сит из трех секций опускается в ванну с водой, где встряхиванием и помешиванием почвы производится отмывка корней. Далее по ходу корней закладываются монолиты в тех же местах с глубины 10 см до максимальной глубины распространения корней исследуемой модели.

На третьей стадии приступают к закладке десяти так называемых «вольных» монолитов по концентрическим кругам в зоне распространения корневой системы на равном расстоянии между собой. Глубина их закладки по концентрическим кругам определяется глубиной проникновения корней модельного дерева. По завершении работ выкапывается и взвешивается комлевая часть («седлающий» монолит) на площади круга первоначально обнаженной корневой системы вокруг ствола.

В лаборатории корни помещаются на 30 мин в водяную ванну, затем отмываются от почвенных частиц. Определяются видовой состав корней и балл микоризности. Для пересчета фитомассы на абсолютно сухое состояние все взятые образцы сушатся в сушильном шкафу при температуре 100—105 °С до постоянного веса.

При камеральной обработке данных определяется насыщенность 1 дм³ почвы корнями изучаемой древесной породы и пород-конкурентов по каждой из зон взятия монолитов: А) седлающего монолита, Б) скелетных (профильных) корней и В) вольных монолитов (зона между скелетными корнями).

После определения насыщенности почвы корнями по каждой из зон устанавливается доля каждой зоны в общей площади корнеобитания данной модели. Затем определяют средневзвешенную массу корней в зоне корнеобитания модельного дерева.

Недостатки метода. Метод находит применение при поверхностном характере распределения корневой системы, что имеет место, например, у ели (Усольцев и др., 2002, 2004). При большой глубине проникновения корней (например, у сосны — до 5,0—5,5 м) метод становится слишком трудоемким. Метод скорее всего дает завышенную оценку массы корней модельного дерева, особенно тонких, учитываемых вольными монолитами, поскольку в оценку включаются и кор-

ни соседних деревьев, проникающие в корнеобитаемое пространство модельного.

1.2.4. Метод И.Н. Рахтеско — Б.И. Якушева (1968)

После обмера и картирования деревьев на пробной площади (не менее 500 м²) на плане выбирается место между средними модельными деревьями в естественных насаждениях или между рядами — в культурах для закладки траншеи. Траншея в междурядье располагается так, чтобы ее ширина точно соответствовала ширине междурядья, а длина траншеи захватывала не менее двух соседних деревьев в рядах (рис. 19).

Перед раскопкой корневых систем определяется масса надземных фракций (стволы, ветви, листва) модельных деревьев, находящихся на границе траншеи. Выкопка корней на площади траншеи производится послойно (по 10—20 см) до глубины их проникновения. Для выборки корней землю просеивают через сито с отверстиями 2—3 мм. Отмытые корни разделяют по породам, а затем на 3 фрак-

ции по диаметру. К первой фракции относят корни толщиной до 1 мм, ко второй — от 1 до 3 мм и к третьей — 3 мм и более. Корни двух последних фракций относятся к крупным, а корни толщиной 1 мм и менее — к тонким.

При разборке корней отдельно учитывают корни травянистых растений, мертвые корни и органические остатки, в которых нельзя распознать определенные части растения. После сортировки корни и надземные части растений высушивают и взвешивают. Затем рассчитывается масса сухих корней на 1 м² по формуле

$$X = P_1/S_1, \quad (9)$$

где P_1 — масса корней с площади траншеи, кг; S_1 — площадь траншеи, м². Расчет массы корней одного среднего (теоретического) модельного дерева выполняется по формуле

$$X = P_1 S_2/S_1 N, \quad (10)$$

где S_2 — размер пробной площади, м²; N — количество деревьев на пробной площади.

В тех случаях, когда ставится цель исследовать насыщенность почвы только тонкими (сосущими) корнями, применяют метод мелких монолитов размером 20×25 см с использованием шаблона-корнереза (см. рис. 10а). Монолиты закладываются в 5-кратной повторности в характерных точках пробной площади (см. рис. 19) на глубину проникновения основной массы корней. Корни из почвенных монолитов отмываются на ситах с отверстиями 0,25—1,0 мм, сушатся и рассчитывается их масса на 1 м².

1.2.5. Метод Н. Каризуми (1968)

Метод предназначен для определения массы корней при более или менее равномерном распределении деревьев на площади — в культурах или при достаточно редком их стоянии — в естественных древостоях старших возрастов. В этом случае раскопка корневой системы производится на площади роста дерева (рис. 20). Блок почвы на такой учетной площадке выкапывается на глубину проникновения корней с подразделением на слои, как показано на рис. 20, и корни каждого слоя учитываются отдельно. При этом они подразделяются на фракции в зависимости от их толщины: тонкие (<2 мм), мелкие

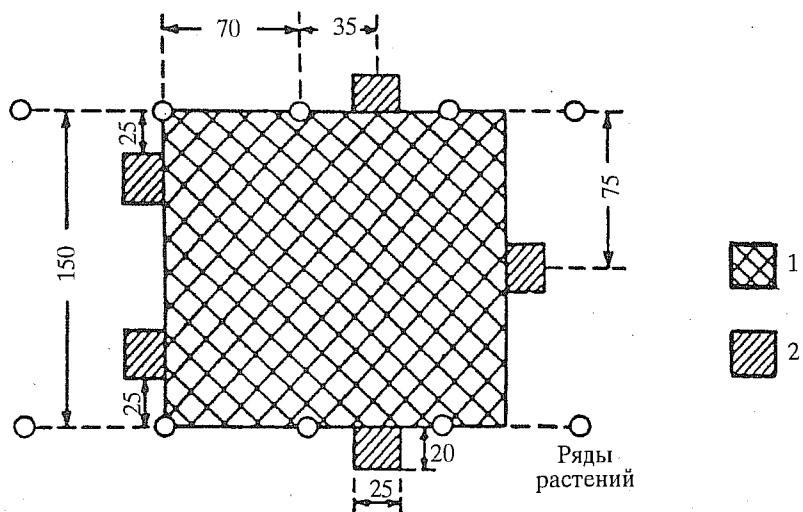


Рис. 19. Схема закладки траншеи (1) и мелких почвенных монолитов (2) в лесных культурах (Рахтеско, Якушев, 1968)

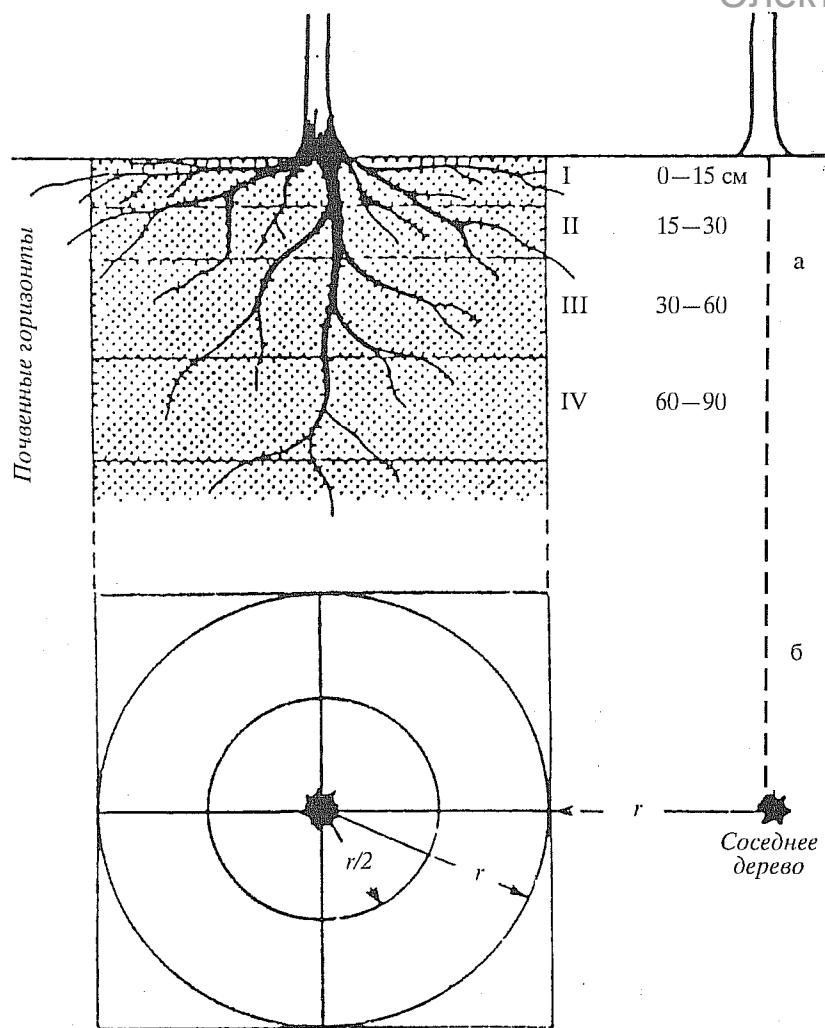


Рис. 20. Схема закладки почвенного блока (Каризуми, 1968); а и б — соответственно вид сбоку и сверху

(2—5 мм), средние (5—20 мм), крупные (20—50 мм), очень крупные (>50 мм) и комель.

Масса корней, вынутых из почвенного блока, с одной стороны, включает в себя не только корни данного, но и какую-то часть корней соседних деревьев, но с другой — не учитывает массу корней данного дерева, выходящих за пределы почвенного блока. Н. Каризуми (1968) на 10 модельных деревьях в 24-летних культурах криптомерии японской сопоставил «истинную» массу корней деревьев, полученную при учете изолированной корневой системы дерева, и «массу в блоке», т. е. массу всех корней, вынутых из почвенного блока. Оказалось, что по суммарной массе всех корней 10 модельных деревьев оба метода дали одинаковые результаты, т. е. масса «лишних» корней соседних деревьев равна массе неучтенных корней модельного дерева, выходящих за пределы почвенного блока.

Это равенство, по-видимому, объясняется тем, что в результате взаимного проникновения корней и корневой конкуренции деревьев масса тонких корней распределена в насаждении довольно равномерно, по крайней мере, не связана с расстоянием от ближайшего дерева, оставаясь стабильной даже в «окнах» (Moir, Batchelard, 1969; Safford, Bell, 1972; Zarnoch et al., 1993; Stober et al., 2000).

Таким образом, при одинаковой точности учета метод почвенных блоков имеет преимущество перед индивидуальной оценкой «истинной» массы корней модельного дерева (Чмыр, 1984), поскольку трудоемкость его примерно в пять раз ниже (Каризуми, 1968).

1.2.6. Метод И.С. Крепкого (Усольцев, Крепкий, 1994)

Методы И.Н. Рахтеенко и Б.И. Якушева (1968), Н. Каризуми (1968) и А.Ф. Чмыра (1984) являются «деструктивными», т. е. влекут за собой уничтожение модельного дерева. И. С. Крепким (Усольцев, Крепкий, 1986, 1994) на их основе предложен модифицированный «деструктивный» метод, предназначенный для оценки массы и архитектоники корневых систем как в естественных сосняках, так и в культурах. При этом были устранены некоторые недостатки упомянутых выше методов. В частности, метод И.Н. Рахтеенко — Б.И. Якушева предусматривает оценку массы корней не конкретного дерева, а расчетного среднего, что делает невозможным сравнение полученного результата с данными «недеструктивного» электрометрического метода Б.И. Якушева (1972, 1988), описанного ниже. Метод Н. Кари-

зуми (1968) предполагает независимость площади почвенного блока от размеров дерева, что соответствует геометрически упорядоченному размещению деревьев и чего не бывает в действительности.

В отличие от метода Н. Каризуми метод И.С. Крепкого предусматривает определение массы корней среднего дерева «в блоке», но с учетом его фактического пространства роста. Площадь почвенного блока рассчитывается путем деления величины пробной площади на число деревьев на ней. Полученная площадь ограничивается вокруг дерева в форме квадрата, и почвенный блок раскапывается вручную по 10-сантиметровым слоям на глубину проникновения стержневого корня до 5–6 м. Подобная глубина своеобразного «колодца» характерна для песков, и для предотвращения осыпания его стенки крепятся досками. При диаметре среднего дерева более 12 см раскапывается корневая система на половине квадрата по одну сторону от ствола, а при диаметре менее 3–4 см — корневая система биогруппы из 2–6 деревьев в пределах ее границ с предварительным картированием биогрупп. Совокупность дифференцированной по толщинам массы корней биогруппы распределяется в лаборатории пропорционально массе комля (припенной наиболее крупной фракции) составляющих деревьев.

Корни отбирают вручную в процессе просеивания почвогрунта на сите с размером ячеек 3 мм и сортируют по толщине. При этом существенная часть корней, главным образом тонких (<1 мм), проходит сквозь ячейки сита вместе с почвогрунтом. Их отмывка осуществляется через набор сит с последовательно уменьшающимся размером ячеек с таким расчетом, чтобы последнее сито (с минимальными просветами 0,25 мм) удерживало самую тонкую фракцию. Поскольку объем отсеянного почвогрунта достигает нескольких кубометров, для сокращения трудоемкости процесса отмывке подлежит не весь объем, а лишь десятая его часть (практически это может быть, например, каждое десятое ведро, наполняемое почвогрунтом по мере его отсеивания). Соответственно масса полученной фракции при ее включении в общую массу корней дерева умножается на 10.

Рассортированные по толщинам корни группируются по 50-сантиметровым слоям по профилю блока и сушатся до абсолютно сухого состояния при температуре 100 °С. В результате для каждого модельного дерева составляется двухходовая матрица, пример которой для сосны в 23-летних культурах приведен в табл. 9.

Таблица 9

Распределение абсолютно сухой массы корней (г) 23-летней сосны по их толщинам и полуметровым слоям почвогрунта. Высота дерева 10,2 м, диаметр на высоте груди 11 см. Уровень грунтовых вод 4,4 м (Крепкий, 1987)

Глубина, м	Толщина корней, мм					Итого
	<1	1–2	2–5	5–10	>10	
0–0,5	2761,8	252,5	277,1	342,2	5363,4	8997,0
0,5–1,0	687,8	107,0	99,1	188,5	696,4	1778,8
1,0–1,5	763,6	157,2	200,6	215,8	7,1	1343,3
1,5–2,0	956,0	151,4	146,3	55,5	—	1309,2
2,0–2,5	395,0	78,2	76,4	9,5	—	559,1
2,5–3,0	452,4	70,5	54,2	0,8	—	577,9
3,0–3,5	422,2	63,6	3,2	2,4	—	491,4
3,5–4,0	369,4	45,7	0,3	—	—	415,4
4,0–4,2	86,0	4,3	—	—	—	90,3
Всего	6893,2	930,4	857,2	814,7	6066,9	15562,4

С целью унификации методических подходов и приведения фракционного состава корней к сопоставимому виду экспериментальные матрицы (см. табл. 9) трансформируются к виду интегральных кривых-кумулят, представляющих аллометрическую (прямолинейную в логарифмических координатах) зависимость накопленных значений фитомассы (нарастающим итогом от самой тонкой к комлевой фракции) от толщины корней (Усольцев, Крепкий, 1990). Разработана специальная регрессионная модель, описывающая двухмерное (по толщинам и вертикальному профилю) распределение кумулятивных значений массы корней со стандартной ошибкой оценки общей массы корней дерева 10 % и тонкой их фракции — 7 % (Усольцев, Крепкий, 1994).

1.2.7. Электрометрический метод Б.И. Якушева (1972, 1988)

Вышеизложенные методы учета массы подземных органов растений основаны на их раскопках. Метод раскопок не дает возможности оперировать большим количеством материала из-за трудности его получения. Поэтому данные о массе подземных органов растений, особенно древесных, в основном статистически не обрабатываются.

Большие возможности для получения массовых данных о корнях растений дают электрометрические методы, основанные на измерении сопротивления (активного, емкостного, индуктивного) тканей

растения пропускаемому через них электрическому току. Начальный этап применения таких методов к исследованию количественных характеристик корневых систем растений охватывает период с 1920-х по 1960-е гг., однако, по свидетельству В. Бема (Böhm, 1979), эти эксперименты были либо неудачными, либо «модельными» и поэтому непригодными для натуральных измерений.

Сравнительно более совершенный метод был разработан для сельскохозяйственных культур О. Хлоупеком (Chloupek, 1972, 1976, 1977) на основе измерительного моста импеданса Tesla BM 394E с батарейным питанием и поэтому пригодного для полевых исследований. При напряжении 12 В максимальная измеряемая сила тока составляла 15 мА при частоте от 0,8 до 5,0 кГц. Один выход моста присоединяли к корневой шейке растения, а второй погружали в почву на глубину 10—15 см, снимали отсчет емкостного сопротивления, а затем определяли массу извлеченного из земли корня.

Метод основан на предположении, что при постоянстве толщины пограничного слоя-мембраны между растением и почвогрунтом и неизменной диэлектрической постоянной растений измеренное емкостное сопротивление пропорционально площади поверхности (и массе) корней. Но поскольку совокупность клеточных мембран растения также создает сопротивление электрическому току, то измеряемое емкостное сопротивление фактически зависит не только от площади поверхности корней, но и от их внутренней структуры и физиологии.

После 10—24 повторностей рассчитывали линейные регрессионные зависимости массы корней от величины емкостного сопротивления. Эти уравнения объясняли в среднем около 50 % общей изменчивости массы корней с колебаниями для отдельных культур от 43 до 90 %, а их регрессионный коэффициент существенно различался в разных типах почв: например, для подсолнечника на песке и на суглинке он составил соответственно 3,02 и 0,25.

Такая неустойчивость оценок была обусловлена неизвестной долей емкостного сопротивления клеток и тканей, изменчивостью диэлектрической постоянной, непостоянством характеристик пограничных слоев между растением и почвой и между клетками растений, наличием «паразитной» емкости электродов, проводов и почвогрунта, а также варьированием физиологического состояния растений, структуры и влажности почвогрунта и т. д.

На основе многолетних эколого-физиологических и электрофизиологических исследований корневых систем растений Б. И. Якушеву (1972, 1988) удалось разработать более точный метод, основанный на пропускании через растение постоянного тока и во многом избежать методических недочетов предшественников.

Описание метода Б.И. Якушева (1988). Известен факт лучшей электропроводности растений по сравнению с почвогрунтом. Это связано с высоким содержанием в растительных тканях воды, подвижных ионов солей, органических кислот и других соединений. Общая суммарная концентрация этих веществ значительно превышает содержание солей в почвенном растворе. Таким образом, в растении содержится большое количество электролита. Если пропускать электрический ток от батареи с ЭДС 1,5 В через растение и почву (рис. 21), то наибольшее его значение зафиксирует микроамперметр у крупных растений. Например, у сосны 5-летнего возраста сила тока при замыкании цепи равна 20 мкА, а у 20-летнего дерева этого же вида — 80 мкА. Эта особенность прохождения электрического тока через растительные ткани и почву положена в основу разработанной методики.

На рис. 22 приведена схема прибора для определения массы подземных органов растений. Он состоит из микроамперметра 1 (0—100 мкА), источника питания 2 с ЭДС 1,5 В, трех электродов заземления 3, одного контактного электрода 4, кнопочного выключателя 5 и

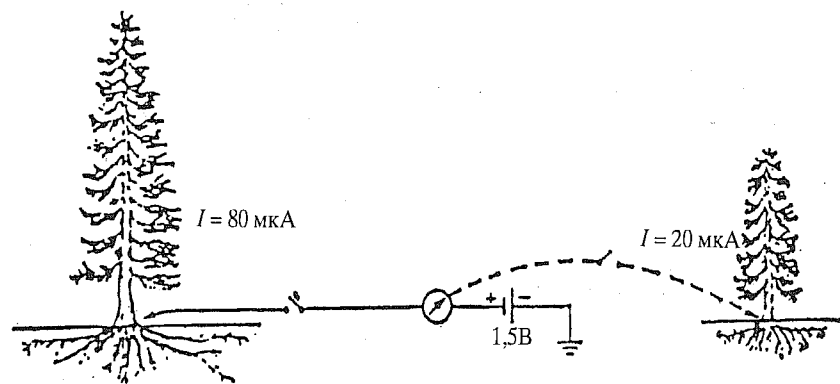


Рис. 21. Схема постановки эксперимента с проводимостью корневых систем (Якушев, 1988). Пояснения в тексте

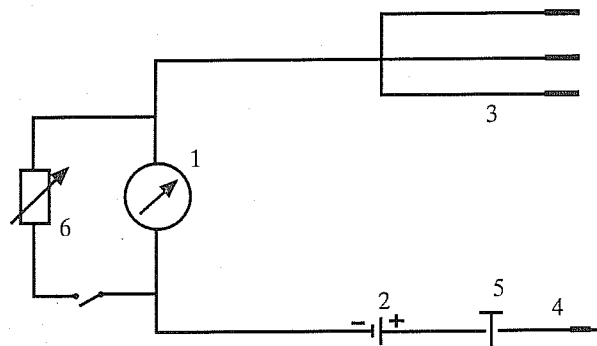


Рис. 22. Принципиальная схема прибора для измерения массы корней древесных растений, основанного на электрострическом принципе (Якушев, 1988). Пояснения в тексте

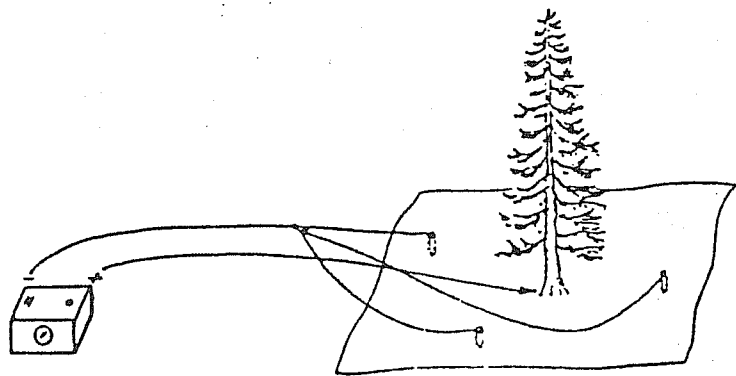


Рис. 23. Схема подключения прибора к растению и почве при определении массы подземных органов у древесных растений, основанном на электрострическом принципе (Якушев, 1988)

шунта 6 с коэффициентом $\times 4$. Электроды выполнены из медной проволоки сечением ~ 3 мм. Длина электродов заземления 100 мм. Они соединяются между собой параллельно и имеют общий вход.

У контактного электрода есть иглообразный выступ длиной 4 мм и сечением $\sim 1,5$ мм. При определении массы корневых систем больших деревьев возможны значительные величины силы тока, превышающие 100 мкА. Поэтому у микроамперметра предусмотрен шунт 6. Общий вид прибора и схема его подключения к растению и почве даны на рис. 23.

Электроды с соблюдением полярности подключаются к прибору: электроды заземления к клемме (-), а контактный электрод к клемме (+). Затем контактный электрод вводится в корневую шейку дерева, на которой на небольшом участке ~ 1 см² снимается кора до луба. В середину этого зачищенного участка вставляется электрод с таким расчетом, чтобы в луб и древесину погрузился его иглообразный выступ. (Возможно, для снятия шунтирующего эффекта флоэмы снимать необходимо не только кору, но и луб). После этого на расстоянии ~ 2 м от ствола дерева с трех сторон в виде звездочки в почву вводятся электроды заземления. После нажатия на кнопочный включатель со шкалы микроамперметра снимается отсчет (отклонение стрелки от нулевого деления), обозначаемый индексом I_p .

При измерении I_p растения в течение сезона его величина изменяется. Это зависит от состояния влажности почвы. Чтобы исключить влияние условий увлажнения, лопатой откапывают несколько проводящих корней рядом произрастающего дерева того же вида, которое по параметрам близко к модельному. От выкопанных корней отрезаются секатором или пилой три эталонных отрезка длиной 20 см. Диаметр отрезка корня должен быть равен $1/10$ толщины дерева у корневой шейки (в случае первого класса возраста) и на высоте 1,3 м у более взрослых. Этот отрезок корня (по ходу его роста) вставляется в почву вблизи ствола дерева на всю глубину (20 см), тщательно присыпается почвой, которая затем уплотняется. Верхний срез корня очищается от почвы и в его сердцевину вводится иглообразный выступ контактного электрода, предварительно извлеченный из корневой шейки дерева. Затем кнопочным включателем цепь замыкается (так как электроды заземления все время остаются в почве), и с микроамперметра снимается отсчет I_k . Все три эталонных отрезка последовательно нумеруют, заземляют и определяют их проводи-

мость, записывая значения для каждого (I_{k1}, I_{k2}, I_{k3}). Возможно, для более точной калибровки проводимости эталонных отрезков корней их нижние торцы необходимо изолировать от почвы, например, специальной быстро твердеющей мастикой.

Для получения достоверных результатов необходимо произвести замеры у десяти модельных деревьев. Когда измеряется большое количество деревьев разного диаметра, то подобрать отрезки корней одинаковой толщины (равные 1/10 толщины дерева) невозможно. Можно делать отступление на 10—15 % в ту или иную сторону от средней величины, но при этом в расчеты необходимо внести поправки, о которых будет сказано ниже.

Для дальнейших расчетов массы корней требуется знать объем каждого эталонного отрезка корня. При помощи штангенциркуля в нескольких местах отрезка корня измеряют его диаметр, вычисляют среднее значение и умножением полученной площади сечения на длину отрезка получают его объем. Расчет может быть продублирован ксилотрированием отрезков с использованием мерного цилиндра с водой. После определения объема каждого отрезка корня их высушивают в термостате при 100—105 °С и определяют сухую массу.

Вывод формулы для расчета массы корней. Зная ЭДС батареи ($E = 1,5$ В) и показания микроамперметра при определении силы тока в заземленных эталонных отрезках корней I_k , можно вычислить их сопротивление:

$$R_k = E/I_k. \quad (11)$$

Таким же образом вычисляется сопротивление всей массы корней растения:

$$R_p = E/I_p. \quad (12)$$

При вычислении R_k и R_p допускается элемент условности, поскольку в эти величины фактически входит и сопротивление почвогрунта. Сопротивлением батареи и микроамперметра пренебрегают, так как оно по сравнению с сопротивлением корней ничтожно мало. Удельное сопротивление корней определяется по формуле

$$\rho = (R_k S_k)/l_k, \quad (13)$$

после подстановки в которую выражения (11) получаем

$$\rho = (ES_k)/(I_k l_k), \quad (14)$$

где l_k — длина отрезка корня, м; S_k — среднее сечение отрезка, мм².

Зная удельное сопротивление корней, можно вычислить среднее сечение X всей корневой системы дерева длиной l м:

$$R_p = \rho(l/X); \quad (15)$$

$$\text{отсюда} \quad X = (\rho l)/R_p. \quad (16)$$

После подстановки в (16) значений ρ по (14) и R_p по (12) получаем:

$$X = (S_k E I_p l)/(I_k l_k E) = (I_p S_k l)/(I_k l_k). \quad (17)$$

Для условной длины корней l и их площади сечения S_k можно рассчитать массу корней дерева P_p в граммах. Получаем общий вид формулы:

$$P_p = [(I_p S_k l^2)/(I_k l_k)]d, \quad (18)$$

где d — плотность эталонного отрезка корня.

Совершенно ясно, что растение и почва далеки от идеальной электротехнической системы. Поэтому формула (18) принимается за основу с последующей корректировкой. Для этого масса корней у древесных пород определялась электрометрически, затем корни этих же растений учитывались методом раскопок (Рахтеенко, 1963). В результате сопоставления этих данных был рассчитан поправочный коэффициент F (в качестве множителя). Он численно равен возрасту дерева A , деленному на 4 ($F = A/4$). Выше отмечалось, что для получения точного результата диаметр эталонного отрезка корня должен быть равным 1/10 толщины дерева. Отступления допустимы до 15 % в ту и иную сторону, но с обязательной поправкой V_0/V , где V_0 — теоретическая величина объема отрезка корня при соответствии требуемому диаметру ствола. Например, диаметр ствола дерева равен 80 см, тогда диаметр отрезка корня должен быть 8 см, а его объем — $3,14 \times 4^2 \times 20 = 1005$ (см³). Фактически измеренный объем эталонного корня V , например, равен 850 см³. В этом случае поправка на объем эталонного корня равна $1005/850 = 1,18$.

С учетом поправочных коэффициентов формулу (18) можно записать в виде:

$$P_p = (I_p S_k I^2 A d V_o) / (I_k I_k \cdot 4 \cdot 1,015 A V). \quad (19)$$

После преобразования (19) окончательный вид расчетной формулы:

$$P_p = (I_p P_k A V_o) / (I_k \cdot 0,16 \cdot 1,015 A V). \quad (20)$$

При модификации (19) принята условная длина корней $l = 1$ и $I_k = 0,2$ м. Плотность эталонного отрезка корня d заменена согласно формуле $d = P/V = P/(S_k I_k)$. Таким образом, в формуле (20) P_p — общая масса корней, определяемая на основании электрометрических измерений, г; I_p — отсчет по микроамперметру для всей корневой системы дерева, мкА; I_k — отсчет по микроамперметру для эталонного отрезка корня, мкА; P_k — абсолютно сухая масса эталонного отрезка корня, г; 0,16 — постоянное число; A — возраст дерева; 1,015A — коэффициент пропорциональности; V_o — теоретический объем отрезка корня, диаметр сечения которого равен 1/10 толщины дерева, см³; V — фактический объем эталонного отрезка корня, определяемый в полевых условиях, см³.

Проверка метода Б. И. Якушева. В табл. 10 приведены результаты Б. И. Якушева (1988) по сопоставлению значений массы корней сосны, полученных электрометрическим методом по формуле (20) и путем раскопки и отмывки. Для естественных насаждений данные А. А. Молчанова (1971), полученные методом раскопок, сравнены с данными электрометрических измерений деревьев с аналогичными возрастом, высотой и диаметром в условиях Беларуси.

Б. И. Якушев (1988) полагает, что различия в определении массы корней дерева двумя методами (см. табл. 10) объясняются в большей мере неточностью метода раскопок. Поэтому он рассчитывает ошибку по отношению к данным электрометрических измерений, принимая их за истинные.

В 1981—1983 гг. в условиях степной зоны (Тургайский прогиб, Аман-Карагайский бор) были выполнены сравнительные исследования массы корневых систем сосны, определенной по методам И. С. Крепкого и Б. И. Якушева (Усольцев, Крепкий, 1984, 1994). Была принята первая версия метода Б. И. Якушева (1972), не преду-

Таблица 10

Сопоставление массы подземных органов сосны обыкновенной, полученной методами раскопок и электрометрическим в культурах и естественных насаждениях Беларуси (Якушев, 1988)

Возраст, лет	Размещение растений, м	Диаметр ствола, см	Абсолютно сухая масса корней дерева, г		Разница в определениях, г	Отклонение, %
			Электрометрический метод	Метод раскопок		
5	0,25×0,25	0,68	12,4	13,4	-1,0	-8,1
		0,66	7,0	7,2	-0,2	-2,8
		0,67	8,5	7,6	+0,9	+10,6
5	0,5×0,5	0,77	20,0	21,1	-1,1	-5,5
		0,75	22,7	24,2	-1,5	-6,6
		0,74	17,1	19,0	-1,9	-11,1
5	1,0×1,0	0,90	43,0	46,6	-3,6	-8,4
		1,00	71,6	70,2	+1,4	+1,9
		0,92	5,0	54,0	-4,0	-8,0
5	1,5×1,5	0,83	35,0	34,7	+0,3	+0,9
		0,76	23,9	23,8	-0,1	-0,4
		0,95	30,6	31,4	-0,8	-2,6
5	2,0×2,0	0,91	61,8	60,7	+1,1	+1,8
		0,90	42,2	12,6	-0,4	-0,9
		0,90	5,05	52,4	-1,9	-3,8
10	0,5×0,5	3,21	334	323	+11	+3,3
		2,92	210	199	+11	+5,2
		3,00	244	231	+13	+5,3
11	1,0×1,0	3,75	350	370	-20	-5,7
		4,03	451	470	-19	-4,2
		4,70	800	763	+17	+2,1
15	1,0×1,0	5,40	1200	1134	+66	+5,5
		5,85	1398	1304	+98	+7,0
		5,75	1130	1224	-94	-8,3
25	Естественные сосняки	9,9	3800	3982	-182	-4,8
50		20	16790	18500*	-1710	-10,2
120		40	66490	60300*	+6460	+9,7
200		50	83100	72500*	+10600	+12,8

* По А.А. Молчанову (1971).

смаатривающая введения поправочных коэффициентов, и расчет массы корней осуществлен по простому соотношению

$$P_p = (I_p P_k) / I_k \quad (21)$$

Исследования проведены в естественных сосняках и культурах в возрасте от 8 до 42 лет, произрастающих как на дерново-боровых, подстилаемых песками, так и на зональных темно-каштановых почвах, подстилаемых глинами и суглинками. Результаты сведены в табл. 11, в которой ошибки рассчитаны по отношению к данным раскопок. Средние ошибки составили: случайная $\pm 4,8$ %, систематическая $+0,07$ %, ошибка для всех случаев $1,4$ % (Усольцев, Крепкий, 1984).

Приведенные данные позволяют рекомендовать электрометрический метод для множественных определений массы подземных органов деревьев с приемлемой точностью. Можно отметить лишь два недостатка электрометрического метода. Во-первых, это невозможность учесть долю тонких корней, определяющих продукционный потенциал растительного сообщества. Эта доля довольно изменчива (см. табл. 8) и, как уже упоминалось выше, в сухих условиях может достигать экстремально высоких значений (Усольцев, Крепкий, 1986; Усольцев, 1988). Во-вторых, в сомкнутом насаждении корневые системы деревьев имеют свойство срастаться. Доля сросшихся корневых систем может достигать в естественных сосняках 16 %, в 20-летних культурах сосны 79 % (Макаренко, 1962), в 12-летних культурах дуба 75 %, в 19-летних культурах березы 80 % и в 14-летних культурах ясеня 95 % (Савельева, 1969). В таких случаях масса корней, полученная электрометрическим методом, может быть существенно завышена.

Однако этот недостаток в отличие от первого из упомянутых в принципе устраним: достаточно по данным 10—20 замеров массы корней деревьев разной величины установить зависимость I_p от диаметра ствола и представить ее в виде графика. С учетом высокой точности оценки массы корней деревьев, не сросшихся корнями, эта зависимость должна быть довольно тесной, и факт срастания легко установить по отсчету на приборе, значительно «выскакивающему» относительно графика. Соответственно в качестве модельных могут быть взяты лишь деревья, отсчеты по прибору которых находятся вблизи значений теоретической линии графика.

Таблица 11

Сопоставление массы подземных органов сосны обыкновенной, полученной методами раскопок и электрометрическим в культурах и естественных насаждениях Тургайского прогиба (Усольцев, Крепкий, 1984, 1986)

Возраст, лет	Происхождение*	Почвы**	Диаметр, см	Высота, м	Абсолютно сухая масса корней дерева, кг		Разница в определениях, кг	Отклонение, %
					Электрометрический метод	Метод раскопок		
8	К	Д-б	3,03	2,53	1,97	1,90	+0,07	+3,7
8	К	Д-б	2,11	2,52	0,57	0,513	+0,057	+11,1
15	К	Т-к	4,54	4,74	2,59	2,38	+0,21	+8,8
20	Е	Д-б	3,55	3,60	1,31	1,45	-0,14	-9,6
20	Е	Д-б	3,05	3,00	0,83	0,82	+0,01	+1,2
20	Е	Д-б	2,35	3,00	0,64	0,59	+0,05	+8,5
20	Е	Д-б	3,15	2,70	0,96	0,95	+0,01	+1,0
22	Е	Д-б	1,25	3,53	0,112	0,089	+0,023	+25,8
22	Е	Д-б	2,07	4,31	0,160	0,198	-0,038	-19,2
22	Е	Д-б	4,39	6,72	1,207	1,189	+0,018	+1,5
22	Е	Д-б	3,03	6,20	0,595	0,536	+0,059	+11,0
22	Е	Д-б	4,96	5,81	1,324	1,279	+0,045	+3,5
22	Е	Д-б	1,19	3,10	0,078	0,070	+0,008	+11,4
22	Е	Д-б	2,59	5,72	0,513	0,525	-0,012	-2,3
22	К	Т-к	7,66	8,20	5,65	5,64	+0,01	+0,2
22	К	Т-к	9,85	9,10	12,70	12,64	+0,06	+0,5
23	К	Т-к	11,4	10,0	16,00	15,56	+0,44	+2,8
24	К	Т-к	8,95	10,4	10,45	10,39	+0,06	+0,6
26	К	Т-к	8,36	9,80	7,62	8,21	-0,59	-7,2
40	Е	Т-к	15,5	15,0	34,16	33,70	+0,46	+1,4
42	Е	Д-б	8,00	12,0	8,00	7,80	+0,20	+2,6
42	Е	Д-б	7,56	10,9	3,86	3,90	-0,04	-1,0

* К — культуры, Е — естественные сосняки.

** Почвы: Т-к — темно-каштановые, Д-б — дерново-боровые.

2. МЕТОДЫ ПОЛУЧЕНИЯ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ДАННЫХ О ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ НАСАЖДЕНИЙ

Первичная биологическая продукция является наиболее важной количественной характеристикой биопродукционного процесса. В отличие от общего понятия *продуктивность*, определяющего способность растительного сообщества продуцировать органическое вещество, *продукция* — это конкретная числовая мера интенсивности продукционного процесса (Программа-минимум..., 1967; Гортинский, Карпов, 1973). При современных расчетах биосферного углеродного цикла, особенно интенсивных после подписания Протокола Киото, продукция наземных растительных сообществ подразделяется на четыре категории — *общая первичная (GPP)*, *чистая первичная (NPP)*, *чистая экосистемная (NEP)* и *чистая биомная (NBP)* (рис. 24).

Под общей, или валовой первичной продукцией (GPP) понимается общее количество вещества, создаваемое в процессе фотосинтеза на единице площади в единицу времени.

Чистая первичная продукция (NPP) представляет собой конечный результат процессов фотосинтеза (GPP) и дыхания автотрофов (R_a), т. е. разность между общей продукцией и потерями на дыхание: $NPP = GPP - R_a$. Чистая продукция может быть измерена ботаническими и таксационными методами учета приращения фитомассы, тогда как потери на дыхание могут быть оценены только путем физиологических опытов (Гортинский, Карпов, 1973).

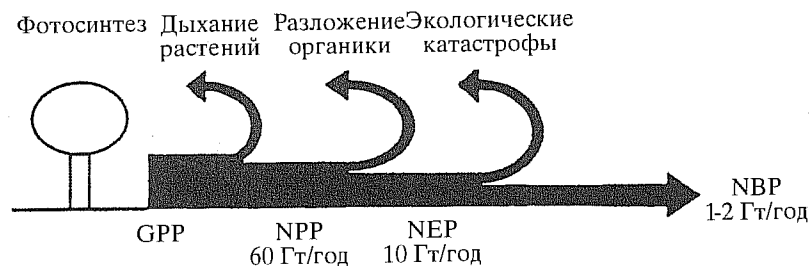


Рис. 24. Соотношение различных категорий глобальной годичной продукции в наземных растительных сообществах (Mohren, 1998; Mollicone et al., 2003). Пояснения см. в тексте

Чистая экосистемная продукция (NEP) — это разность между чистой первичной продукцией и результатом разложения органики, т. е. дыханием гетеротрофов почв (R_h): $NEP = NPP - R_h$, или, что одно и то же, разность между валовой первичной продукцией и суммарным дыханием растительности (автотрофов) и гетеротрофов почв ($R = R_a + R_h$), т. е. $NEP = GPP - R$. NEP может быть величиной как положительной, так и отрицательной. Например, по исследованиям 15 лесных экосистем Европы установлено варьирование значений NEP от +6,6 до -1 т С на 1 га в год (Valentini et al., 2000).

Величиной, адекватной NEP, является чистый экосистемный баланс NEE (net ecosystem exchange), и $NEP = NEE$, но с обратным знаком. Дело в том, что в терминах экосистемы, если $NEP > R$, то в экосистеме идет накопление углерода, и баланс в ней положительный. В терминах же атмосферы накопление углерода в экосистеме означает нетто-поглощение (нетто-сток) его из атмосферы, и величина $NEP = -NEE$ имеет отрицательный знак (Кобак, 1988). Поэтому, когда исследуется продуктивность экосистемы, все величины продукции на рис. 24 имеют положительный знак. При анализе углеродного баланса атмосферы эти же величины употребляются со знаком минус, и вместо чистой экосистемной продукции NEP применяется понятие чистого экосистемного углеродного баланса NEE. В этом случае в вышеприведенном примере NEE варьирует от +1 до -6,6 т С на 1 га в год.

Чистая биомная продукция (NBP) — это разность между чистой экосистемной продукцией и потерями органического вещества вследствие экологических катастроф (пожары, вырубка лесов, гибель от болезней и поражения насекомыми и т. п.). На глобальном уровне NBP составляет совершенно незначительную величину по отношению к GPP и NPP: 1–2 (Mohren, 1998) либо 2 ± 1 (Valentini et al., 2000) Гт С в год. Согласно последним оценкам углеродного бюджета наземных экосистем России величины NPP и NBP составляют соответственно 4354 и 340 млн т в год (Столбовой и др., 2004).

Определение годичной продукции последних двух категорий (NEP и NBP) выполняется обычно на региональном и глобальном уровнях. Здесь мы остановимся лишь на второй категории — чистой первичной продукции (NPP) насаждений, оцениваемой на пробных площадях.

Методы определения первичной продукции деревьев и насаждений, основанные на измерениях их фитомассы, подразделяются

на две группы (Tadaki et al., 1970; Гортинский, Карпов, 1973; Satoo, Madgwick, 1982), различающиеся тем, что в первом случае их продукция определяется *в режиме реального времени* роста насаждения, а во втором оценивается *ретроспективно*, т. е. по годичным кольцам образцов древесины стволов, ветвей и корней с последующим расчетом относительных приростов (отношений годичного прироста стволов, ветвей, корней, хвои к общей массе соответствующих фракций) и экстраполяцией последних на дерево и древостой.

В общем случае расчет выполняется согласно соотношению (Программа-минимум..., 1967)

$$Z_i = \Delta P + \Delta L + \Delta G, \quad (22)$$

где Z_i — первичная (чистая) продукция общей фитомассы насаждения за период времени $A_2 - A_1$.

При методах первой группы ΔP — разность значений общей фитомассы насаждения, измеренной в моменты времени A_1 и A_2 ; ΔL — опад (естественное отмирание) общей фитомассы за тот же период; ΔG — фитомасса, потребленная консументами за тот же период. Иными словами, в данном случае первичная продукция определяется путем взятия выборок фитомассы насаждения на пробной площади в начале и конце исследуемого периода.

При методах второй группы ΔP — фитомасса, вновь произведенная насаждением за период времени $A_2 - A_1$; ΔL — опад не всей фитомассы, а лишь той ее части, которая произведена насаждением за период времени $A_2 - A_1$; ΔG — фитомасса, потребленная консументами из той ее части, которая произведена насаждением за период времени $A_2 - A_1$. В данном случае первичная продукция определяется обычно путем ретроспективных измерений прироста ствола, ветвей и корней по объему (и затем — по массе) и оценкой доли массы хвои текущего года в общей ее массе (Tadaki et al., 1970; Satoo, Madgwick, 1982).

В соотношении (22) обычно остается не учтенной часть фитомассы, включающая в себя опад крон, опад стволов и корней и массу, изъятую консументами, т. е. пошедшую на корм насекомым и животным. На величину этой компоненты, трудно поддающейся учету, различаются первичная продукция и текущий прирост фитомассы. Обычно этой разницей в соотношении (22) пренебрегают в предположении, что она в течение года достаточно мала, и в этом случае

определяют *видимую первичную продукцию* как фактическую, отождествляя ее с *текущим приростом* фитомассы (Satoo, Madgwick, 1982). Тогда общий прирост фитомассы насаждения Z_i определяется как сумма приростов составляющих насаждение фракций:

$$Z_i = \Delta P_s + \Delta P_b + \Delta P_l + \Delta P_r, \quad (23)$$

где ΔP_s , ΔP_b , ΔP_l и ΔP_r — годичный прирост соответственно стволов, ветвей, листвы и корней.

Поскольку валовый (наличный) показатель той или иной фракции фитомассы определить несопоставимо проще, чем его годичный прирост, то на небольших образцах (навесках) определяют *относительный прирост* (отношение абсолютной величины прироста того или иного показателя к абсолютной величине самого показателя) и затем по известной величине последнего для всего дерева по пропорции рассчитывают прирост показателя для дерева в целом.

Отождествление первичной продукции с текущим приростом фитомассы согласно (23) в отношении компоненты ΔP_r приемлемо лишь для фракций скелетных корней диаметром более 1 мм. Для тонких (сосущих) корней, сезонный отпад которых может превышать наличную фитомассу, текущий прирост, как будет показано ниже, может составлять незначительную часть первичной продукции и даже принимать отрицательное значение.

2.1. Методы первой группы

Особенности применения методов первой группы при оценке первичной продукции древесной части фитомассы (стволов, ветвей и корней) можно показать на примере 11-летнего насаждения *Castanopsis cuspidata*, приведенном в работе И. Тадаки (Tadaki, 1965). На пробной площадке размером 2,0×2,5 м срублено, фракционировано и взвешено 21 дерево. Общая суммарная масса стволов, ветвей и корней всех деревьев в абсолютно сухом состоянии на пробной площадке составила 58,8 т/га. Полученные значения фитомассы аппроксимированы аллометрической зависимостью

$$\log p = 0,9454 \log D^2 H + 1,6532, \quad (24)$$

где p — суммарная масса ствола, ветвей и корней дерева, г; D — диаметр ствола на высоте груди, см; H — высота дерева, м. Путем подстановки в (24) значений D и H срубленных деревьев рассчитана их фитомасса p и после суммирования полученных расчетных значений определена суммарная фитомасса P , составившая 59,3 т/га. Расхождение между фактическим значением и значением, полученным по регрессионному методу, составило 0,8 %.

Прирост фитомассы древесной части насаждения за последний год определен как ее разность между значениями, рассчитанными для текущего и предшествующего ему годов. Для оценки фитомассы насаждения предыдущего года у срубленных деревьев в результате анализа стволов замерены диаметры без коры d и высоты, которыми они характеризовались год назад. Поскольку в уравнение (24) входит диаметр в коре, то для обеспечения пригодности (24) при расчете фитомассы предыдущего года диаметры стволов предыдущего года с учетом коры получены по уравнению

$$D = 1,064d + 0,053. \quad (25)$$

С использованием (25) и (24) рассчитана фитомасса древесных фракций всех срубленных деревьев, имевшая место год назад. Путем суммирования получено значение 45,2 т/га. Таким образом, первичная продукция древесной части насаждения составила $59,3 - 45,2 = 14,1$ т/га. Подобный подход может быть применен и при раздельном учете массы стволов, ветвей и корней.

Следует отметить, что в данном случае метод был реализован в молодом насаждении на небольшой площади, где были взвешены не модельные, а все растущие деревья. Тем самым исключалась ошибка выборки, что и обусловило столь незначительное смещение в оценке фитомассы (0,8 %). Кроме того, метод основан на предположении, что за год не отпало ни одного дерева.

Модификация этого метода была применена на 16 пробных площадях, заложенных в сомкнутых разновозрастных смешанных твердолиственных древостоях в Аппалачах (Bolstad et al., 2001). У всех деревьев на нескольких круговых площадках были замерены диаметры и высоты на текущий год и взяты керны для определения диаметров 10 лет назад. Для каждой площадки рассчитаны зависимости высот деревьев от их диаметров и путем табулирования их по значениям диаметров на начало 10-летнего периода получены

значения соответствующих высот деревьев. С использованием региональных аллометрических уравнений зависимости фракционного состава фитомассы деревьев от их высоты и диаметра рассчитаны запасы фитомассы на единице площади на начало и конец 10-летнего периода и по их разности определен прирост за 10 лет и среднепериодический годичный по массе стволов и ветвей. Количество деревьев в данном случае на начало и конец периода оставалось стабильным, т. е. за 10 лет не отпало ни одного дерева.

Подобный подход применен С. Гоуэром с соавторами (Gower et al., 1997) при оценке первичной продукции в осиновых, сосновых и еловых древостоях Канады с той лишь разницей, что на начало и конец 10-летнего периода получали величины только диаметров и среднепериодический прирост за 10 лет рассчитывали по уравнениям, включающим в себя только диаметры стволов на высоте груди. Подобный метод использует в своих исследованиях лесных экосистем на Тихоокеанском Северо-Западе США Г. Гольц (Gholz, 1982), принимая период осреднения прироста фитомассы, равный 5 годам.

Во всех приведенных примерах применяли обобщенные (региональные) уравнения для подеревной оценки фракционного состава фитомассы. Однако специальными исследованиями установлено, что константы таких уравнений даже в пределах одного возраста данной породы варьируют от древостоя к древостою, давая существенные смещения в каждом конкретном случае (Sato, 1966; Уткин, 1975).

Нужно признать, что полное отсутствие отпада стволов в течение 10 лет — явление достаточно редкое. Видимо, в данном случае это было связано с климаксовым состоянием лесного сообщества. В действительности обычно все обстоит иначе, и недоучет нескольких отпавших, пусть даже самых малых деревьев, в расчете на 1 га приводит к смещению оценки первичной продукции. Кроме того, при этом методе совершенно не очевидно, что константы оценочного уравнения одни и те же как для момента A_1 , так и для момента A_2 . Смещение констант может быть обусловлено изменением конкурентных отношений между деревьями с течением времени и, как следствие, — относительным изменением размеров крон. Кроме того, место модельного дерева в ряду распределения деревьев данной ступени толщины в разные моменты времени разное и имеет случайный характер. И хотя диапазон варьирования фитомассы (или остаточная дисперсия регрессии) в ступени несопоставимо меньше общей диспер-

сии, изменение констант уравнений в связи с «дрейфом» модельного дерева в пределах остаточной дисперсии фитомассы данной ступени толщины имеет также случайный характер.

Применительно к насаждениям старших возрастов точная оценка первичной продукции путем повторных измерений на одном и том же объекте практически невозможна, и для этого есть несколько причин (Satoo, Madgwick, 1982). Во-первых, после первого взятия моделей изменяются условия роста оставшихся деревьев, что ведет к смещению оценок при повторном взятии моделей из их числа. Этот недостаток пытаются устранить путем взятия модельных деревьев на территории, прилегающей к пробной площади. Однако ошибка определения фитомассы на пробной площади довольно велика, а величина прироста по отношению к фитомассе, особенно в спелых насаждениях, несопоставимо мала.

Обычна ситуация, когда периодическая рубка моделей на пробной площади невозможна, за исключением финальной. В этом случае на момент последних замеров в возрасте A_2 срубают модельные деревья, путем взвешивания определяют их фракционный состав и рассчитывают аллометрические регрессионные уравнения

$$p_i = aD^b, \quad (26)$$

где p_i — масса i -й фракции дерева, кг. Затем регрессионным методом определяется фитомасса насаждения P_2 .

Трудности возникают при определении фитомассы насаждения P_1 в предшествующий момент времени A_1 . Структура насаждения с возрастом постепенно изменяется, и поэтому запас фитомассы в возрасте A_1 не может быть достаточно надежно определен по количественным соотношениям (26) между линейными размерами и массой фракций, которые имеют место в возрасте A_2 (Satoo, Madgwick, 1982).

На рис. 25 показано изменение фитомассы в течение года, определенной неdestructивным методом в 21-летнем насаждении сосны густоцветной (*Pinus densiflora*). Фитомасса определялась путем периодических перемеров по диаметру всех деревьев на пробной площади с последующим использованием уравнения (26), константы которого рассчитывали по модельным деревьям, взятым вне пробной площади одновременно с перемерами. Изменения фитомассы в некоторые месяцы были отрицательными, хотя масса опада монотонно нараста-

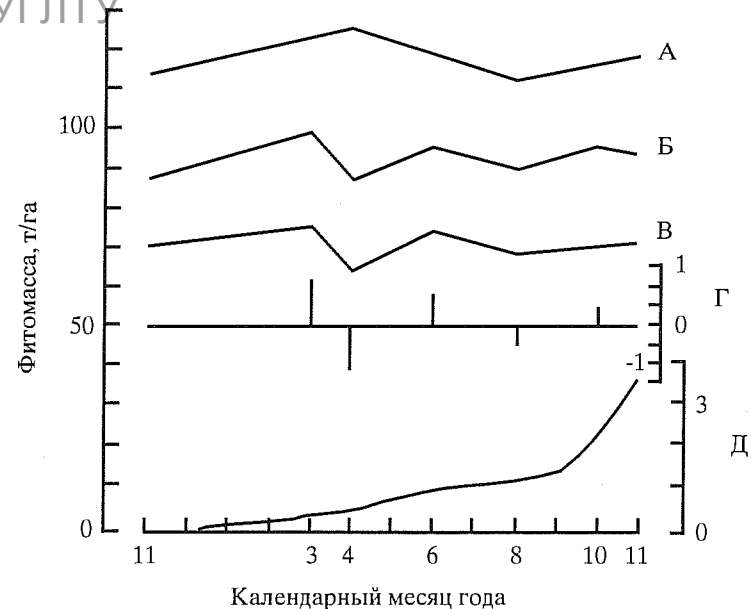


Рис. 25. Сезонная динамика общей (А), надземной (Б) и стволовой (В) фитомассы, изменения надземной фитомассы (Г) и массы опада нарастающим итогом (Д) в 21-летнем насаждении сосны густоцветной (Satoo, 1971)

ла в течение сезона (см. рис. 25), и ее отрицательные изменения были бы абсурдными.

Поедаемая консументами фитомасса не оценивалась, однако нет оснований полагать, что она была достаточно велика, чтобы вызвать отрицательные изменения фитомассы. Чистая продукция надземной фитомассы за период с ноября 1967 по ноябрь 1968 гг. составила 7,7 т/га, в то время как соответствующее значение, полученное за тот же период деструктивным методом, т. е. путем рубки модельных деревьев на пробной площади в начале и конце периода, составило около 16,0 т/га. Поскольку при обоих методах не может быть учтен сезонный отпад тонких корней, то оба результата фактически занижены на величину этого, в данном случае неизвестного, отпада.

В подобном расхождении результатов, полученных методами деструктивным и неdestructивным, Т. Сато и Х. Мэдгвик (Satoo,

Madgwick, 1982) видят недостаток последнего, поскольку основная площадь и прилегающая к ней территория не идентичны по структуре и условиям роста. Возможно, что это расхождение вызвано также недоучетом отпавших за год деревьев. Тем не менее, описанный метод был успешно применен в тропическом дождевом лесу (Kira et al., 1967).

2.2. Методы второй группы

2.2.1. Первичная продукция древесины стволов

Для древесных частей дерева прирост можно определить путем их «расчехления» по годичным кольцам. Сюда входит определение объемов стволов в моменты времени A_1 и A_2 и перевод полученного по их разности объемного прироста в единицы массы путем умножения на базисную (условную) плотность древесины, приросшей за данный период.

Обычно используют пробные выпилы толщиной 2—4 см, взятые вдоль по стволу через 1 или 2 м или по его относительным высотам. В двух взаимно перпендикулярных направлениях измеряются диаметры в коре и без коры в момент времени A_2 , а также диаметры в момент времени A_1 , т. е. за вычетом годичных колец исследуемого периода. Для молодых культур принимается интервал времени $A_2 - A_1$, равный одному году, а для естественных насаждений и старовозрастных культур — от 2 до 5 лет. Есть несколько формул для перевода линейных измерений в показатели объема, и одна из них следующая:

$$V_n = a(g_n + g_{n+1})/2, \quad (27)$$

где V_n — объем n -го отрезка ствола; g_n и g_{n+1} — площади сечения верхнего и нижнего отрезков ствола; a — длина отрезка ствола. Для вершинки применяется формула конуса.

В случаях, когда требуется определить прирост ствола в высоту за период $A_2 - A_1$, предполагается, что за пределами верхнего выпила ширина годичного кольца постоянна. Плотность древесины изменяется вдоль по стволу (Hirai, 1947), поэтому необходимо брать образцы древесины из зоны прироста для определения ее плотности (Satoo, Senda, 1958).

2.2.2. Первичная продукция коры стволов

Для определения прироста коры нет метода, подобного описанному для древесины ствола. Годичный прирост массы коры при четкой идентификации годичных колец флоремы можно определить по проценту объемного прироста коры и ее общей массе (Уткин, 1975). Но обычно прирост массы коры рассчитывается пропорционально годичному приросту массы ствольной древесины (Уткин, Дылис, 1966; Молчанов, Смирнов, 1967; Родин и др., 1968; Newbould, 1970; Whittaker, Woodwell, 1971).

2.2.3. Первичная продукция ветвей

Применив метод, аналогичный методу «расчехления» ствола (Forward, Nolan, 1961), можно определить прирост ветвей по площади сечения или объему. Предварительно ветви сортируются по порядкам ветвления либо по ступеням толщины, измеряются их длина и возраст, затем взвешиваются. Прирост массы ветвей рассчитывается пропорционально их приросту по площади сечения за последние 5 или 10 лет (Программа и методика..., 1974; Scarascia-Mugnozza et al., 2000). Однако подобный метод трудно осуществим из-за сложной схемы ветвления кроны и наличия очень узких и многочисленных выпадающих годичных колец (Ogawa, 1977).

Ветви состоят из двух разных частей — побегов текущего года и ветвей прошлых лет. Последние включают в себя приросты как текущего года, так и предыдущих лет. Соответственно различаются методы оценки продукции двух упомянутых фракций. Побеги текущего года полностью представлены первичной продукцией, но возможно ее занижение в случае продолжающегося роста в конце сезона. Ветви толщиной менее 5 см делятся по ступеням толщины, и от каждой берутся выборки для измерения диаметра сечений и радиального прироста последнего года. По этим замерам определяют относительный прирост ветвей по площади сечений, умножая который на сухую массу всех ветвей данной ступени, получают первичную продукцию. Для ветвей толщиной более 5—10 см первичная продукция определяется по аналогии со стволом, т. е. путем деления на отрезки и «расчехления» последних (Satoo, 1968) (рис. 26). Эта процедура может быть применена либо ко всей кроне, либо к кроне, предварительно разделенной на секции вдоль по стволу.

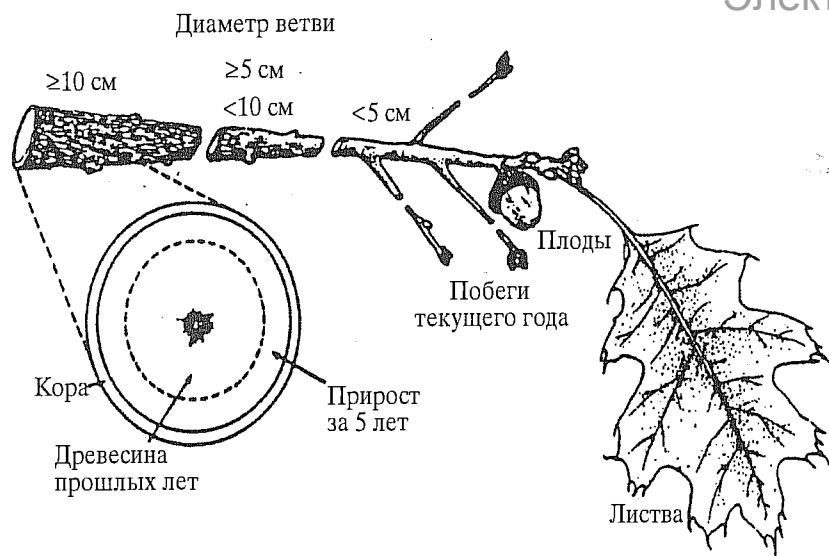


Рис. 26. Схема деления модельной ветви дуба на фракции (Weaver, 1976). Пояснения см. в тексте

Подобное деление рекомендовано Л. Е. Родиным с соавторами (1968) со взятием 2—3 средних модельных ветвей из каждой трети кроны. Обезлиственная ветвь (без коры) взвешивается, измеряется ее длина за вычетом прироста текущего года и из середины ветви выпиливается цилиндр для определения объемного прироста по простой формуле Губера.

Предполагается, что прирост по объему ветвей пропорционален приросту по массе. Текущий прирост массы коры ветвей определяется по приросту массы их древесины с использованием соотношения масс древесины и коры во взятых цилиндриках.

Чаще применяют несколько упрощенные варианты приведенных методов. Например, по значениям радиального прироста модельной ветви, взятой из средней мутовки, рассчитывают ее объемный прирост, объем ветви определяют ксилметрическим методом, а затем по относительному объемному приросту и общей массе всех ветвей, установленной прямым взвешиванием, рассчитывают прирост массы ветвей кроны (Каменецкая, 1970). Либо делят все ветви по ступеням

толщины, взвешивают, а затем измеряют диаметры у основания ветвей, взятых в качестве модельных от каждой ступени толщины, «восстанавливают» по этим же сечениям годичный прирост диаметра и по относительному приросту суммарной площади сечений ветвей рассчитывают относительный прирост их массы (Scarascia-Mugnozza et al., 2000).

В качестве модификации метода можно рассматривать также определение годичного прироста массы скелета кроны у сосны по мутовкам, у которых взвешивают массу побегов текущего года и суммируют с годичным приростом остальной части ветвей, который рассчитывают путем деления массы ветвей мутовки на возраст последней (Прохоров, Горчаковский, 1986). Похожий метод применяют Х.- С. Хельмисаари с соавторами (Helmisaari et al., 2002) в сосняках Финляндии с тем отличием, что оценка прироста осуществляется по модельным ветвям с измерением соотношения величины площади сечения и прироста последней.

В некоторых случаях, в частности, при определении первичной продукции гипоарктических кустарничков, различить годичные кольца и измерить их ширину у ветвей прошлых лет с достаточной точностью практически невозможно вследствие малых линейных размеров. Годичный прирост массы ветвей, определяемый путем деления их массы на возраст, составляет 4—7 % от массы ветвей прошлых лет (Андреяшкина, 1977). Ошибка определения массы ветвей прошлых лет составляет более 10 %, т. е. больше процентной доли годичного прироста в массе ветвей (4—7 %). Поскольку величина прироста массы ветвей укладывается в ошибку определения всей массы ветвей прошлых лет, Н. И. Андреяшкина (1977) отказывается от учета годичного прироста ветвей прошлых лет и принимает в качестве показателя первичной продукции ветвей лишь массу их годичных побегов. Правда, необходимо иметь в виду, что сопоставление случайной и систематической ошибок некорректно: если первая стремится к нулю при увеличении числа наблюдений, то вторую никаким увеличением повторностей исключить нельзя и она представляет собой систематическое (в данном случае 4—7-процентное) смещение искомой величины.

Прирост массы ветвей в кроне также можно определить расчетным путем (Satoo, Madgwick, 1982). Для отдельной ветви в пределах кроны прирост тесно коррелирован как с ее общей массой, так и с площадью сечения в основании ветви (рис. 27). Для определения

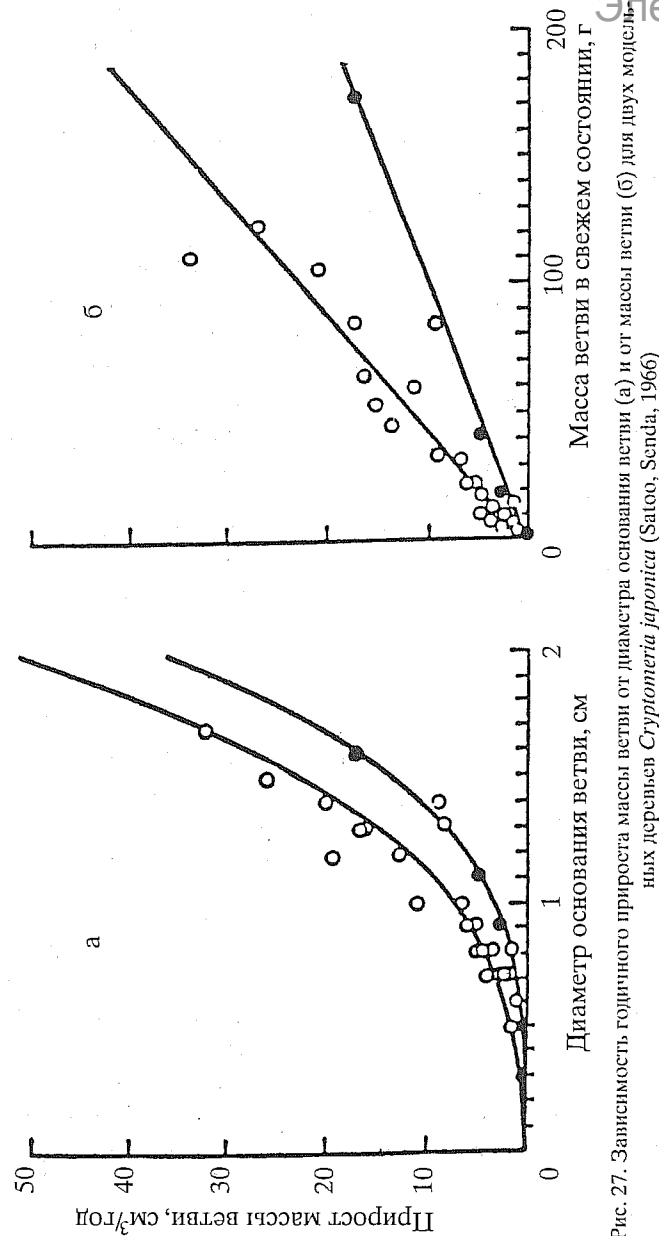


Рис. 27. Зависимость годичного прироста массы ветви от диаметра основания ветви (а) и от массы ветви (б) для двух модельных деревьев *Cryptomeria japonica* (Satoo, Senda, 1966)

текущего прироста ветвей по сухой массе может быть применено и то, и другое из упомянутых соотношений. Однако регрессионные константы в этих соотношениях различаются у разных деревьев и в пределах древостоя должны определяться отдельно для каждого модельного дерева.

Е. Тадаки с соавторами (Tadaki et al., 1970), исходя из того, что прирост ветвей состоит не только из массы побегов текущего года, но и включает в себя прирост остальной части ветвей, использовали для определения прироста массы ветвей соотношение между массой всех ветвей дерева и объемом той части ствола, к которой крепятся ветви, т. е. объемом ствола внутри кроны (над нижней живой ветвью). Предполагая, что это соотношение не изменяется в течение года, массу приросших за год ветвей всего дерева они определяли как разность масс ветвей, определенных в данный момент и в конце предыдущего вегетационного периода. Для расчета последнего показателя, т. е. массы ветвей в конце предыдущего сезона, вначале определяли объем ствола внутри кроны год назад путем его «расчехления», затем умножали полученное значение прироста на вышеупомянутое соотношение массы ветвей дерева и объема ствола внутри кроны.

Метод основан на предположениях, что, во-первых, опад суммарной массы ветвей в пределах кроны, имеющейся на данный момент, за истекший год ничтожно мал и, во-вторых, что относительные приросты массы ствола и суммарной массы ветвей равны.

Последнее предположение о равенстве относительных приростов массы ветвей и массы стволов принималось и другими исследователями. В этом случае прирост массы ветвей получают путем умножения их массы на относительный прирост массы стволов согласно пропорции

$$\Delta p_b = p_b (\Delta p_s / p_s), \quad (28)$$

где p_b и p_s — соответственно масса ветвей и стволов.

Однако этот метод дает недопустимое занижение оценки, которое в зависимости от древесной породы колеблется в диапазоне от 2-кратного (1,9 против 4,0 т/га) для пихты сахалинской до 4-кратного (0,91 против 3,3 т/га) для лиственницы японской (Satoo, Madgwick, 1982), что свидетельствует о том, что относительный прирост у ветвей намного выше, чем у ствола. Поэтому в (28) вводится соответствующий корректировочный коэффициент (Ogawa, 1977).

Довольно часто годичный прирост массы ветвей определяется путем расчленения кроны на мутовки либо 1-метровые отрезки, взвешивания ветвей каждой секции и деления полученной массы на средний возраст секции, рассчитанный как средний по верхнему и нижнему торцам соответствующего отрезка ствола (Baskerville, 1965; Уткин, Дылис, 1966; Программа и методика..., 1974; Уткин, 1975; Габделхаков, 2001):

$$\Delta p_b = \Sigma[(p_b)_i / A_i], \quad (29)$$

где $(p_b)_i$ и A_i — соответственно масса ветвей и возраст i -й секции кроны. Этот метод может несколько занижить оценки, поскольку не учитывает опад части тонких ветвей в нижней части кроны за исследуемый период.

Р. Уиттекер (Whittaker, 1962; 1965; Whittaker, Woodwell, 1971), предполагая, что рост ветвей ускоряется с их возрастом, рассчитывает для массы ветвей аллометрическое уравнение (рис. 28)

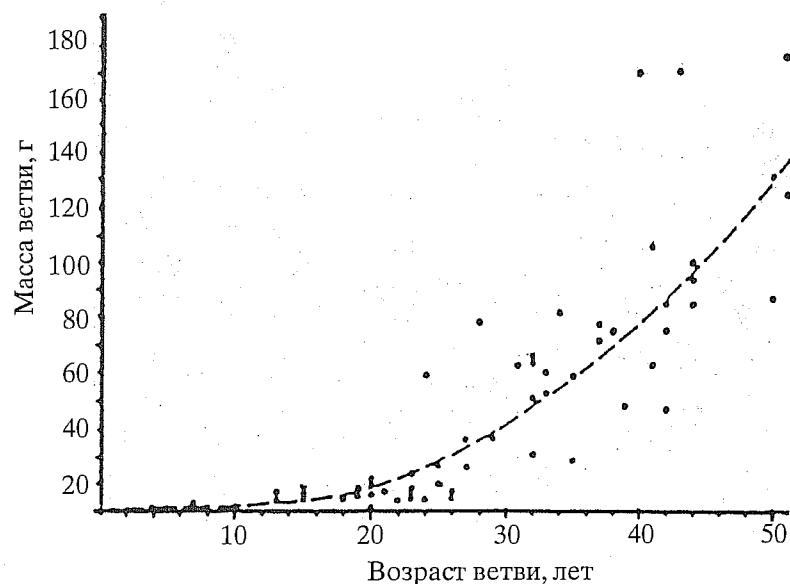


Рис. 28. Зависимость массы модельной ветви от ее возраста у доминирующих экземпляров *Kalmia latifolia* (Whittaker, 1962)

$$(p_b)_i = 0,01165 A_i^{2,281}, \quad (30)$$

где $(p_b)_i$ и A_i — соответственно масса (г) и возраст (лет) i -й ветви кроны. Аллометрическое соотношение (30) может быть выражено в терминах относительного роста (Huxley, 1932; Кофман, 1986)

$$[d(p_b)_i] / (p_b)_i = 2,281 (dA_i) / A_i, \quad (31)$$

или
$$[\Delta(p_b)_i] / (p_b)_i = 2,281 (\Delta A_i) / A_i. \quad (32)$$

Поскольку годичный прирост ветвей — это приращение за период ΔA_i , равный 1 году, то выражение (32) переписывается в виде

$$\Delta(p_b)_i = 2,281 (p_b)_i / A_i. \quad (33)$$

Тогда годичный прирост всех ветвей дерева равен

$$\Delta p_b = \Sigma[\Delta(p_b)_i] = 2,281 \Sigma[(p_b)_i / A_i], \quad (34)$$

а это значит, что теоретически формула (34) дает значение годичного прироста большее, чем (29). Аллометрическая константа в выражениях (30) — (34) обычно превышает 1,0 и характеризует, как упоминалось, ускорение прироста массы ветвей с возрастом. Если выражение (34) может завышать фактический прирост ветвей, то (29), напротив, может существенно занижать его (Whittaker, Woodwell, 1971).

Наиболее простой метод определения прироста массы ветвей предложен А. И. Русаленко и Е. Г. Петровым (1975), согласно которому удвоенная масса ветвей дерева делится на возраст кроны, измеренный по годичным кольцам у ее основания, или, что равноценно, общая масса ветвей кроны делится на средний возраст их ветвей:

$$\Delta p_b = 2,0 [\Sigma(p_b)_i] / [A_{i(\max)} + 1], \quad (35)$$

где $A_{i(\max)}$ — возраст нижней мутовки, или возраст кроны, определяемый по числу годичных колец ствола у основания кроны.

Метод согласуется с известным фактом (Уткин, 1975), что средняя по массе мутовка у некоторых древесных пород приходится примерно на середину кроны. Г. Стефенс (Stephens, 1969) по 50 модельным деревьям, взятым в 10 древостоях сосны смолистой в возрастном диапазоне от 20 до 50 лет, установил, что средняя по массе хвои мутовка расположена у деревьев на 0,47 протяженности кроны

от вершины с фактическими колебаниями от 0,33 до 0,55 и в пологе древостоя — на 0,53 от его средней толщины с отклонениями от 0,43 до 0,59. Аналогичная закономерность отмечена И.В. Каменецкой (1973) у 30-летних деревьев сосны обыкновенной.

Положение мутовки, средней по массе хвои, на середине кроны было выявлено также у ели Глена и криптомерии японской (Tadaki, 1963). Для охвоенных ветвей аналогичное явление установлено для ели европейской (Schöpfer, 1962). Однако у некоторых лиственных пород место ветви, средней по массе листы, смещено к вершине дерева и составляет у березы каменной, акации мягкой и кастанопсиса соответственно 0,37; 0,41 и 0,37 длины кроны (Tadaki, 1963).

2.2.4. Первичная продукция листы

Продукция листы и ее потери изменяются в течение вегетационного сезона. Одна из крайностей представлена тропическими видами на Филиппинах (Kawahara et al., 1981), где прирост листы за сезон втрое меньше сформировавшейся в течение сезона и опавшей листы, и в этом случае компонента ΔP_l в (23) не адекватна первичной продукции листы, поскольку втрое занижает величину последней. Другую крайность представляет сосна остистая, у которой хвоя на ветвях сохраняется в течение 45 лет (Ewers, Schmid, 1981), и ее первичная продукция представляет ничтожно малую величину, трудно поддающуюся учету.

Строго говоря, продукция листы должна определяться с коррекцией на ее опад, который происходит по мере нарастания новой листы. Игнорирование опада из массы листы текущего года приводит к занижению результата. У вечнозеленых хвойных листы текущего года обычно хорошо идентифицируется (в отличие от некоторых вечнозеленых лиственных, например эвкалипта), опад ее практически отсутствует, но и в этом случае возможно занижение первичной продукции, поскольку, например, у молодых пихт хвоя текущего года продолжает расти и на следующий год (Kimura et al., 1968).

Обычно у листопадных пород годичный прирост массы листы принимается равным сформировавшейся за сезон массе листы. У вечнозеленых, в частности у ели и сосны, увеличение массы хвои прошлых лет не превышает 1 % массы хвои текущего года (Молчанов, Смирнов, 1967), поэтому годичный прирост хвои принимается равным массе хвои текущего года.

В. В. Смирнов (1971a) для определения доли хвои текущего года в общей массе хвои практиковал взятие одной модельной ветви I порядка из средней части кроны, но подобная выборка, по мнению А.И. Уткина (1975), вряд ли будет репрезентативной. Место средней ветви по показателю доли хвои текущего года на вертикальном профиле кроны определяется несколькими факторами, но при прочих равных условиях — габитусом кроны. На рис. 29 показано распределение поверхности хвои дерева (m^2) по 1-метровым секциям вдоль по стволу у двух равновеликих деревьев ели и сосны. Очевидно, что у ели европейской место средней ветви по показателю поверхности хвои смещено в верхнюю часть кроны (что находится в противоречии с данными о массе охвоенных побегов (Schöpfer, 1962)), тогда как у сосны приходится на ее середину.

Обычно рекомендуют через каждые 1—2 м вдоль по оси кроны брать 3—5 средних по размеру модельных ветвей, с которых срывают всю хвою и отдельно — хвою текущего года. По известному общему числу ветвей рассчитывают массу всей хвои и отдельно — хвои текущего года (Whittaker, 1962; Родин и др., 1968; Алексеев и др., 1973; Уткин, 1975). Число отбираемых модельных ветвей зависит главным образом от трудоемкости отделения хвои от побегов, которая различается по древесным породам. Например, у сосны количество отбираемых модельных ветвей обычно больше, чем у ели (Молчанов, Смирнов, 1967).

При невозможности применения дробной послойной стратификации крон (например, по мутовкам или 1-метровым секциям) А. И. Уткин (1975) допускает возможность деления кроны на три части по вертикальному профилю, причем не механически, а с выделением световой, промежуточной и теневой зон кроны. И. В. Каменецкая (1973) сравнивала массу хвои, распределенную по годам и общую, полученную методом модельных деревьев и методом отбора одной мутовки, средней по положению в кроне. Коэффициент корреляции полученных оценок составил 0,94. При взятии средних мутовок с 30 деревьев обеспечивается определение погодичной и общей массы хвои с точностью $\pm 5\%$.

2.2.5. Первичная продукция корней

Общая первичная продукция корней. Определение первичной продукции корней более проблематично по сравнению с надземной частью уже вследствие их меньшей доступности для анализа

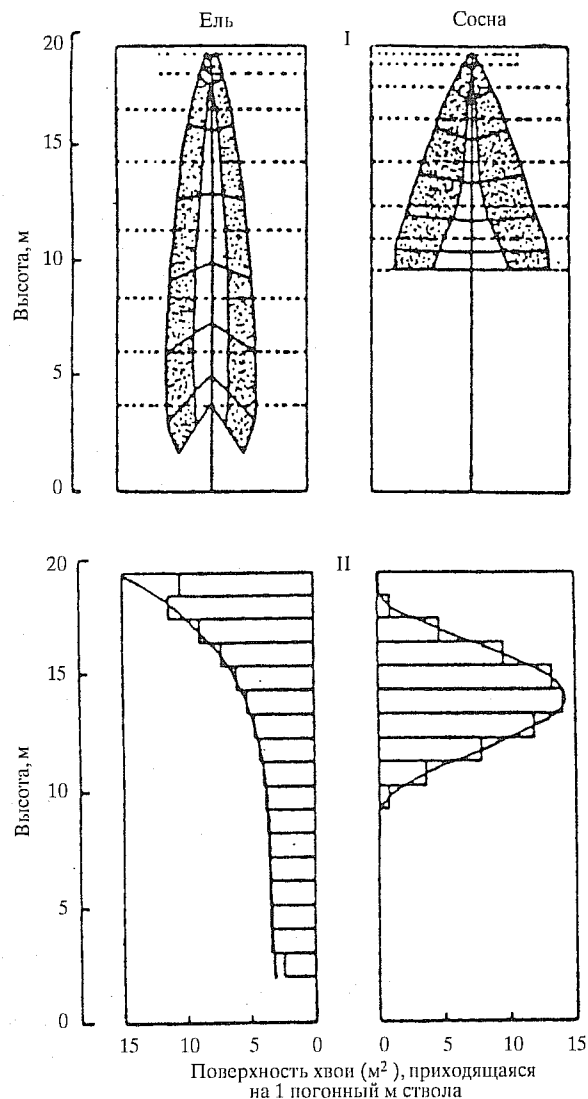


Рис. 29. Габитус кроны у двух 20-метровых деревьев ели европейской и сосны обыкновенной (показаны угол крепления, длина ветвей и масса хвои по 7 секциям) (I) и распределение односторонней поверхности хвои по 1-метровым отрезкам вдоль по стволу (II) (Mogén et al., 2000)

во времени и в пространстве ризосферы. Приемлемых по точности методов оценки продукции корней и ее потерь пока не существует. Имеющиеся попытки определить чистую продукцию и чистые потери массы корней по изменениям их массы в режиме реального времени характеризуются слишком большими относительными ошибками (Harris et al., 1977).

Например, Л. Е. Родин с соавторами (1968) предлагают площадь роста среднего дерева разделить на 5 секторов, каждый год раскапывать послойно по одному сектору с отбором и взвешиванием всех корней и по разности полученных результатов определять первичную продукцию корней. При этом не учитывается влияние на рост дерева нарастающего изъятия существенной части корней и предполагается равномерное распределение всех корней данного дерева в пределах площади роста, что не соответствует действительности, особенно в отношении скелетных корней.

Поэтому первичная продукция корней иногда определяется расчетными методами. В частности, можно оценить первичную подземную продукцию по известной надземной, исходя из эмпирически установленного отношения подземной продукции к надземной, которое, например, у сосны Эллиота во Флориде в возрасте 9 и 27 лет составило соответственно 1:1 и 1:2 (Gholz et al., 1986). Но чаще расчет первичной продукции корней выполняется, исходя из предположения равенства относительных приростов надземной и подземной фитомассы (Tadaki et al., 1970; Newbould, 1970; Программа и методика..., 1974; Ogawa, 1977; Прохоров, Горчаковский, 1986) по аналогии с формулой (28), предложенной для оценки продукции ветвей. В качестве варианта предлагают приравнивать относительный прирост подземной фитомассы не к относительному приросту надземной, а к относительному приросту массы побегов, т. е. к отношению прироста массы побегов к их полной массе (Whittaker, 1962; Whittaker, Woodwell, 1971).

Проблема далее состоит в том, что вследствие функциональных различий скелетных и тонких корней названные категории должны учитываться отдельно, и метод определения их продукции не может быть один и тот же (Орлов, 1967). В частности, для скелетных корней наиболее приемлемы методы второй из вышеупомянутых групп (ретроспекция по годичным кольцам), а для тонких — методы первой (оценка в режиме реального времени).

Первичная продукция скелетных корней. Прирост массы скелетных корней может быть определен по аналогии с ветвями, т. е. по соотношению площади сечения и ее годичного прироста на середине модельного корня (Молчанов, Смирнов, 1967) или на середине отрезков корней (Whittaker, 1962; Scarascia-Mugnozza et al., 2000; Helmisaari et al., 2002).

Для определения прироста на участках крупных и мелких корней вдоль их оси выпиливаются образцы длиной 10 см (рис. 30) в количестве 10 штук у господствующих, 6 — у согосподствующих и по 5 — у промежуточных и угнетенных деревьев (Le Goff, Ottorini, 2001). На верхнем и нижнем срезах образца измеряются диаметры без коры и радиальные приросты за последний год и рассчитывается отношение годичных объемных приростов dv_i/v_i к объему образца v_i .

Анализ взаимосвязи значений dv_i/v_i , полученных для всей совокупности модельных деревьев, с площадью сечения образца не выявил достоверной связи названных показателей (рис. 31), т. е. $dv_i/v_i = K$, где K — постоянная величина. Однако при анализе взаимосвязи значений dv_i/v_i , сгруппированных по классам Крафта модельных деревьев

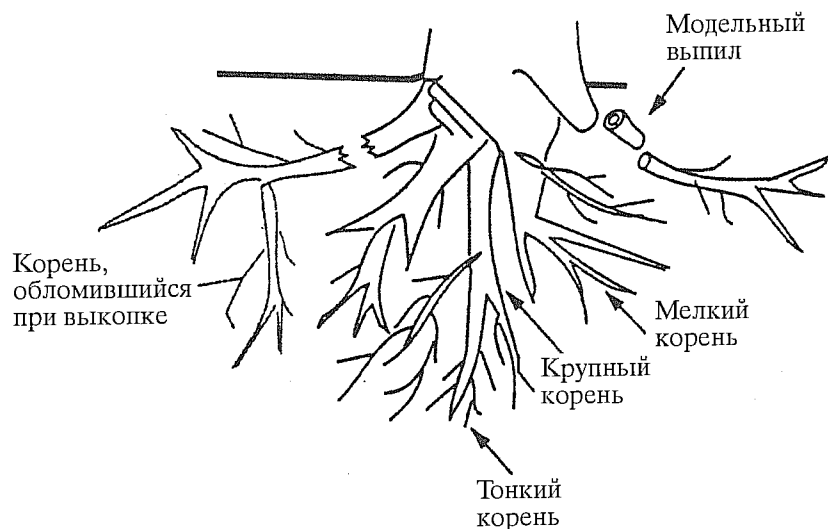


Рис. 30. Схема корневой системы бука лесного, извлеченной из почвогрунта. Показаны обломанный при выкопке корень и модельный выпи́л — образец, предназначенный для определения объемного прироста (Le Goff, Ottorini, 2001)

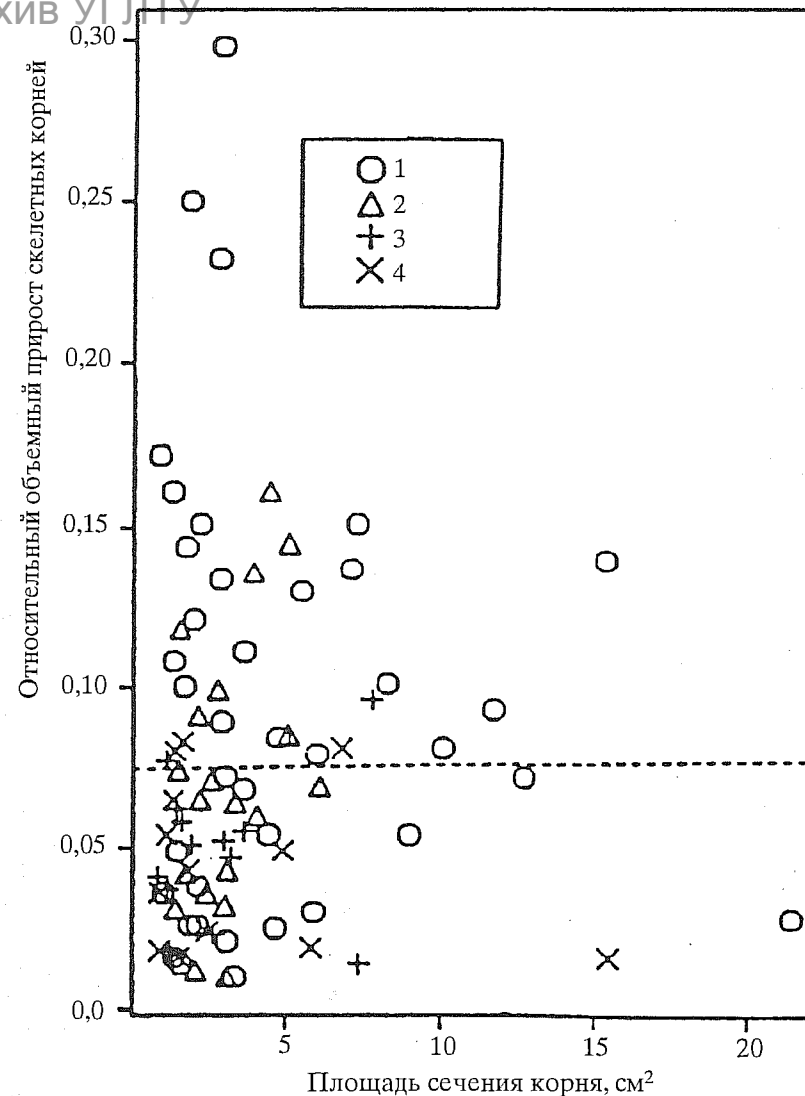


Рис. 31. Относительный объемный прирост образцов корней dv_i/v_i всех модельных деревьев в зависимости от площади поперечного сечения образца (Le Goff, Ottorini, 2001). 1, 2, 3 и 4 — модельные деревья соответственно господствующие, согосподствующие, промежуточные и угнетенные

(независимо от площади сечения образца), обнаруживается некоторое снижение относительного объемного прироста скелетных корней при переходе от господствующих к угнетенным деревьям (рис. 32).

Поскольку величина dv_i/v_i не зависит от толщины корня и, следовательно, от положения образца по длине корня, но зависит от ценотического положения дерева в пологе, все значения dv_i/v_i группируются по классам Крафта деревьев и для каждого класса рассчитывается относительный объемный прирост дерева по формуле

$$\Sigma dv_i / \Sigma v_i = dV/V = K. \quad (36)$$

Средние значения K составили (см. рис. 32): для господствующих деревьев 0,084, для согосподствующих 0,067, для промежуточных 0,051 и для угнетенных 0,043. В первом приближении можно предположить базисную плотность постоянной для всех частей корневой системы, и в этом случае приведенные значения объемных приростов dV/V действительны и для приростов по массе (Le Goff, Ottorini, 2001). Тогда значения относительных приростов по массе скелетных (крупных и мелких) корней, полученные на соответствующих образцах, умножают на значения общей массы скелетных корней и получают годичный прирост последних.

Первичная продукция тонких корней. Основная проблема заключается в оценке первичной продукции тонких корней, которая составляет к общей продукции корней (всех корней вместе с пнем) в сосняках Финляндии 93—95 % в молодом возрасте и 88 % в спелом (Helmisaari et al., 2002), а к общей годичной нетто-продукции NPP всего древостоя — на глобальном уровне около 33 % (Jackson et al., 1997), а в конкретных насаждениях от 8 % у дугласии (Keyes, Grier, 1981), до 60 % у сосны обыкновенной (Helmisaari et al., 2002) и 73 % у пихты миловидной (Grier et al., 1981).

В приведенном выше примере по определению массы корней путем прямой раскопки (Le Goff, Ottorini, 2001) первичная продукция тонких корней определялась косвенным методом по отношению годичной продукции тонких корней к их массе, т. е. по относительному приросту, принятому равным 0,6. Очевидно, что при методе раскопок годичная продукция тонких корней не может быть учтена в полном объеме, что и подтверждается при определении ее методом монолитов на той же пробной площади: она оказалась заниженной вдвое (Le Goff, Ottorini, 2001).

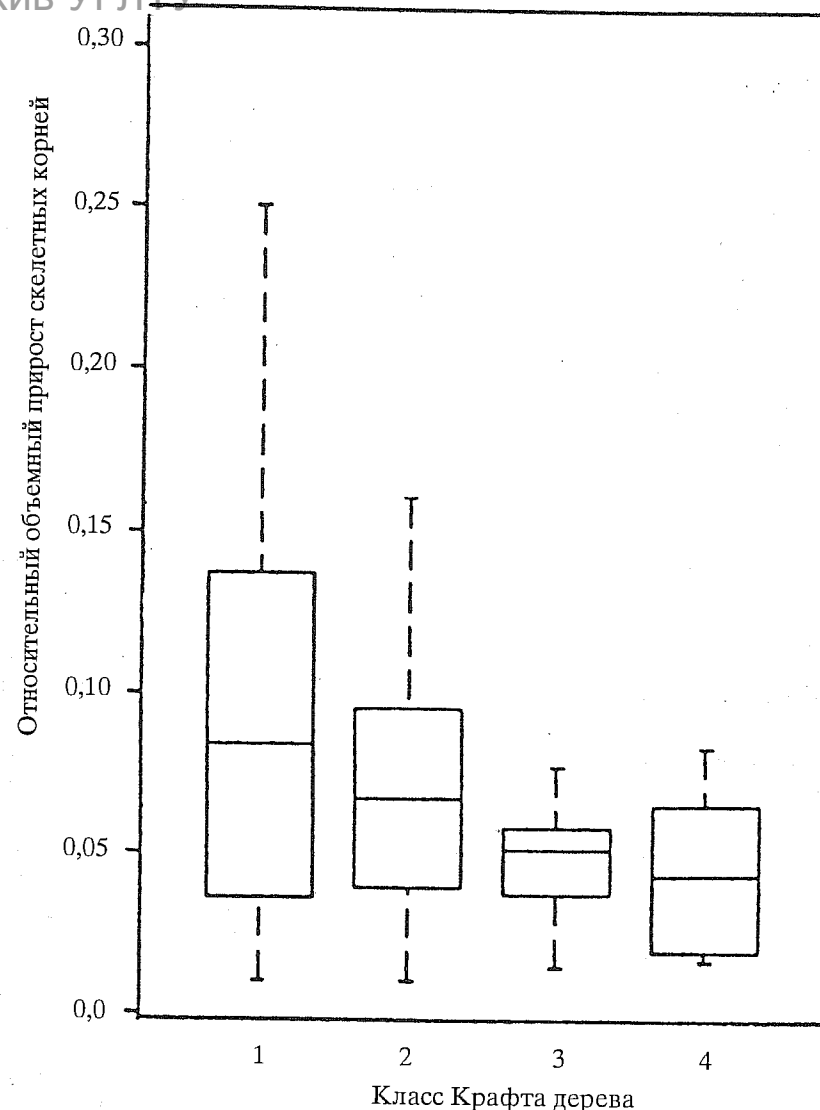


Рис. 32. Средние значения относительного объемного прироста образцов корней dv_i/v_i и его отклонения, сгруппированные по классам Крафта (Le Goff, Ottorini, 2001). Очевидно некоторое снижение относительного прироста при переходе от господствующих деревьев к угнетенным

В естественных условиях *in situ* прямое измерение продукции тонких корней и микоризы чрезвычайно затруднительно. Можно отметить два наиболее распространенных метода. Один из них был предложен А. Хендриксоном и Ф. Веймейером (Hendrickson, Veihmeyer, 1931) и позднее усовершенствован З. Лундом с соавторами (Lund et al., 1970) как метод «имплантирования почвы» с последующей еще более поздней его модификацией (Janssens et al., 2002; Müller, Wagner, 2003) в качестве метода «емкости врастания». В этом случае прирост корней оценивается в режиме реального времени, но выборки закладываются в «псевдоестественных» условиях роста корней. Бурят скважины диаметром 8–10 см на глубину проникновения корней, в них закладывают цилиндрические пластиковые сетки, в которые засыпают и утрамбовывают почвогрунт, аналогичный изъятому при бурении, но без корней, и по прошествии заданного времени сетки извлекают и определяют массу корней, выросших в их объем.

Второй метод реализуется путем взятия монолитов через определенный интервал времени с помощью шаблонов-корнерезов (см. рис. 10) с последующей оценкой годичного прироста массы тонких корней (Шалыт, 1960; Орлов, 1967; Колесников, 1972; Андреяшкина, Горчаковский, 1972; Алексеев и др., 1973; Helmisaari et al., 2002).

Специальным исследованием (Makkonen, Helmisaari, 1999) установлено, что при оценке первичной продукции тонких корней сосны обыкновенной оба метода дают примерно одинаковые результаты.

О периодичности в формировании тонких корней. Более столетия назад в отношении динамики корневых систем были сформулированы следующие вопросы (Resa, 1877):

1. Имеется ли периодичность в годичном приросте корней?
2. Если эта периодичность имеет место, то отличается ли она от периодичности прироста надземной фитомассы?
3. Каков годичный отпад тонких корней?

Вследствие трудностей методического характера на большую часть этих вопросов определенных ответов до сих пор не получено (Persson, 1983).

Особое значение имеет выявление сезонного ритма роста активных корней, которое может быть осуществлено путем оценки их относительной длины — показателя, более легко измеряемого, чем сухая фитомасса. Для подобных целей В.А. Колесников (1962) предложил метод «вольного» монолита, или метод «проб», согласно

которому монолиты берутся периодически в течение сезона роста по периферии кроны дерева. Подобные исследования были проведены И. Н. Рахтеенко (1963) и Л. И. Лахтановой (1971) на нескольких древесных породах — ели, сосне, лиственнице, дубе, липе, клене, акации желтой. У многих древесных выявлены два максимума роста корней (при одновременном минимальном отпаде) в течение вегетационного периода: весенне-летний и осенний. Первый связан с формированием листвы, а второй — с листопадом. Однако это происходит не одновременно: рост активных корней наступает за 3–5 недель до распускания почек и затухает значительно позднее листопада. Максимальное отмирание корней всегда наступало в период затухания роста (Рахтеенко, 1963; Лахтанова, 1971).

Аналогичные исследования проведены на корневых системах дуба, ясеня, липы, клена и лещины в Теллермановском лесничестве А.А. Молчановым (1954) по методу «стеклянной стенки» (glass wall method), впервые предложенному И. Заксом (Sachs, 1873). Была выявлена динамика роста активных корней, отличная от закономерностей, установленных И.Н. Рахтеенко (1963) и Л.И. Лахтановой (1971) в Белоруссии. Сосущие корни, сформировавшиеся в прошлом году, отмирают в июне и частично в июле текущего года, и на смену им со второй половины июля нарастают новые, наибольшая масса которых накапливается к середине августа. Интенсивность роста тонких корней связана с сезонной динамикой температуры и влажности почвы и достигает наибольших темпов при оптимальном их сочетании. С учетом эдафических факторов наименьшие темпы роста тонких корней были в условиях засоленных и солонцеватых почв.

Подобными методами определяется сезонное изменение также массы тонких корней. Посредством последовательного взятия монолитов (5–10 повторностей в течение сезона) оценивается первичная продукция тонких корней как разность между максимальным и минимальным (max-min method) значениями массы, которая, как уже отмечалось, фактически представляет собой текущий прирост. Одни оценки основаны на разности значений массы только живых корней (Harris et al., 1977; Deans, 1981; Grier et al., 1981; McClaugherty et al., 1982; Scarascia-Mugnozza et al., 2000), другие — на суммарной разности живых и отмерших корней (Persson, 1978, 1979; Santantonio, 1979; Keyes, Grier, 1981; Fairley, Alexander, 1985; Santantonio, Hermann, 1985; Gholz et al., 1986).

О непрерывности процесса формирования-отпада тонких корней. Непрерывное отмирание и возобновление тонких корней (рис. 33) представляет естественный процесс в жизненном цикле древесных (Колесников, 1962). Основная часть сформировавшейся в течение сезона массы тонких корней идет в отпад, и лишь незначительная часть формирует их чистый прирост, который может быть как положительным, так и отрицательным (Grier et al., 1981; Santantonio, Hermann, 1985; Gholz et al., 1986).

Сказанное подтверждается результатом, полученным Е. М. Борискиной (1959) в 50-летнем дубняке осоково-снытевом III класса бонитета по модифицированной методике А. Я. Орлова (1955) с тщательной выборкой всех живых корней <0,3 мм из почвенного монолита сечением 100 см² с помощью препаровальных игл и бинокулярной лупы с 30-кратным увеличением. Монолиты брали на расстоянии 70 см от ствола модельного дерева, что соответствовало половине расстояния между ним и соседними деревьями, в пяти повторностях в июне, июле и августе между 14 и 21 числом месяца. Оказалось, что 90 % массы живых сосущих корней сосредоточено в верхних 5 см почвы (остальные 10 % — в слое 5–10 см), и их общая масса составила в июне от 0,6 до 1,0 (в среднем 0,8 т/га), в июле 0,8 и в августе 0,5 т/га.

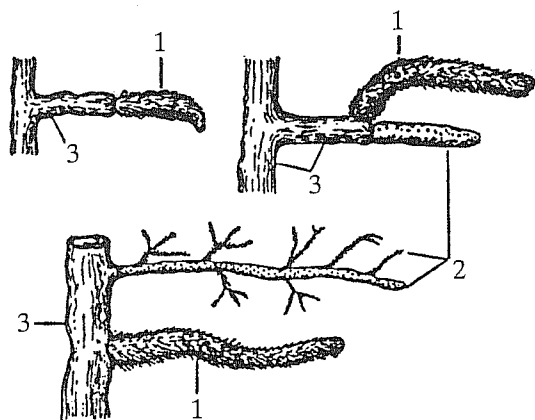


Рис. 33. Характер отмирания и новообразования тонких корней у яблони. 1, 2 и 3 — соответственно всасывающие, отмершие и проводящие корни (Колесников, 1962)

В итоге получен отрицательный прирост сосущих корней в течение сезона, составляющий –0,3 т/га.

Наличная масса живых и отмерших тонких корней представляет собой конечный продукт процессов формирования тех и других на данный момент времени. Определяя продукцию тонких корней только по изменению их массы, мы не учитываем синхронные и компенсирующие процессы их продуцирования и отпада.

Е. Форд и Дж. Динс (Ford, Deans, 1977), не получив достоверной разницы между значениями концентрации тонких корней (<1,0 мм) на 11-летней плантации ели ситхинской в начале и конце вегетационного периода, приходят к заключению, что, несмотря на некоторый прирост корней в зимний период, система тонких корней достигла некоторой формы динамического равновесия, при котором среднее значение упомянутой концентрации остается неизменным.

Таким образом, в отличие от надземной первичной продукции при оценке подземной необходимо учитывать сезонную динамику не только живых, но и отмирающих тонких корней.

Формула первичной продукции тонких корней и ее составляющие. В общем случае первичная продукция корней NPP_r определяется следующим соотношением (Vogt et al., 1986):

$$NPP_r = \Delta P_r + \Delta P_{turn} + \Delta P_{dec} \quad (37)$$

где ΔP_r — статистически достоверный текущий прирост массы живых корней за период времени $A_2 - A_1$ (см. уравнение (23)); ΔP_{turn} — статистически достоверный суммарный отпад (turnover) массы корней за тот же период и ΔP_{dec} — статистически достоверная суммарная масса разложившихся корней за тот же период. Однако варьирование значений, получаемых подобным методом в течение сезона, очень велико, и по аналогии с ситуацией по определению прироста надземной фитомассы (см. рис. 25) можно не получить достоверного значения сезонного (годового) прироста тонких корней. Обеспечение достоверности результата представляет общую проблему при оценке малых величин по разности больших сильно варьирующих значений (Vogt et al., 1986).

Компоненты, составляющие общую продукцию корней в (37), не имеют однозначного определения. Так, *прирост массы тонких корней* — это увеличение их массы за некоторый период. Он может быть определен как простое увеличение только массы тонких корней либо как суммарное увеличение массы живых и отмерших тон-

ких корней, либо как увеличение массы отмерших тонких корней, нескомпенсированное снижением массы живых. *Суммарный (накопленный) отпад массы корней* — это увеличение их массы за определенный период. Он может быть определен как увеличение массы отмерших корней либо как сокращение массы живых тонких корней. *Суммарная (накопленная) масса разложившихся корней* — это сокращение массы отмерших тонких корней за определенный период. Она может быть определена как простое снижение массы отмерших тонких корней либо как снижение массы живых тонких корней, нескомпенсированное увеличением массы отмерших (Santantonio, Hermann, 1985).

Исследуемый период времени $A_2 - A_1$ (сезон или год) разбивается на периоды (например, 2—4-недельные) выборочного учета тонких корней методом монолитов (кернов), и размер выборки должен обеспечивать статистически значимое значение как наличной массы тонких корней, так и их прироста за период времени между двумя последовательными выборками. В зависимости от принятого уровня значимости размер выборки может варьировать от 13 до 976 определений (монолитов). При определении количества сосущих корней липы достоверная оценка на уровне $t_{0.01}$ была обеспечена при 4 повторностях (Колесников, 1962).

Тогда NPPг может быть получена путем суммирования статистически значимых приростов, полученных в течение сезона. Одни исследователи доказывают потенциальное занижение продукции при подобном подходе (Persson, 1978; Fairley, Alexander, 1985; Santantonio, Hermann, 1985; Vogt et al., 1986), тогда как другие эту точку зрения не поддерживают, утверждая, что варьирование выборки при определении массы тонких корней может завысить оценку их продукции и отпада и показать большую степень их «динамичности», чем на самом деле (McClaugherty et al., 1982; Singh et al., 1984; Lauenroth et al., 1986). В этой связи в расчет вводятся соответствующие «поправки на завышение» (Persson, 1978).

Понятия массооборота и продолжительности жизни тонких корней. Для расчета приходной части углеродного цикла в корневой системе растений, начиная от связывания углерода в массе корней и кончая их отпадом, первостепенное значение имеет установление величины массооборота тонких корней, определяемой как отношение их суммарной массы, произведенной растением в течение 1 года,

к среднему за сезон значению наличной массы (Aber et al., 1985). Величиной, обратной массообороту, является продолжительность жизни тонких корней, установление которой имеет в этой связи первостепенное значение.

Исследуя сезонную динамику роста тонких корней дуба, Е.М. Борискина (1959) констатирует: «Сосущие корни — постоянно обновляющийся аппарат, и за 50-летнюю жизнь дерева сменяется несколько десятков поколений их...» (с. 262). Продолжительность жизни тонких корней обычно исследуется в режиме реального времени по методу «стеклянной стенки» с использованием биноклярной лупы (Орлов, 1955, 1957, 1967; Рахтеенко, 1963; Лахтанова, 1971). Период жизни корней принимается с момента их появления до потемнения, т. е. до начала опробковения, когда первичная ткань превращается во вторичную, и корешки в значительной степени утрачивают физиологическую активность, сжимаются, приобретают ребристую форму. Часть их превращается в проводящие, а часть отмирает, причем соотношение тех и других неизвестно (Moir, Bachelard, 1969). Наблюдения проводятся 2—4 раза в месяц.

Установлено, что более длительный срок сосущие корни функционируют у лиственных пород, менее — у хвойных (Рахтеенко, 1963). У дуба скального в Испании продолжительность жизни тонких корней в нижних горизонтах почвогрунта больше, чем в поверхностных, а в связи с рубками ухода — больше на контроле, чем на прореженных секциях (López et al., 1997).

Продолжительность жизни сосущих корней изменяется также в течение года. Весной и летом процесс обновления и отмирания происходит более интенсивно и длится от 2 до 5 недель. Осенью и зимой корневые окончания живут несколько месяцев. Функционирование ростовых корней обычно заканчивается значительно раньше, чем сосущих — на 3—10-й день жизни, и в течение сезона меняется мало. При наличии микоризы срок жизни активных корней удлиняется в 2—3 раза по сравнению с корнями без нее. Дефицит влаги в пределах 15—20 % от максимальной влагоемкости в течение 5—7 дней сокращает срок жизни активных корней примерно в два раза (Рахтеенко, 1963).

У большинства древесных пород активные корни обновляются в течение года 4—8 раз (Рахтеенко, 1963). Если численно выразить названное обновление как отношение суммарного прироста массы

живых и отмерших тонких корней к среднему за год значению их массы, представляющее собой относительный массооборот (или индекс массооборота), то последний в данном случае равен 4—8. Это примерно соответствует данным М. Кэннела (Cannell, 1989) о наличии 2—5-кратного массооборота тонких корней деревьев в течение вегетационного сезона. Последний феномен комментируется М. Кэннелом как одно из наиболее важных достижений лесной биологии последних десятилетий.

Но этот вывод противоречит результатам И. Янссенса с соавторами (Janssens et al., 2002), согласно которым у 70-летней сосны обыкновенной продолжительность жизни корней толщиной <1 мм составляет 1,25 года, а корней толщиной 1—2 мм — 3,3 года. Аналогичные показатели для сосны Эллиота составили соответственно 1,5 и 4,6 года (Gholz et al., 1986). По данным Р. Татено с соавторами (Tateno et al., 2004), в девственном буково-дубовом насаждении Центральной Японии продолжительность жизни тонких (<2 мм) корней варьирует от 1,1 до 3,5 лет и составляет в среднем 2,0 года. В еще большей степени выводы И.Н. Рахтеенко (1963) и М. Кэннела (Cannell, 1989) противоречат данным А. Я. Орлова (1967) и Н. В. Лобанова (1971) о продолжительности жизни сосущих (<0,6 мм) корней в течение ряда вегетационных сезонов.

Эколого-физиологические аспекты массооборота тонких корней и связанные с ним неопределенности. Функционирование корней оптимально при максимальной эффективности использования ресурсов, т.е. усвоения элементов питания и влаги на единицу связанного углерода (Eissenstat, Van Rees, 1994). Интенсивный массооборот тонких корней объясняют «адаптивной стратегией» растения (Fogel, 1983). Например, при стрессовом состоянии дерева в засуху недельный расход энергии корнями эквивалентен их собственной сухой массе. Столь высокие издержки на дыхание поддержания обеспечивают снижение массы корней в период засухи, определяя тем самым соответствующую степень устойчивости дерева. Энергетические вложения в подземную сферу сосны Эллиота в виде повышенных затрат тонких корней на их дыхание увеличиваются также с возрастом дерева (Gholz et al., 1986).

Кроме того, согласно «адаптивной стратегии» растения интенсивный массооборот корней предполагает быстрое освоение новых пространств почвы вновь формируемыми корнями по мере истощения

элементов питания и воды в сфере размещения отмирающих корней (Reynolds, 1975).

Таким образом, интенсивный массооборот тонких корней растения обуславливает повышенные затраты энергии и элементов питания, тогда как длительный срок жизни корней означает пониженную интенсивность и эффективность потребления ресурсов среды (Schoettle, Fahey, 1994).

Поскольку для корней доступность ресурсов среды может стать лимитирующей на отдельных этапах вегетационного периода, оптимальная продолжительность жизни корней трудно предсказуема. Интенсивный массооборот корней соответствует лучшим условиям произрастания, в которых эффективность потребления ресурсов среды, по-видимому, максимизируется посредством сокращения продолжительности жизни корней. Одновременно возрастает эффективность потребления ресурсов и снижаются затраты по жизнеобеспечению корней. Напротив, повышенная продолжительность жизни корней более характерна в условиях жесткой конкуренции в бедных местообитаниях, когда необходимо избегать потерь элементов питания в результате отпада корней (Crick, Grime, 1987; Janssens et al., 2002).

Однако есть точка зрения, прямо противоположная изложенной (Deans, 1979; Santantonio, Hermann, 1985; Cannell, 1989): величина и интенсивность массооборота тонких корней резко снижаются в условиях повышенного уровня обеспечения элементами питания и влагой. Соответственно массооборот тонких корней интенсивнее в условиях нехватки элементов питания и периодического иссушения почвы в сравнении с богатыми местообитаниями стабильного увлажнения.

Наряду с приведенными двумя полярными мнениями в отношении тонких корней они характеризуются и как индифферентные к почвенному питанию, например, отмечается отсутствие связи массооборота тонких (<2 мм) корней девственного буково-дубового насаждения с запасом доступного почвенного азота (скоростью его минерализации) по высотному градиенту в горах Центральной Японии, тогда как массооборот стволов, ветвей и скелетных корней связан с названным показателем довольно тесно ($R = 0,81 - 0,82$) (Tateno et al., 2004).

Нет единого мнения также в отношении возрастного изменения массооборота тонких корней: согласно одним данным названный

показатель у сосны обыкновенной с возрастом снижается (Persson, 1983), а по другим данным увеличивается (Helmisaari et al., 2002).

Остается открытым вопрос, чем обусловлены подобные противоречия в выводах — применением разных, недостаточно корректных методов, несопоставимостью условий среды или иными неучтенными факторами?

Пример определения первичной продукции тонких корней. Порядок определения первичной продукции тонких корней с учетом их массооборота можно показать на примере двух пробных площадей, заложенных в ходе выполнения трансевропейского проекта NIPHYS/CANIF на востоке Франции (Обэр) в насаждениях соответственно бука лесного и ели европейской (Stober et al., 2000).

Тонкие корни (<1 мм) взяты с помощью цилиндрического шаблона-корнереза диаметром 4,5 см послойно, до глубины проникновения корней (40 см), с мая 1996 г. по май 1997 г. Выполнено 6 выборочных учетов, каждый в 20-кратной повторности. Результаты приведены в табл. 12.

Таблица 12

Сезонное варьирование массы живых и отмерших тонких корней (<1 мм) бука и ели в Обэре, Франция (Stober et al., 2000)

Дата выборочно- го учета	Масса тонких корней в абсолютно сухом состоянии, г/м²				Отноше- ние масс корней живые: отмершие
	Живые	Отмер- шие	Итого общая	Положительная раз- ность общей массы меж- ду двумя учетами	
Бук лесной					
Май 1996	94	75	169	137	2,13
Июль 1996	43	139	183		0,37
Сентябрь 1996	120	111	231		1,30
Октябрь 1996	79	74	154		1,10
Май 1997	77	151	229		0,63
В среднем	83	110			
Ель европейская					
Май 1996	70	45	115	78	3,01
Июль 1996	63	64	127		1,13
Сентябрь 1996	56	38	93		1,76
Октябрь 1996	40	37	77		2,46
Май 1997	57	97	155		0,91
В среднем	57	56			

Чистая годовичная продукция тонких корней (с мая 1996 по май 1997 гг.) рассчитана как сумма положительных разностей общей массы (живых + отмерших) корней между каждыми двумя последовательными выборочными учетами: у бука 137 г/м² (14 + 48 + 75) и у ели 78 г/м². Аналогичным образом получены значения накопленной за год массы отмерших корней (некромассы): у бука 141 г/м² (64 + 77) и у ели 60 г/м². При суммировании принимались в расчет лишь статистически достоверные положительные разности. У ели между первыми двумя выборочными учетами (в мае и июле 1996 г.) положительные разности составили по общей массе 12 (127 – 115) и по некромассе 19 (64 – 45) г/м². Поскольку эти разности относительно невелики и соответственно статистически недостоверны, то они исключены из расчета. Результаты расчета средних за год показателей массы корней, их годичной продукции, накопленной за год некромассы и значений индекса массооборота приведены в табл. 13.

Таблица 13

Средние за год значения массы живых и отмерших тонких корней, их годовичная продукция, накопленная за год некромасса и значения индекса массооборота

Древесная порода	Средняя за год масса корней, г/м ²		Годичная продукция корней, г/м ²	Накопленная за год некро-масса, г/м ²	Индекс массооборота
	живых	отмерших			
Бук	83	110	137	141	2,4
Ель	57	56	78	60	2,1

При расчете индекса массооборота тонких корней в его числитель К. Стобер с соавторами (Stober et al., 2000) включили не только годовичную продукцию общей массы (живых + отмерших) корней, но и положительную разность общей массы между последним (май 1997 г.) и первым (май 1996 г.) выборочными учетами. Эта последняя положительная разность составила для бука 60 (229 – 169) и для ели 40 (155 – 115) г/м². Таким образом, индексы массооборота тонких корней рассчитаны для бука и ели соответственно как: (137 + 60): 83 = 2,4 и (78 + 40): 57 = 2,1 (см. табл. 13).

О некоторых альтернативных методах оценки первичной продукции тонких корней. Проанализировав опубликованные методы определения первичной продукции корней, Ганс Персон (Persson, 1983) пришел к выводу, что тем или иным из них свойственны следующие недостатки:

- 1) выборочный учет корней выполняется с некоторыми интервалами в течение вегетационного периода;
- 2) в массу тонких корней включается неизвестная доля отмерших;
- 3) фракция отмерших тонких корней (некромасса) отдельно не учитывается;
- 4) количество повторностей в выборке недостаточно для установления достоверной разности между значениями массы корней двух последовательных выборок;
- 5) выявленные количественные характеристики корней (число корневых окончаний, длина тонких корней и др.) прямо не конвертируются в значения их массы;
- 6) выборочный учет корней не экстраполируется на площадь древостоя;
- 7) масса корней не делится по толщине или видовой принадлежности.

Учитывая множественные неопределенности, связанные с размером выборки и ошибкой выборочного учета, выбором временного интервала между минимальным и максимальным значениями в сезонной динамике запасов живых и отмерших тонких корней и собственно методом учета продукции и отпада тонких корней (McClagherty et al., 1982; Fairley, Alexander, 1985; Vogt et al., 1986), многие исследователи сходятся на том, что необходимы новые методы оценки продукции тонких корней, основанные *не только на данных о их фитомассе* (Singh et al., 1984; Vogt et al., 1986; Santantonio, Grace, 1987). Практикуются, например, оценки текущей продукции тонких корней и индекса их массового оборота по изменению содержания крахмала и температуры почвы (Marshall, Waring, 1985) либо по содержанию азота (Nadelhoffer et al., 1985), однако подобные методы являются опосредованными, косвенными и здесь не рассматриваются. К тому же эти методы недостаточно обоснованы: например, установлено (Ford, Deans, 1977), что колебания массы тонких корней и концентрации крахмала у ели ситхинской в течение сезона не являются синхронными.

Поскольку величину «истинной» NPPг никто не знает, то некоторые исследователи считают определение точности ее оценок лишенным смысла (Lauenroth et al., 1986) и видят выход из ситуации в имитационном моделировании процесса продуцирования тонких корней.

Д. Сантантиони и Дж. Грейс (Santantonio, Grace, 1987) предложили «поточно-блочную» модель, имитирующую процессы продуцирования, отпада и разложения тонких корней с месячным разрешением (т. е. с шагом имитации в 1 месяц). Модель включает в себя два блока и три потока (рис. 34). Блоки представляют переменные модели, характеризующие состояние системы, а именно — наличные запасы живых и отмерших тонких корней. Потоки характеризуют динамику трех процессов — продуцирования, отпада и разложения корней.

Скорость разложения корней определяется как функция температуры почвы на глубине 10 см по соответствующему эмпирическому уравнению. Хотя факторы, контролирующие продукцию и отпад корней, неизвестны, по расчетной скорости разложения, известным уровням заполнения емкостей (см. рис. 34) и первым производным от их значений по времени модель дает скорости двух остальных потоков. Предполагается, что тонкие корни, отмершие в течение данного временного интервала, начинают разлагаться лишь в начале следующего. Суммирование ежемесячных трех потоков дает годовые продукция, отпад и разложение. Лучший результат моделирования получен в предположении, что процессы продуцирования и отпада тонких корней в течение сезона протекают синхронно, но процесс разложения корней сдвинут на более поздние месяцы.

В имитационных экспериментах канадских исследователей было изучено влияние временного сдвига между продуцированием (новообразованием) и отпадом на точность оценок первичной продукции тонких корней. Установлено, что точность оценок общей первичной продукции тонких корней в значительной степени зависит от названного сдвига. Если упомянутые процессы предполагаются синхронными, то продукция тонких корней занижается по отношению к фактической. Занижения оценок удастся избежать лишь при допущении, что процессы продуцирования и отпада тонких корней разделены во времени, т. е. на заданном шаге моделирования может иметь место либо продуцирование, либо отпад корней, но не оба процесса одновременно (Kurz, Kimmins, 1987). Однако это расходится с эмпирическими результатами, полученными в Белоруссии (Рахтеенко, 1963; Лахтанова, 1971).

На точность оценок первичной продукции тонких корней влияет также величина шага имитации. Сократить его, например, до недели технически трудно, поскольку многократно возрастают затраты

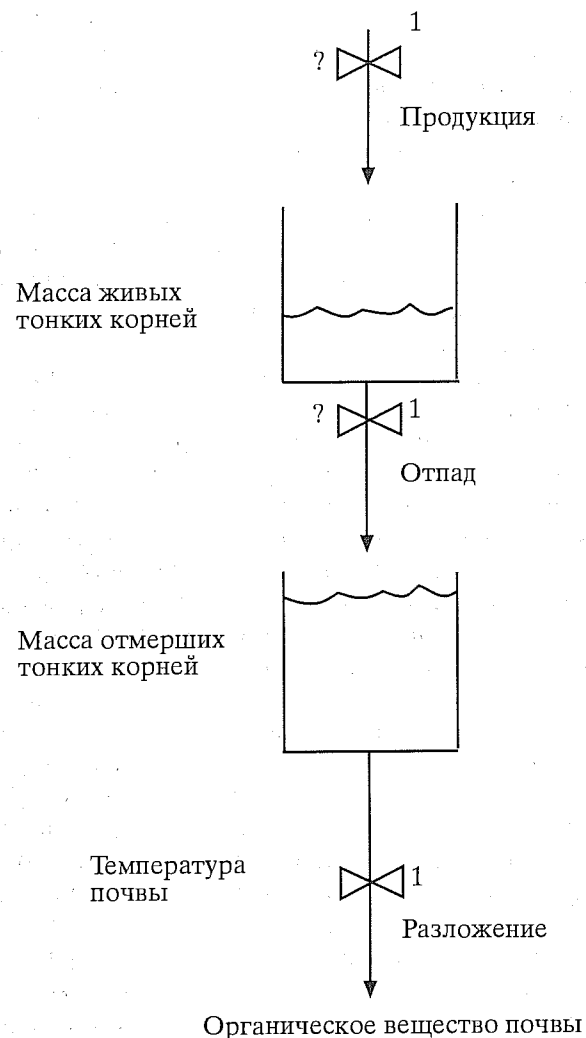


Рис. 34. Схема «поточно-блочной» модели первичной продукции тонких корней, представленная тремя потоками (продукция, отпад и разложение), на стыках которых имеются два блока. Блоки представлены в виде емкостей, соответствующих массе живых тонких корней и массе отмерших тонких корней. 1 — «клапаны», регулирующие соответствующие потоки (Santantonio, Grace, 1987)

на определение наличной массы живых и отмерших тонких корней в реальном насаждении. К тому же, по мнению Кристины Vogt с соавторами (Vogt et al., 1986), если не обеспечивается статистически достоверная оценка первичной продукции корней в каком-то принятом временном интервале, то более частый выборочный учет, т. е. сокращение этого интервала, ничего не дает для повышения точности оценки. Увеличение же шага имитации до одного года занижает оценки продукции и отпада корней на 17 % по сравнению с оценками, полученными с разрешением в один месяц (Santantonio, 1989).

Процесс формирования и отпада тонких корней протекает, хотя и непрерывно, но неравномерно, периодически изменяясь в течение сезона сообразно с погодными и почвенными факторами (Рахтеенко, 1963; Овингтон, Маррей, 1968; Ford, Deans, 1977; Vogt et al., 1986) и волнообразно (Рахтеенко, 1963; Дальман, 1968) либо циклично (Колесников, 1968) в корнеобитаемом пространстве, и эта неопределенность возрастает при переходе от одновидового к многовидовому сообществу. Имитационная же модель описывает процесс дискретно, с жестко установленным шагом, никак не согласуясь, например, с выявленными Е. Фордом и Дж. Динсом (Ford, Deans, 1977) в течение вегетационного периода четырьмя последовательными фазами с преобладанием в каждой либо новообразования корней, либо их отмирания, либо утолщения и перехода в категорию проводящих (скелетных), либо изменения концентрации крахмала и растворимых углеводов. Поэтому одна из основных проблем при имитационном моделировании продукции тонких корней состоит в сложности верификации его результатов на фактических данных, варьирование которых предполагается случайным.

Для осуществления имитационных экспериментов требуются знания механизмов, контролирующих формирование и отпад тонких корней. В соответствии с уровнем этих знаний имитационные эксперименты предваряются системой априорных предпосылок и условий, а для верификации результатов имитаций требуются методически выверенные, корректные и статистически достоверные данные о динамике запасов живых и отмерших тонких корней в течение сезона роста.

О некоторых сомнительных упрощениях при оценке первичной продукции тонких корней. Вследствие упомянутых трудностей с определением первичной продукции тонких корней рядом исследо-

вателей по молчаливому согласию приняты два взаимосвязанные и довольно сомнительные упрощения.

Согласно *первому* из них, годичный прирост тонких корней, включая отмершие, принимается равным их наличной массе (Молчанов, 1954; Jackson et al., 1997; Scarascia-Mugnozza et al., 2000; Stober et al., 2000; Mund et al., 2002). При этом не учитываются новообразование и отпад тонких корней в течение сезона, а величина этого массооборота, как уже отмечалось, может быть довольно значительной.

Предполагая полное ежегодное обновление массы тонких корней, Е.М. Самойлова (1968) в 50-летнем дубняке их годичную продукцию приравнивает фактической массе в середине лета (0,82 т/га) и предполагает примерно равной среднему годичному приросту всей корневой системы (1,14 т/га), рассчитанной путем деления массы последней (57 т/га) на возраст древостоя. Предположение о примерно равном участии сосущих и скелетных корней в общей их продукции не подтверждается последними исследованиями, согласно которым продукция скелетных корней составляет лишь 5–12 % от общей продукции корневой системы (Helmisaari et al., 2002).

В. Курц с соавторами (Kurz et al., 1996) отмечают, что чистый годичный прирост тонких корней (т. е. разность их значений в конце и начале сезона) составляет незначительную долю от полной чистой продукции, включающей массооборот. Однако упомянутый массооборот, в отличие от данных М. Кэннела (Cannell, 1989), в условиях Канады составляет лишь 73 % от массы тонких корней (рис. 35). Аналогичный показатель массооборота тонких корней (<2 мм) у сосны обыкновенной составил 74 % (Janssens et al., 2002), а обобщенный показатель для лесов мира 80 % (Gill, Jackson, 2000). По другим оценкам эта цифра у хвойных варьирует в пределах 30–86 % (Fogel, 1983).

Возможно, подобное расхождение с утверждением М. Кэннела вызвано занижением экспериментальных определений массооборота тонких корней по причине использования вышеупомянутого метода max-min. Другая причина расхождений может состоять в том, что не унифицирован и метод расчета индекса массооборота: одни исследователи делят суммарную продукцию живых и отмерших корней на среднее значение массы только живых корней (Stober et al., 2000), другие — на среднее значение суммарной массы живых и отмерших корней (Persson, 1983). В зависимости от этого можно

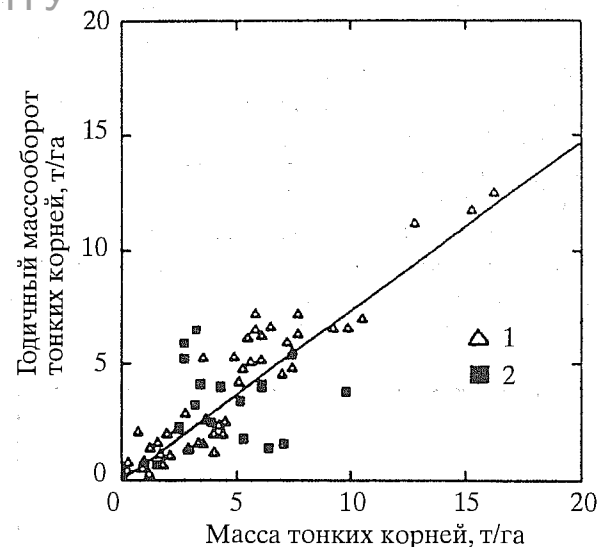


Рис. 35. Зависимость полного годичного массооборота тонких корней (ΔP_{turn}) от общей массы тонких корней (P_{thin}) в условиях лесного сектора Канады, общая для мягколиственных (1) и твердолиственных (2) пород, описываемая уравнением $\Delta P_{\text{turn}} = 0,735 P_{\text{thin}}$ (Kurz et al., 1996)

получить совершенно разные результаты. Г. Перссон (Persson, 1983) для молодняка сосны обыкновенной в Швеции приводит следующие данные, характеризующие тонкие корни (<2 мм): абсолютно сухая масса живых, отмерших корней, их суммарная масса и суммарная годичная продукция живых и отмерших корней составили соответственно $26,1 \pm 1,2$; $67,6 \pm 2,2$; 94 ± 3 и 183 ± 16 г/м². Г. Перссон рассчитал относительный массооборот по второму из упомянутых двух вариантов и получил значение 2,0 (183:94). Если же рассчитать его по первому варианту (Stober et al., 2000), то получаем значение 7,0 (183 : 26,1), т. е. в 3,5 раза большее.

Второе упрощение предполагает наличие функционального равновесия между активностью листьев, фиксирующей углерод атмосферы, и активностью тонких корней, извлекающих элементы питания и влагу из почвы. При благоприятных условиях роста отношение *корни : листья* относительно стабильно. Сказанное иллюстрируется

экспериментальными данными, полученными в 16 насаждениях хвойных пород разных континентов (рис. 36). Очевидно, что в худших условиях произрастания на единицу массы листвы приходится значительно большая масса тонких корней. Причем положение точек вдоль линий регрессии видоспецифично, и в направлении от начала координат оно смещается в последовательности: сосна, дугласия, ель, пихта (Santantonio, 1989).

Однако, по мнению М. Кэннела (Cannell, 1989), в условиях дефицита эдафических факторов ассимиляты откладываются в корнях в большей степени, чем в листве и побегах, а в условиях, лимитирующих фотосинтез, — наоборот. Насколько велика может быть диспро-

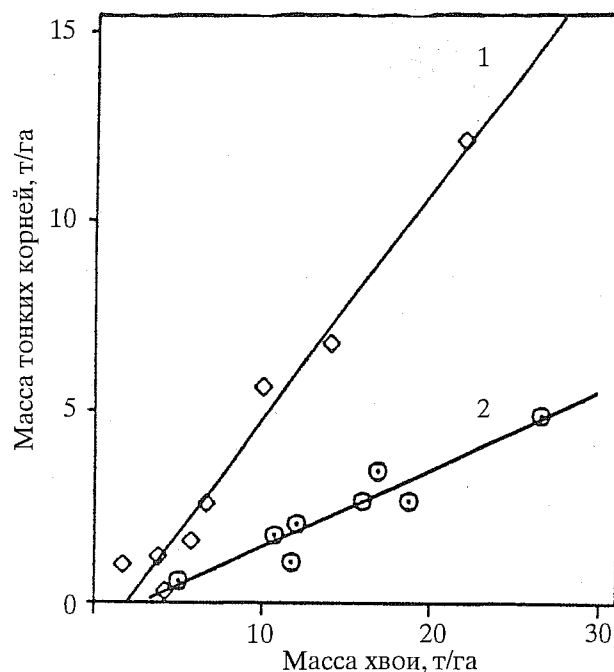


Рис. 36. Взаимосвязь массы тонких корней и массы хвои по данным 16 хвойных насаждений разных природных зон и континентов в худших (1) и лучших (2) условиях произрастания, описываемая уравнениями:

$$Y = 0.59X - 1.15; R^2 = 0.97 \text{ (1)}$$

$$\text{и } Y = 0.20X - 0.55; R^2 = 0.90 \text{ (2)}$$

(Santantonio, 1989).

порция названного соотношения в сосняках сухой степи (250 мм осадков) и каковы могут быть пределы ее варьирования, видно из табл. 8. Если в условиях сухих степей отношение масс *тонкие корни: листва* составляет у сосны от 1,6 до 8,4 (Усольцев, Крепкий, 1984, 1986), то в условиях Средней Европы оно принимается равным 0,2 (Scarascia-Mugnozza et al., 2000; Mund et al., 2002).

По данным М. Кэннела (Cannell, 1989), годовичная продукция тонких корней превышает годовичную продукцию листвы в 2—5 раз в зависимости от условий произрастания. Д. Сантантонио (Santantonio, 1979) показал, что в спелом насаждении дугласии годовичный отпад корней и хвои составляет соответственно 12 и 2—3 т/га. Но это противоречит выводу А. Я. Орлова (1967) о том, что годовичная продукция сосущих корней составляет в еловых лесах 5 % и в сосновых — 10 % от массы ежегодно обновляющихся надземных частей деревьев.

Таким образом, в отношении методов определения первичной продукции корней, в особенности тонких, имеется множество противоречий и неопределенностей, касающихся установления соотношений подземной и надземной продукции, определения доли тонких корней в общей их массе, оценки общей массы тонких корней и их первичной продукции с учетом массооборота, познания механизмов, контролирующих формирование, отпад и разложение тонких корней, а также степень относительного смещения этих трех процессов во времени. Отдельная проблема связана с ролью корневых волосков и микоризы в продукционном процессе и их вкладом в упомянутые неопределенности.

2.2.6. Первичная продукция нижних ярусов растительности

Методы оценки первичной продукции однолетних и многолетних растений различаются. Первичная продукция однолетников (и листвы многолетников) обычно соответствует их массе, а у многолетников определение годовичной продукции сопряжено с учетом их возраста, что технически достаточно сложно. По годовичным кольцам на модельных экземплярах (см. раздел 1.1.5) определяют средний возраст каждого вида, путем деления их сухой массы (без листьев) на возраст определяют средний прирост древесной массы и по числу экземпляров вычисляют ее прирост на 1 га (Ярмишко, 2002).

Обычно первичная продукция (как и фитомасса) нижних ярусов растительности определяется методом среднего растения с упрощениями на всех уровнях выборочного учета (Ярмишко и др., 2002).

2.2.7. Обработка модельных деревьев на пробной площади

Методика обработки модельных деревьев на пробной площади при определении первичной продукции древостоя существенно сложнее по сравнению с таковой при оценке только его наличной фитомассы (см. раздел 1.1.3). Наиболее просто, методом «расчехления» определяется первичная продукция древесины ствола, форма записи дана в прил. 3.

Из анализа методов определения надземной первичной продукции насаждений следует, что наиболее проблематична (и соответственно связана с наибольшими неопределенностями) оценка первичной продукции ветвей деревьев. Поэтому прежде чем оказывать предпочтение какому-то методу, необходимо выполнить сравнительный анализ тех из них, которые в той или иной степени биологически обоснованы и дают приемлемую точность при наименьших затратах.

Для сравнения выбраны четыре метода: I — метод А. И. Уткина (1975) с использованием формулы (29); II — метод Р. Уиттекера (Whittaker, 1962, 1965) с использованием формулы (34), III — белорусский метод (Русаленко, Петров, 1975) с использованием формулы (35) и IV — метод выборки одной модельной мутовки от каждой трети кроны (рис. 37в).

Последний метод принят с учетом предложений И.В. Каменецкой (1973), А.И. Уткина (1975), Р. Марклунда (Marklund, 1983) и С. Клэссона с соавторами (Claesson et al., 2001) как альтернатива довольно трудоемкому методу I.

Экспериментальный материал для сравнительного анализа был получен в островных борах Тургайского прогиба. Взвешена и переведена на абсолютно сухое состояние фитомасса скелета ветвей по каждой мутовке отдельно. Определения выполнены на 8—10 модельных деревьях, взятых по ступеням толщины в диапазоне их варьирования на каждой пробной площади. Всего в анализ включены 190 модельных деревьев, взятых на 22 пробных площадях в культурах сосны в возрасте от 9 до 50 лет и 105 деревьев на 12 пробных площадях, заложенных в естественных сосняках в возрасте от 20 до 110 лет.

По методу I согласно формуле (29) получали для каждой мутовки частное от деления ее массы без хвои на возраст мутовки и после суммирования полученных значений по всем мутовкам дерева получали для каждого значение годичного прироста.

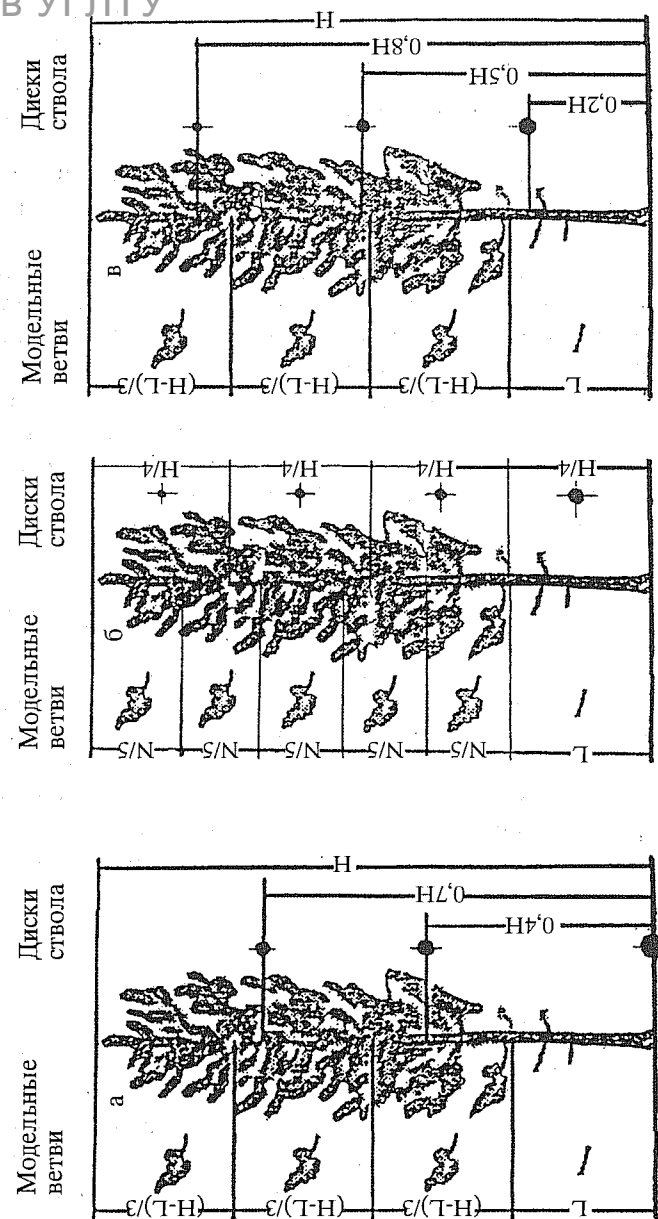


Рис. 37. Варианты отбора модельных ветвей кроны и дисков ствола: а — по С. Клэссону с соавторами (Claesson et al., 2001), б — по Р. Марклунду (Marklund, 1983), в — рекомендуемый авторами. Н — высота дерева; L — высота начала кроны; N — число мутовок или ветвей I порядка в кроне дерева

В соответствии с методом II по каждому дереву рассчитано уравнение (30), определена его аллометрическая константа (показатель степени при A_1) и после подстановки последней в формулу (34) получено значение годовичного прироста скелета ветвей для каждого дерева отдельно.

По методу III суммировали массу всех мутовок и делили ее на половину значения возраста кроны, увеличенного на 1 согласно формуле (35).

По методу IV массу скелета мутовки, взятой из середины каждой из трех секций, делили на ее возраст и умножали на количество мутовок в секции. После суммирования секционных значений получали годовичный прирост массы скелета ветвей.

Поскольку определяемое значение прироста массы ветвей зависит не только от метода, но главным образом от возраста, диаметра и высоты дерева, сравнивались по четырем вариантам не приросты совокупностей деревьев, а уравнения, объясняющие большую часть варьирования их прироста при включении в них трех вышеупомянутых определяющих прирост факторов:

$$\ln(\Delta p_b) = a_0 + a_1 \ln A + a_2 \ln D + a_3 \ln H + a_4 (\ln D)(\ln H), \quad (38)$$

где A , D и H — соответственно возраст дерева (лет), его диаметр на высоте груди (см) и высота дерева (м). Уравнение (38) объясняет 90—95 % изменчивости годовичного прироста ветвей. Сравнение уравнений вида (38) по упомянутым четырем вариантам выполнено посредством включения в (38) блоковых фиктивных переменных (X_1 , X_2 , X_3), определяющих принадлежность той или иной совокупности значений прироста к тому или иному методу: для I метода $X_1 = 0$, $X_2 = 1$, $X_3 = 0$; для II метода $X_1 = 0$, $X_2 = 0$, $X_3 = 0$; для III метода $X_1 = 1$, $X_2 = 0$, $X_3 = 0$; для IV метода $X_1 = 0$, $X_2 = 0$, $X_3 = 1$.

Тогда принятое к расчету уравнение имеет вид

$$\ln(\Delta p_b) = a_0 + a_1 \ln A + a_2 \ln D + a_3 \ln H + a_4 (\ln D)(\ln H) + a_5 X_1 + a_6 X_2 + a_7 X_3. \quad (39)$$

Оказалось, что II метод на статистически достоверном уровне ($t = 2,9 - 8,2 > 2,0$) завышает прирост по отношению к остальным трем на 12—34 %. Это завышение имело место как по модельным деревьям культур и естественных сосняков в отдельности, так и по

совмещенному массиву экспериментальных данных прироста, т. е. не было связано с происхождением древостоев.

В этой связи совершенно неожиданным выглядит результат В.Ф. Лебкова и Н.Ф. Каплиной (1999): определяя годовичную продукцию ветвей (10—100-летние сосняки I—II классов бонитета Московской области) как системы соподчиненных осей разного порядка, они установили, что относительный радиальный прирост междоузлий в первые 3 года не зависит от порядка оси, а в дальнейшем снижается тем быстрее, чем выше порядок ветвления. Полученное в итоге значение годовичной продукции ветвей вдвое превышает таковое, полученное по Р. Уиттекеру (Whittaker, 1962, 1965), а фракционный состав обобщенной первичной продукции для сосняков Европейской России определился следующим соотношением: стволы — 34, ветви — 25, хвоя — 25 и корни — 16 % (Лебков, Каплина, 1999).

Дальнейшему сравнительному анализу были подвергнуты I, III и IV методы с кодировкой соответственно $X_1 = 0$, $X_2 = 1$; $X_1 = 0$, $X_2 = 0$ и $X_1 = 1$, $X_2 = 0$, т. е. выяснялась достоверность отличия результатов, полученных по методам I и IV, относительно метода III. Оказалось, что метод IV на достоверном уровне ($t = 4,4 - 4,5 > 2,0$) занижает значения прироста по сравнению с методом III на 14—19 %, а между результатами, полученными по методам I и III, различия недостоверны ($t = 1,07 - 1,77 < 2,0$).

Таким образом, из трех сравниваемых методов наиболее трудоемкий I и наименее трудоемкий III дают одни и те же значения первичной продукции массы скелета ветвей. Поэтому *получение экспериментальных значений прироста скелета ветвей предпочтительно по наиболее простому и достаточно надежному методу III (белорусскому)*. С учетом этого составлена соответствующая форма записи данных при обработке модельных ветвей и крон деревьев и показана последовательность (алгоритм) записей данных и расчетов с целью получения значений фитомассы ветвей (прил. 4а и 4б) и расчета их прироста по формуле (35).

Порядок обработки модельных ветвей и крон деревьев и форма записи данных при *получении значений первичной продукции хвои* (см. прил. 4а и 4б) могут быть рекомендованы с учетом предложений И.В. Каменецкой (1973) и А.И. Уткина (1975) *со взятием одной модельной ветви от каждой трети кроны* (см. рис. 37).

В силу чрезвычайной неопределенности с методами оценки массы и первичной продукции корней ее алгоритмы могут быть подобраны в каждом конкретном случае исходя из цели исследования и возможностей ее реализации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, фитомасса и первичная продукция разных ее фракций и разных ярусов насаждений оценивается с различной степенью сложности и точности. Наиболее просты и доступны методы оценки биологической продукции стволов и листвы, наиболее сложны и проблематичны — методы оценки продукции ветвей и корней.

У каждого метода оценки продукции той или иной фракции фитомассы есть специфичные достоинства и недостатки, значимость которых каждый автор оценивает обычно субъективно. Поэтому представление о «лучшем методе» достаточно неопределенно, особенно в отношении оценки полной первичной продукции тонких корней с учетом их массооборота, поскольку неизвестны механизмы, контролирующие формирование и отмирание тонких корней (Santantonio, 1989). Остается неизвестной также суммарная ошибка 3-ступенчатого выборочного учета фитомассы и ее продукции.

Ж. Парде (Pardé, 1980) в качестве одной из главных неопределенностей при оценке первичной продукции стволов и ветвей выдвигает варьирование ширины годичного кольца во времени и по длине ствола или ветви. Следствие последнего — неопределенность с понятиями текущего и среднепериодического приростов. Хотя есть множество других неопределенностей, которые при разных методах и их модификациях могут перекрывать смещения, связанные с проблемой годичного кольца.

Алексеев В.А., Гортинский Г.Б., Карпов В.Г. Методы исследования // Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л.: Наука, 1973. С. 92—99.

Андреяшкина Н.И. Сравнительная оценка методов определения прироста гилоарктических кустарников и кустарничков // Геоботаника, экология и морфология растений на Урале. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1977. С. 28—32.

Андреяшкина Н.И., Горчаковский П.Л. Продуктивность кустарниковых, кустарничковых и травяных сообществ лесотундры и методика ее оценки // Экология. 1972. № 3. С. 5—12.

Ануфриев В.П. Природа и человек: возможно ли равновесие? // Урал. 2004. № 8. С. 88—90.

Аткин А.С. Масса корней сосны на гранитных интрузиях Казахского мелкосопочника // Вестн. с.-х. науки Казахстана. 1978. № 6. С. 82—86.

Аткин А.С. Фитомасса и обмен веществ в сосновых лесах. Красноярск: Ин-т леса и древесины, 1984. 135 с.

Биологическая продуктивность лесов Поволжья / Под ред. С.Э. Вомперского. М.: Наука, 1982. 282 с.

Борискина Е.М. Взаимодействие корневых систем дуба и сосны с почвой // Тр. Воронеж. гос. заповедника. 1959. Вып. 8. С. 255—263.

Будаев Х.Р. Рост и формирование корневой системы сосны в зависимости от типов лесорастительных условий песков // Ветровая эрозия почв и меры борьбы с ней. Улан-Удэ: Бурят. ин-т естеств. наук, 1971. С. 156—180 (Тр. Бурят. ин-та естеств. наук. Вып. 9).

Верзунов А.И. Рост лиственницы и устойчивость культурных фитосеносов с ее господством на полугидроморфных почвах лесостепи Северного Казахстана // Экология. 1980. № 2. С. 38—44.

Габделхаков А.К. Первичная продуктивность липняков Башкирского Предуралья // Лесоведение. 2001. № 3. С. 38—45.

Горбатенко В.М., Протопопов В.В. Оточности учета фитомассы крон и хвои сосновых древостоев // Лесн. хоз-во. 1971. № 4. С. 39—41.

Гортинский Г.Б., Карпов В.Г. Основные понятия и принципы определения первичной продукции // Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л.: Наука, 1973. С. 90—92.

Дальман Р. Корневая продукция и углеродный обмен в системе корни—почва в экосистеме высокозлаковых прерий // Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы (Международный симпозиум СССР). Л.: Наука, Ленинградское отд-ние, 1968. С. 42—53.

Дылис Н.В., Носова Л.М. Фитомасса лесных биогеоценозов Подмосковья. М.: Наука. 1977. 143 с.

Ефимович Е.А., Никитин К.Е. Выход пихтовой лапки в лесах Алтая Казахстана и производство пихтового масла // Тр. по лесн. опыт. делу (отчет). Семипалатинск: Казах. лесн. опыт. станция ВАСХНИЛ-ВНИЛА-МИ, 1934. 77 с.

Зинченко В.Ф. Исследование способов учета запасов и кормовой ценности фитомассы крон осинников и березняков Ленинградской области: Автореф. дис.... канд. с.-х. наук. Брянск: БТИ, 1986. 21 с.

Иванчиков А.А. Фитомасса сосняков Карелии и ее изменение с возрастом древостоев // Лесные растительные ресурсы Карелии. Петрозаводск: КФ АН СССР, 1974. С. 37—51.

Ильющенко А.Ф. Изменение листовой поверхности березовых древостоев в зависимости от возраста // Лесоведение. 1968. № 6. С. 65—67.

Итоги XI Всемирного лесного конгресса. М.: ВНИИЦлесресурс, 2000. 128 с.

Казимиров Н.И., Морозова Р.М. Биологический круговорот веществ в ельниках Карелии. Л.: Наука, 1973. 175 с.

Калинин М.И. Корневые системы деревьев и повышение продуктивности леса. Львов: Вища шк., 1975. 175 с.

Калинин М.И. Моделирование лесных насаждений: Биометрия и стереометрия. Львов: Вища шк., 1978. 206 с.

Калинин М.И. Формирование корневой системы деревьев. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 152 с.

Калінін М.І., Гузь М.М., Дебринюк Ю.М. Лісове коренезнавство: Підручник. Львів: ІЗМН, 1998. 336 с. (укр.).

Каменецкая И.В. Фитомасса и годичный прирост сосны (*Pinus sylvestris* L.) в тридцатилетних сосняках южной тайги // Формирование годичного кольца и накопление органической массы у деревьев. М.: Наука, 1970. С. 62—83.

Каменецкая И.В. Изменение массы и морфологии хвои разных возрастов в кронах сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) по годам в разных типах леса // Продуктивность и структура растительности молодых сосняков. М.: Наука, 1973. С. 63—86.

Каризуми Н. Определение биомассы корней в лесах путем отбора проб из почвенных блоков // Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы (Международный симпозиум СССР). Л.: Наука, Ленинградское отд-ние, 1968. С. 79—86.

Кобак К.И. Биотические компоненты углеродного цикла. Л.: Гидрометеониздат, 1988. 248 с.

Кобак К.И., Яценко-Хмелевский А.А., Кондрашова Н.И. Баланс углекислого газа в высоко- и малопродуктивных растительных сообществах // Проблемы атмосферного углекислого газа. Л., 1980. С. 252—264.

Колесников В. А. Корневая система плодовых и ягодных растений и методы ее изучения. М.: Сельхозиздат, 1962. 192 с.

Колесников В. А. Циклическая смена корней плодовых и ягодных растений // Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы (Международный симпозиум СССР). Л.: Наука, Ленинградское отделение, 1968. С. 103—107.

Колесников В. А. Методы изучения корневой системы древесных растений. М.: Лесная промышленность, 1972. 152 с.

Колосов И. И. Поглощительная деятельность корневых систем растений. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 388 с.

Кондратьев К. Я. Приоритеты глобальной климатологии // Изв. РГО. 2004. Т. 136. Вып. 2. С. 1—25.

Кондратьев К. Я. и др. Баланс углерода в мире и в России / Кондратьев К. Я., Лосев К. С., Ананичева М. Д., Чеснокова И. В. // Изв. РАН. Сер. географ. 2002. № 4. С. 7—17.

Кофман Г. Б. Рост и форма деревьев. Новосибирск: Наука, 1986. 211 с.

Крепкий И. С. Корневые системы сосны в лесных культурах бора Аман-Карагай Кустанайской области // Лесные экосистемы в условиях континентального климата. Красноярск: Изд-во Красноярского ун-та, 1987. С. 105—110.

Курбанов Э. А. Бюджет углерода сосновых экосистем Волго-Вятского района. Йошкар-Ола: МарГТУ, 2002. 290 с.

Курсанов А. Л. Усвоение растениями углекислоты через корневую систему // Тр. Ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева. 1955. Т. 10. С. 150—155.

Лакнда П. И. Фитомасса лесов Украины. Тернополь: НАУ Украины, 2002. 254 с. (укр.).

Лахтанова Л. И. Сезонный рост физиологически активных корней у сосны и люпина // Лесоведение и лесн. хоз-во. Вып. 4. Минск, 1971. С. 43—47.

Лебков В. Ф., Каплина Н. Ф. Оценка годичного прироста фитомассы и углерода в сосняках европейской части России // Б. П. Колесников — выдающийся отечественный лесовед и эколог. К 90-летию со дня рождения: Тез. докл. научн. конф. 7—8 дек. 1999 г. Екатеринбург: УрГУ, 1999. С. 62.

Лобанов Н. В. Микотрофность древесных растений. М.: Лесн. промышленность, 1971. 216 с.

Макаренко А. А. Срастание корневых систем сосны в сухих борах Северного Казахстана // Агробиология. 1962. № 6. С. 623—624.

Макаренко А. А., Маленко А. А. Структура фитомассы молодых сосны ленточных боров Казахстана // Вестн. с.-х. науки Казахстана. 1984. № 6. С. 79—82.

Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы (Международный симпозиум СССР). Л.: Наука, Ленинградское отделение, 1968. 240 с.

Молчанов А. А. Изменение биологических, экологических и гидрологических факторов в различных типах дубового леса // Сообщ. Ин-та леса АН СССР. Вып. 2. 1954. С. 107—157.

Молчанов А. А. Продуктивность органической массы в лесах различных зон. М.: Наука, 1971. 275 с.

Молчанов А. А., Смирнов В. В. Методика изучения прироста древесных растений. М.: Наука, 1967. 100 с.

Овингтон Дж. Д., Маррей Г. Сезонная периодичность роста корневой системы березы // Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы (Международный симпозиум СССР). Л.: Наука, Ленинградское отделение, 1968. С. 135—143.

Орлов А. Я. К методике количественного определения сосущих корней древесных пород в почве // Бюл. МОИП. Отд. биологии. Т. LX. Вып. 3. 1955. С. 93—102.

Орлов А. Я. Наблюдения над сосущими корнями ели (*Picea excelsa* Link) в естественных условиях // Бот. журн. 1957. Т. 42. № 8. С. 1172—1181.

Орлов А. Я. Метод определения массы корней деревьев в лесу и возможности учета годичного прироста органической массы в толще лесной почвы // Лесоведение. 1967. № 1. С. 64—70.

Орлов М. М. Лесная вспомогательная книжка для таксации и технических расчетов. М.: Гостехиздат, 1928. 760 с.

Поздняков Л. К., Протопопов В. В., Горбатенко В. М. Биологическая продуктивность лесов Средней Сибири и Якутии. Красноярск: Кн. изд-во, 1969. 120 с.

Поликарпов Н. П. Формирование сосновых молодняков на концентрированных вырубках. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 171 с.

Программа и методика биогеоэкологических исследований / Под ред. Н. В. Дылиса. М.: Наука, 1974. 403 с.

Программа-минимум по определению первичной биологической продуктивности наземных растительных сообществ (проект) // Растит. ресурсы. 1967. Т. 3. Вып. 4. С. 612—620.

Прохоров Ю. А., Горчаковский П. Л. Прирост фитомассы сосняков // Вестн. с.-х. науки Казахстана. 1986. № 4. С. 70—72.

Рахтеенко И. Н. Рост и взаимодействие корневых систем древесных растений. Минск: Изд-во АН БССР, 1963. 254 с.

Рахтеенко И. Н., Якушев Б. И. Комплексный метод исследования корневых систем растений // Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы (Международный симпозиум СССР). Л.: Наука, Ленинградское отделение, 1968. С. 174—178.

Ричардсон С.Д. Изучение развития корней в контролируемой среде // Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы (Международный симпозиум СССР). Л.: Наука, Ленинградское отделение, 1968. С. 178—186.

Родин Л.Е., Ремезов Н.П., Базилевич Н.И. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л.: Наука, 1968. 143 с.

Русаленко А.И., Петров Е.Г. Определение прироста фитомассы в сосновых насаждениях // Текущий прирост древостоев: Матер. науч. конф. Минск: Изд-во «Ураджай», 1975. С. 139—140.

Савельева Л.С. Срастание корневых систем древесных пород. М.: Лесн. пром-сть, 1969. 72 с.

Самойлова Е.М. Изучение корневых систем древесных пород на песчаных почвах // Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы (Международный симпозиум СССР). Л.: Наука, Ленинградское отделение, 1968. С. 200—206.

Семечкина М.Г. Структура фитомассы сосняков. Новосибирск: Наука, 1978. 165 с.

Слемнев Н.Н. Прирост фитомассы и фотосинтез хвои в сосновых древостоях различных полнот и типов леса: Автореф. дис.... канд. биол. наук. Л., 1969. 20 с.

Смирнов В.В. Органическая масса в некоторых лесных фитоценозах европейской части СССР. М.: Наука, 1971а. 362 с.

Смирнов В.В. Первичная биологическая продуктивность еловых и производных от них фитоценозов европейской части СССР: Автореф. дис.... д-ра биол. наук. Минск: Ин-т эксперим. ботаники, 1971б. 45 с.

Столбовой В.С. и др. Опыт агрегированной оценки основных показателей биопродукционного процесса и углеродного бюджета наземных экосистем России. 3: Биогеохимические потоки углерода / Столбовой В.С., Нильсон С., Швиденко А.З., МакКаллум И. // Экология. 2004. № 3. С. 179—184.

Тимирязев К.А. Жизнь растения: десять общедоступных лекций. М.: Сельхозиздат, 1949. 334 с.

Тимофеев-Ресовский Н.В. Биосфера и человечество // Науч. тр. Обнинского отделения Географ. общ-ва СССР. Т. 1. Ч. 1. Обнинск, 1968. С. 3—12.

Усольцев В.А. Применение регрессионного анализа при исследовании возрастной динамики фитомассы березы и осины // Лесоведение. 1976. № 1. С. 35—39.

Усольцев В.А. Моделирование структуры и динамики фитомассы древостоев. Красноярск: Изд-во Красноярск. ун-та, 1985. 191 с.

Усольцев В.А. Рост и структура фитомассы древостоев. Новосибирск: Наука, 1988. 253 с.

Усольцев В.А. Формирование банков данных о фитомассе лесов. Екатеринбург: УрО РАН, 1998. 541 с.

Усольцев В.А. Фитомасса лесов Северной Евразии: нормативы и элементы географии. Екатеринбург: УрО РАН, 2002а. 762 с.

Усольцев В.А. Регрессия в пассивном эксперименте: от Налимова — к Нагимову // Лесной комплекс: состояние и перспективы развития. Вып. 3. Брянск: БГИТА, 2002б. С. 50—54.

Усольцев В.А. и др. Фитомасса древесного яруса по высотному градиенту Конжаковского Камня / Усольцев В.А., Крапивина О.А., Максимов С.В., Власенко В.Э. // Леса Урала и хозяй-во в них. Вып. 24. Екатеринбург: УГПТУ, 2004. С. 144—147.

Усольцев В.А. и др. Фитомасса еловых культур на Среднем Урале / Усольцев В.А., Терехов Г.Г., Бирюкова А.М., Марковский В.И., Крапивина О.А. // Экология: Наука, образование, воспитание. Вып. 3. Брянск: БГИТА, 2002. С. 48—51.

Усольцев В.А. и др. Таблицы фитомассы кроны для одновозрастных ельников Швейцарии / Усольцев В.А., Хоффман К.В., Нагимов З.Я., Мельникова И.В. // Леса Урала и хозяй-во в них. Екатеринбург: УГПТУ, 1995. С. 181—197.

Усольцев В.А., Крепкий И.С. Закономерности соотношений надземной и подземной фитомассы в сосняках Кустанайской области // Вестн. с.-х. науки Казахстана. 1984. № 3. С. 73—79.

Усольцев В.А., Крепкий И.С. Соотношения надземных и подземных фракций фитомассы у сосны Аман-Карагайского бора // Лесовосстановление в Казахстане. Алма-Ата: Кайнар, 1986. С. 191—199.

Усольцев В.А., Крепкий И.С. Распределение массы ветвей и корней сосны по их толщинам: моделирование и составление таблиц // Лесная таксация и лесоустройство. Красноярск: СибТИ, 1990. С. 50—59.

Усольцев В.А., Крепкий И.С. Регрессионный анализ вертикально-фракционного распределения массы корней в сосняках Аман-Карагайского бора // Экология. 1994. № 2. С. 21—33.

Усольцев В.А., Нагимов З.Я. Методы таксации фитомассы деревьев. Свердловск: УЛТИ, 1988. 43 с.

Уткин А.И. Исследования по первичной биологической продуктивности лесов в СССР // Лесоведение. 1970. № 3. С. 58—89.

Уткин А.И. Биологическая продуктивность лесов: Методы изучения и результаты // Лесоведение и лесоводство: итоги науки и техники. М.: ВИНТИ, 1975. Т. 1. С. 9—189.

Уткин А.И. Методика исследований первичной биологической продуктивности лесов // Биологическая продуктивность лесов Поволжья. М.: Наука, 1982. С. 59—72.

Уткин А.И., Дылис Н.В. Изучение вертикального распределения фитомассы в лесных биогеоценозах // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1966. Т. 71. № 6. С. 79—91.

Уткин А.И., Ермолова Л.С. Биологическая продуктивность культур сосны обыкновенной в Ульяновском Заволжье // Лесоведение. 1979. № 3. С. 3—15.

Чмыр А.Ф. Лесные культуры. Методические указания по исследованию корневых систем древесных пород. Л.: ЛПТА, 1984. 40 с.

Шалыт М.С. Методика изучения морфологии и экологии подземной части отдельных растений и растительных сообществ // Полевая геоботаника. Т. 2. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 369—489.

Шалыт М.С. Животенко Л.Ф. Надземная и подземная части некоторых травянистых и полукустарничковых фитоценозов Крымской яйлы и методика их количественного учета // Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы (Международный симпозиум СССР). Л.: Наука, Ленинградское отд-ние, 1968. С. 245—250.

Швиденко А.З. Современные проблемы российской лесной таксации: методология и моделирование // Лесная таксация и лесоустройство. 2002. № 1 (31). С. 41—51.

Штибе У.Л. Количественные показатели элементов крон ели в спелых ельниках-кисличниках Латвийской ССР: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Елгава: ЛатСХА, 1967. 23 с.

Яблоков А.С. Культура лиственницы и уход за насаждениями. М.: Гослесбумиздат, 1934. 128 с.

Якушев Б.И. Электрометрический способ оценки массы подземных органов растений // Докл. АН БССР. 1972. Т. 16. № 9. С. 848—850.

Якушев Б.И. Исследование растений и почв: эколого-физиологические методы. Минск: Наука и техника, 1988. 71 с.

Ярмишко В.Т. Методы изучения биологической продуктивности древесного яруса, полога подроста и подлеска // Методы изучения лесных сообществ. С.-Пб.: НИИХимии СПбГУ, 2002. С. 76—88.

Ярмишко В.Т. и др. Методы изучения биологической продуктивности нижних ярусов лесных сообществ / Ярмишко В.Т., Андреева Е.Н., Мазная Е.А., Ярмишко М.А. // Методы изучения лесных сообществ. СПб.: НИИХимии С.-ПбГУ, 2002. С. 89—95.

Aber J.D. et al. Fine root turnover in forest ecosystems in relation to quantity and form of nitrogen availability: a comparison of two methods / Aber J.D., Melillo J.M., McLaugherty C.A., Pastor J. // Oecologia. 1985. Vol. 66. P. 317—321.

Aldred A.H., Alemdag I.S. Guidelines for forest biomass inventory. Information Report PI-X-77. Petawawa National Forestry Institute, Canadian Forestry Service, 1988. 133 p.

Ayphassorno H., Mauranges P. Premières estimations de la production de la biomasse à partir de plantations forestières en Guyane // Mesures des biomasses et des accroissements forestiers. INRA, 1983. P. 67—76 (Les Colloques de l'INRA, no. 19).

Barney R.J., Van Cleve K., Schlentner R. Biomass distribution and crown characteristics in two Alaskan *Picea mariana* ecosystems // Can. J. For. Res. 1978. Vol. 8. P. 36—41.

Barnsley M. Fractals everywhere. Boston: Academic Press Inc., 1988. 396 p.

Baskerville G.L. Dry-matter production in immature balsam fir stands // Forest Sci. Monograph. 1965. No. 9. P. 1—42.

Beauchamp J.J., Olson J.S. Corrections for bias in regression estimates after logarithmic transformation // Ecology. 1973. Vol. 54, No. 6. P. 1403—1407.

Benčat T. Black locust biomass production in Southern Slovakia. Bratislava: VEDA, 1989. 191 p.

Berntson G.M., Wayne P.M., Bazzaz F.A. Below-ground architectural and mycorrhizal responses to elevated CO₂ in *Betula alleghaniensis* populations // Functional Ecology. 1997. Vol. 11. No. 6. P. 684—695.

Böhm W. Methods of studying root systems. Berlin, Heidelberg, New York: Springer Verlag, 1979. 188 p.

Bolstad P.V., Vose J.M., McNulty S.G. Forest productivity, leaf area and terrain in Southern Appalachian deciduous forests // Forest Sci. 2001. Vol. 47. No. 3. P. 419—427.

Bonnor G.M. Inventory of forest biomass in Canada. Canad. Forest Serv.: Petawawa Nat. Forestry Institute, 1985. 63 p.

Brown J.K. Weight and density of crowns of Rocky Mountain conifers // USDA Forest Serv., Res. Paper INT-197, 1978. 56 p.

Burrows W.H. et al. Allometric relationships and community biomass estimates for some dominant eucalypts in Central Queensland woodlands / Burrows W.H., Hoffmann M.B., Compton J.F., Back P.V., Tait L.J. // Australian J. Botany. 2000. Vol. 48. P. 707—714.

Canadell J., Riba M., Andrés P. Biomass equations for *Quercus ilex* L. in the Montseny Massiv, Northeastern Spain // Forestry. 1988. Vol. 61. No. 2. P. 137—147.

Cañellas I., San Miguel A. Biomass of root and shoot systems of *Quercus coccifera* shrublands in Eastern Spain // Ann. For. Sci. (INRA). 2000. Vol. 57. P. 803—810.

Cannell M.G.R. Physiological basis of wood production: a review // Scand. J. For. Res. 1989. Vol. 4. No. 4. P. 459—490.

Cantiani M. Tavola di produttività della biomassa arborea // Ricerche Sperimentale di Dendrometria e di Auxometria. Fascicolo V. Prime indagini sulla biomassa dell' abete bianco. Istituto di Assestamento Forestale, Facoltà di Agraria, Università degli studi di Firenze, Florence. 1974. P. 41—57.

Cerný M. Biomass of *Picea abies* (L.) Karst. in midwestern Bohemia // Scand. J. For. Res. 1990. Vol. 5. P. 83—95.

Chloupek O. The relationship between electric capacitance and some other parameters of plant roots // *Biologia Plantarum* (Praha). 1972. Vol. 14. No. 3. P. 227—230.

Chloupek O. Die Bewertung des Wurzelsystems von Senfpflanzen auf Grund der dielektrischen Eigenschaften und mit Rücksicht auf den Endertrag // *Biologia Plantarum* (Praha). 1976. Vol. 18. No. 1. P. 44—49.

Chloupek O. Evaluation of the size of a plant's root system using its electrical capacitance // *Plant and Soil*. 1977. Vol. 48. No. 2. P. 525—532.

Claesson S., Sahlén K., Lundmark T. Functions for biomass estimation of *Pinus sylvestris*, *Picea abies* and *Betula* spp. from stands in Northern Sweden with high stand densities // *Scand. J. For. Res.* 2001. Vol. 16. P. 138—146.

Clark A.III, Taras M.A. Biomass of shortleaf pine in a natural saw-timber stand in Northern Mississippi // *USDA Forest Serv., Res. Paper SE-146*, 1976. 32 p.

Crick J.C., Grime J.P. Morphological plasticity and mineral nutrient capture in two herbaceous species of contrasted ecology // *New Phytol.* 1987. Vol. 107. P. 403—414.

Dash G.C. et al. Biomass equations for *Casuarina equisetifolia* / Dash G.C., Rout M.C., Sahoo A., Das P. // *Indian J. of Forestry*. 1991. Vol. 114. No. 1. P. 28—32.

Deans J.D. Fluctuations of the soil environments and fine root growth in a young Sitka spruce plantation // *Plant and Soil*. 1979. Vol. 52. P. 195—208.

Deans J.D. Dynamics of coarse root production in a young plantation of *Picea sitchensis* // *Forestry*. 1981. Vol. 54. No. 2. P. 139—155.

Deevey E.S. The human population // *Scientific American*. 1960. P. 1—9.

Du Hamel Du Monceau H. Naturgeschichte der Bäume. Teil I und II. Nürnberg: Winterschmidt, 1764—1765.

Ehrenfeld J.G., Kaldor E., Parmelee R.W. Vertical distribution of roots along a soil toposequence in the New Jersey Pineland // *Can. J. For. Res.* 1992. Vol. 22. P. 1929—1936.

Eissenstat D.M., Van Rees K.C.J. The growth and function of pine roots // *Ecol. Bull.* 1994. Vol. 43. P. 76—91.

Elowson S., Rytter L. Biomass distribution within willow plants growing on a peat bog // Perttu K. (ed.). *Ecology and Management of Forest Biomass Production Systems*. Dept. Ecol. & Environ. Res., Swed. Univ. Agric. Sci., Rep. 15. 1984. P. 325—334.

Espinosa Bancalari M.A., Perry D.A. Distribution and increment of biomass in adjacent young Douglas-fir stands with different early growth rates // *Can. J. For. Res.* 1987. Vol. 17. P. 722—730.

Ewers F. W., Schmid R. Longevity of needle fascicles of *Pinus longaeva* (bristlecone pine) and other North American pines // *Oecologia*. 1981. Vol. 51. P. 107—115.

Fairley R.I., Alexander I.J. Methods of calculating fine root production in forests // *Ecological interactions in soil* (A. Fitter, ed.). Special Publication No. 4. British Ecol. Society, 1985. P. 37—42.

Fiedler F. Die Dendromasse eines hiebsreifen Fichtenbestandes // *Beitr. Forstwirtschaft*. 1986. H. 20. No. 4. S. 171—180.

Fogel R. Root turnover and productivity of coniferous forests // *Plant and Soil*. 1983. Vol. 71. P. 75—85.

Ford E.D., Deans J.D. Growth of a Sitka spruce plantation: spatial distribution and seasonal fluctuations of length, weights and carbohydrate concentrations of fine roots // *Plant and Soil*. 1977. Vol. 47. No. 2. P. 463—485.

Forrest W.G. The estimation of oven dry weight // *Austr. For. Res.* 1968. Vol. 3. P. 41—46.

Forward D.F., Nolan N.J. Growth and morphogenesis in the Canadian forest species. IV. Radial growth in branches and main axis of *Pinus resinosa*. Ait under conditions of open growth, suppression and release // *Can. J. Botany*. 1961. Vol. 39. P. 385—409.

Fowler A., Low K., Stone J. Earth observation for sustainable development: Using space-based technology for monitoring Canada's forests // *Information Forestry*. April 2002. Canadian Forest Service. Pacific Forestry Centre. Victoria; British Columbia. P. 6—7.

Frivold L.H., Borchgrevink I. Biomass yield of silver birch (*Betula verrucosa* Ehrh.) in a 6 years old trial plantation at Ås, Norway // *Meldinger fra Norges Landbrukshøgskole*. 1981. Vol. 60. No. 12. P. 1—17.

Fujimori T. Primary productivity of a young *Tsuga heterophylla* stand and some speculations about biomass of forest communities on the Oregon coast // *USDA Forest Serv., Research Paper PNW-123*. 1971. 11 p.

Gholz H.L. Environmental limits on aboveground net primary production, leaf area and biomass in vegetation zones of the Pacific Northwest // *Ecology*. 1982. Vol. 63. No. 2. P. 469—481.

Gholz H.L., Hendry L.C., Cropper W.P.J. Organic matter dynamics of fine roots in plantations of slash pine (*Pinus elliotii*) in north Florida // *Can. J. For. Res.* 1986. Vol. 16. P. 529—538.

Gill R.A., Jackson R.B. Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems // *New Phytol.* 2000. Vol. 147. P. 13—31.

Global BIOME Program. U.S. Corvallis: Environmental Agency, 1991. 8 p.

Gower S.T. et al. Allometric relations of deciduous (*Larix occidentalis*) and evergreen conifers (*Pinus contorta* and *Pseudotsuga menziesii*) of the Cascade Mountains in central Washington / Gower S.T., Grier C.C., Vogt D.D., Vogt K.A. // *Can. J. For. Res.* 1987. Vol. 17. P. 630—634.

Gower S.T. et al. Carbon distribution and aboveground net primary production in aspen, jack pine and black spruce stands in Saskatchewan and Manitoba, Canada / Gower S.T., Vogel J.G., Norman J.M., Kucharik C.J., Steele S.J., Stow T.K. // *J. Geophys. Res.* 1997. Vol. 102. No. D24. P. 29—41.

Grier C.C. et al. Biomass distribution and above- and belowground production in young and mature *Abies amabilis* zone ecosystems of the Washington Cascades / Grier C.C., Vogt K.A., Keyes M.R., Edmonds R.L. // Can. J. For. Res. 1981. Vol. 11. No. 1. P. 155–167.

Haland B., Brække F.H. Distribution of root biomass in a low-shrub pine bog // Scand. J. For. Res. 1989. Vol. 4. P. 307–316.

Harris W.F., Goldstein R.A., Henderson G.S. Analysis of forest biomass pools, annual primary production and turnover of biomass for a mixed deciduous forest watershed // Young H.E. (ed.) IUFRO biomass studies. Orono, 1973. P. 41–64.

Harris W.F., Kinerson R.S., Edwards N.T. Comparison of belowground biomass of natural deciduous forests and loblolly pine plantations // Pedobiologia. 1977. Vol. 17. P. 369–381.

Head G.C. Methods for the study of production in root systems // Methods of study in soil ecology. Philipson J. (ed.). Proc. Paris Symp. UNESCO. 1970. P. 151–157.

Hellrigl B. Relazioni e tavole della biomassa arborea // Ricerche Sperimentale di Dendrometria e di Auxometria. Fascicolo V. Prime indagini sulla biomassa dell'abete bianco. Istituto di Assestamento Forestale, Facoltà di Agraria, Università degli studi di Firenze, Florence. 1974. P. 1–40.

Helmisaari H.-S., Makkonen K., Kellomäki S. et al. Below- and aboveground biomass, production and nitrogen use in Scots pine stands in eastern Finland // Forest Ecol. Manage. 2002. Vol. 165. P. 317–326.

Hendrickson A.H., Veihmeyer F.J. Influence of dry soil on root extension // Plant Physiol. 1931. Vol. 6. P. 567–576.

Hermann R.K. Growth and production of tree roots: a review // The belowground ecosystem: A synthesis of plant-associated processes. Marshall J.K. (ed.). Fort Collins; Range science department. Sci. Ser. 26. Colorado State Univ. 1977. P. 7–28.

Hirai S. Studies on the weight-growth of forest trees. 1. *Larix leptolepis* Grodon of Fuji University Forest // Bull. Tokyo Univ. For. 1947. Vol. 35. P. 91–105.

Huxley J. Problems of relative growth. London: Methuen and Co., 1932. 296p.

Jackson R.B., Mooney H.A., Schulze E.D. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents // Proc. National Acad. Sci. USA. 1997. Vol. 94. P. 7362–7366.

Janssens I.A. et al. The carbon cost of fine root turnover in a Scots pine forest / Janssens I.A., Sampson D.A., Curiel-Yuste J., Carrara A., Ceulemans R. // Forest Ecol. Manage. 2002. Vol. 168. P. 231–240.

Jenik J. Root structure and underground biomass in equatorial forests // Duvigneaud P. (ed.). Productivity of forest ecosystems: Proceedings of the

Brussels symposium organized by UNESCO and the International Biological Programme, 27–31 October 1969. Paris, 1971. P. 323–331.

Kawahara T., Kanazawa Y., Sakurai S. Biomass and net production of man-made forests in the Philippines // J. Jap. For. Soc. 1981. Vol. 63. P. 320–327.

Ker M.F., Raalte G.D. Tree biomass equations for *Abies balsamea* and *Picea glauca* in northwestern New Brunswick // Can. J. For. Res. 1981. Vol. 11. No. 1. P. 13–17.

Keyes M.R., Grier C.C. Above- and belowground net production in 40-year-old Douglas-fir stands on low and high productivity sites // Can. J. For. Res. 1981. Vol. 11. P. 599–605.

Kimura M., Mototani I., Hogetsu K. Ecological and physiological studies on the vegetation of Mt. Shimagare. VI. Growth and dry matter production of young *Abies* stand // The Botanical Mag. Tokyo. 1968. Vol. 81. P. 287–296.

Kira T. et al. Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand. 4. Dry matter production with special reference to the Khao Chang rain forest / Kira T., Ogawa H., Yoda K., Ogino K. // Nature and Life in Southeast Asia. 1967. Vol. 5. P. 149–174.

Köstler J.N., Brückner E., Bibelriether H. Die Wurzeln der Waldbäume: Untersuchungen zur Morphologie der Waldbäume in Mitteleuropa. Hamburg und Berlin: Verlag Paul Parey. 1968. 284 p.

Kräuchi N. Climate change and forest ecosystems — an overview // Schläpfer R. (ed.). Long-term implication of climate change and air pollution on forest ecosystems. Progress report of the IUFRO Task Force «Forest, Climate and Air Pollution». Vienna, IUFRO; Birmensdorf, WSL. 1993. P. 53–76 (IUFRO World Series. Vol. 4).

Kurz W.A., Beukema S.J., Apps M.J. Estimation of biomass and dynamics for the carbon budget model of the Canadian forest sector // Can. J. Forest Res. 1996. Vol. 26. P. 1973–1979.

Kurz W.A., Kimmins J.P. Analysis of some sources of error in methods used to determine fine root production in forest ecosystems: a simulation approach // Can. J. For. Res. 1987. Vol. 17. P. 909–912.

Lauenroth W.K. et al. Reply to Vogt et al. / Lauenroth W.K., Hunt H.W., Swift D.M., Singh J.S. // Ecology. 1986. Vol. 67. P. 580–582.

Le Goff N., Ottorini J.-M. Root biomass and biomass increment in a beech (*Fagus sylvatica* L.) stand in North-East France // Ann. For. Sci. (INRA). 2001. Vol. 58. P. 1–13.

Leshem B. The annual activity of intermediary roots of the Aleppo pine // Forest Sci. 1965. Vol. 11. P. 291–298.

López B., Gracia C., Sabaté S. Fine root dynamics in a Mediterranean forest: effect of drought and stem density. Barcelona: CREAM, 1997. 10 p.

Lund Z.F., Pearson R.W., Buchanan G.A. An implanted soil mass technique to study herbicide effects on root growth // Weed Sci. 1970. Vol. 18. P. 279–281.

Madgwick H.A.I. Mensuration of forest biomass // Oslo Biomass Studies. Orono: Univ. Maine, 1976. P. 13–27.

Madgwick H.A.I. Estimating the above-ground weight of forest plots using the basal area ratio method // N. Z. J. Forest Sci. 1982. Vol. 11. No. 3. P. 278–286.

Makkonen K., Helmisaari H.-S. Assessing fine-root biomass and production in a Scots pine stand — comparison of soil core and root in-growth core methods // Plant and Soil. 1999. Vol. 210. P. 43–50.

Mandelbrot B.B. The fractal geometry of nature. New York: W.N. Freeman, 1983. 468 p.

Marklund L.G. Collecting data for biomass equation development: some methodological aspects // Mesures des biomasses et des accroissements forestiers. INRA, 1983. P. 37–43 (Les Colloques de l'INRA, no. 19).

Marshall J.D., Waring R.H. Predicting fine root production and turnover by monitoring root starch and soil temperature // Can. J. For. Res. 1985. Vol. 15. P. 791–800.

McClaugherty C.A., Aber J.D., Melillo J.M. The role of fine roots in the organic matter and nitrogen budgets of two forested ecosystems // Ecology. 1982. Vol. 63. P. 1481–1490.

McKenzie N. et al. Sampling, measurement and analytical protocols for carbon estimation in soil, litter and coarse woody debris / McKenzie N., Ryan P., Fogarty P., Wood J. National Carbon Accounting System. Technical report No. 14. Canberra: Australian Greenhouse office, 2001. 61 p.

Mohren G.M.J. Long-term effects of climate change on European forests: impact assessment and consequences for carbon budgets. Wageningen: IBN-DLO, 1998. 4 p.

Moir W.H., Batchelard E.P. Distribution of fine roots in three *Pinus radiata* plantations near Canberra, Australia // Ecology. 1969. Vol. 50. P. 658–662.

Mollicone D. et al. A model-based approach for the estimation of carbon sinks in European forests / Mollicone D., Matteucci G., Köble R., Masci A., Chiesi M., Smits P.C. // Valentini R. (ed.). Fluxes in carbon, water and energy of European forests. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 2003. P. 179–206 (Ecological Studies. Vol. 163).

Morén A.-S. et al. Branch transpiration of pine and spruce scaled to tree and canopy using needle biomass distribution / Morén A.-S., Lindroth A., Flower-Ellis J., Cienciala E., Mölder M. // Trees. 2000. Vol. 14. P. 384–397.

Müller D. Kreislauf des Kohlenstoffs // Handbuch der Pflanzenphysiologie. Berlin; Göttingen; Heidelberg: Springer Verlag, 1960. Bd. 12. No. 2. S. 934–948.

Müller K.H., Wagner S. Fine root dynamics in gaps of Norway spruce stands in the German Ore Mountains // Forestry. 2003. Vol. 76. No. 2. P. 149–158.

Mund M. et al. Growth and carbon stocks of a spruce forest chronosequence in central Europe / Mund M., Kummert E., Hein M., Bauer G.A., Schulze E.-D. // Forest Ecology and Management. 2002. Vol. 171. P. 275–296.

Nadelhoffer K.J., Aber J.D., Melillo J.M. Fine roots, net primary production and soil nitrogen availability: a new hypothesis // Ecology. 1985. Vol. 66. No. 4. P. 1377–1390.

Newbould P.J. Methods for estimating the primary production of forests. Oxford-Edinburg: Blackwell Sci. Publ., 1967. 67 p.

Newbould P.J. Methods of estimating root production // Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level. Eckart R.E. (ed.). Proc. Copenhagen Symp. UNESCO. 1968. P. 187–190.

Newbould P.J. Methods for estimating the primary production of forests. Oxford-Edinburg: Blackwell Sci. Publ., 1970. 62 p. (IBP Handbook, No. 2).

Nihlgård B. Plant biomass, primary production and distribution of chemical elements in a beech and planted spruce forest in South Sweden // Oikos. 1972. Vol. 23. No. 1. P. 69–81.

Ogawa H. Principles and methods of estimating primary production in forests // Primary productivity in Japanese forests (T. Shidei and T. Kira, eds.). JIBP Synthesis: Univ. Tokyo Press. 1977. Vol. 16. P. 29–37.

Ogawa H., Kira T. Methods of estimating forest biomass // Primary productivity of Japanese forests (T. Shidei and T. Kira, eds.). JIBP Synthesis: Univ. Tokyo Press. 1977. Vol. 16. P. 15–25.

Ohmann L.F., Grigal D.F., Brander R.B. Biomass estimation for five shrubs from northeastern Minnesota // USDA Forest Serv., North Central Forest Exper. Station, Res. Paper NC-133, 1976. 11 p.

Ovington J.D. The form, weights and productivity of tree species grown in close stands // New Phytologist. 1956. Vol. 55. P. 289–304.

Ovington J.D., Forrest W.G., Armstrong J.S. Tree biomass estimation // Symposium on primary productivity and mineral cycling in natural ecosystems. University of Maine, 1967. P. 4–31.

Papp B.L. Phytomass and production of trees // Jakucs P. (ed.). Ecology of an oak forest in Hungary. Results of «Sikfokut Project» 1. Budapest: Akadémiai Kiado, 1985. P. 151–168.

Pardé J. Forest biomass // Forestry Abstracts. 1980. Vol. 41. No. 8. P. 343–362.

Paré D., Bergeron Y. Above-ground biomass accumulation along a 230-year chronosequence in the southern portion of the Canadian boreal forest // J. of Ecology. 1995. Vol. 83. P. 1001–1007.

Peitgen H.-O., Saupe D. The science of fractal images. New York: Springer-Verlag, 1988. 312 p.

Penner M. Canada's biomass inventory: deriving biomass from volume. Petawawa Nat. Forestry Institute. IBFRA paper, 1997. 9 p.

Pereira J.S., Linder S., Araujo M.C. et al. Optimization of biomass production in *Eucalyptus globulus* plantations: A case study // Biomass production by fast-growing trees. Dordrecht; Boston; London: Kluwer Acad. Publ., 1989. P. 101–121.

Persson H.Å. Root dynamics in a young Scots pine stand in Central Sweden // Oikos. 1978. Vol. 30. P. 508–519.

Persson H.Å. Fine root production, mortality and decomposition in forest ecosystems // Vegetatio. 1979. Vol. 41. No. 2. P. 101–109.

Persson H.Å. The distribution and productivity of fine roots in boreal forests // Plant and Soil. 1983. Vol. 71. P. 87–101.

Resa F. Über die Periode der Wurzelbildung. Acad. Diss. Bonn, 1877. 39 p.

Reuter D.J. et al. Guidelines for collecting, handling and analysing plant materials / Reuter D.J., Robinson J.B., Peverill K.I., Price G.H., Lambert M.J. // Plant analysis: An interpretation manual. Reuter D.J., Robinson J.B. (eds.). Collingwood: CSIRO Publishing, 1997. P. 53–70.

Reynolds E. R. C. Tree rootlets and their distribution // The development and function of roots. Torrey J.G., Clarkson D.T. (eds.). London: Academic Press, 1975. P. 163–177.

Russel S.R. Plant root systems: their function and interaction with the soil. London: McGraw-Hill Comp. 1977. 298 p.

Sachs J. Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln // Arb. Bot. Inst. Würzburg. 1873. Bd. 3. S. 395–477, 584–634.

Safford L.O., Bell S. Biomass of fine roots in a white spruce plantation // Can. J. For. Res. 1972. Vol. 2. P. 169–172.

Santantonio D. Seasonal dynamics of fine roots in mature stands of Douglas fir of different water regimes: a preliminary report. // Proceedings of the IUFRO symposium «Root physiology and symbiosis». Nancy, 11–15 September, 1978. (A. Riedacker and J. Gagnaire-Michard, eds.). Institut National de la Recherche Agronomique, Centre National de Recherches Forestières. Nancy, 1979. P. 190–203.

Santantonio D. Dry-matter partitioning and fine-root production in forests — new approaches to a difficult problem // Biomass production by fast-growing trees. Dordrecht; Boston; London: Kluwer Acad. Publ., 1989. P. 57–72.

Santantonio D., Grace J.C. Estimating fine-root production and turnover from biomass and decomposition data: a compartment-flow model // Can. J. For. Res. 1987. Vol. 17. P. 900–908.

Santantonio D., Hermann R.K. Standing crop, production and turnover of fine roots on dry, moderate and wet sites of mature Douglas-fir in western Oregon // Ann. Sci. For. 1985. Vol. 42. P. 113–142.

Santantonio D., Santantonio E. Effect of thinning on production and mortality of fine roots in a *Pinus radiata* plantation on a fertile site in New Zealand // Can. J. For. Res. 1987. Vol. 17. P. 919–928.

Santantonio D., Hermann R.K., Overton W.S. Root biomass studies in forest ecosystems // Pedobiologia. 1977. Vol. 17. P. 1–31.

Satoo T. Notes on Kittredge's method of estimation of amount of leaves of forest stand // J. Jap. Forest Soc. 1962. Vol. 44. No. 2. P. 267–272.

Satoo T. Production and distribution of dry matter in forest ecosystems // Misc. Inform. Tokyo Univer. Forests. 1966. Vol. 16. P. 1–15.

Satoo T. Materials for the studies of growth in forest stands. 7. Primary production and distribution of produced dry matter in a plantation of *Cinnamomum camphora* // Bull. Tokyo Univ. For. 1968. Vol. 64. P. 241–275.

Satoo T. A synthesis of studies by the harvest method: primary production relations in the temperate deciduous forests of Japan // Ecol. Studies: Analysis and Synthesis. Vol. 1; N.Y.: Springer Verlag, 1970. P. 55–72.

Satoo T. Primary production relations of coniferous forests in Japan // Duvigneaud P. (ed.). Productivity of forest ecosystems. Proc. Brussels Symposium, 1969. Paris: Unesco, 1971. P. 191–205.

Satoo T., Madgwick H.A.I. Forest Biomass. Martinus Nijhoff / Dr. W. Junk Publishers, 1982. 152 p. (Forestry Sciences, No. 6).

Satoo T., Senda M. Materials for the studies of growth in forest stands. 4. Amount of leaves and production of wood in a young plantation of *Chamaecyparis obtusa* // Bull. Tokyo Univ. For. 1958. Vol. 54. P. 71–100.

Satoo T., Senda M. Materials for the studies of growth in forest stands. 6. Biomass, dry matter production and efficiency of leaves in a young *Cryptomeria* plantation // Bull. Tokyo Univ. For. 1966. Vol. 62. P. 117–146.

Scarascia-Mugnozza G., Bauer G.A., Persson H. et al. Tree biomass, growth and nutrient pools // E.-D. Schulze (ed.). Carbon and nutrient cycling in European forest ecosystems. Berlin; Heidelberg; New York: Springer-Verlag, 2000. P. 49–62 (Ecological Studies. Vol. 142).

Schoene D. Assessing and reporting forest carbon stock changes: a concerted effort // Unasylva 210. Vol. 53. 2002. P. 76–81.

Schoettle A.W., Fahey T.J. Foliage and fine root longevity of pines // Ecol. Bull. 1994. Vol. 43. P. 136–153.

Schönenberger W. Above-ground biomass of mountain beech (*Nothofagus solandri* (Hoo.f.) Oerst. var. *cliffortioides* (Hook.f.) Poole) in different stand types near timberline in New Zealand // Forestry. 1984. Vol. 57, No. 1. P. 59–73.

Schöpfer W. Zur Abschätzung des Nadelverlustes in gebrochenen Fichtenbeständen // Allgem. Forst- und Jagdzeitung. 1962. Bd. 133. S. 159–162.

Singh J.S. et al. Bias and random errors in estimators of net root production: a simulation approach / Singh J.S., Lauenroth W.K., Hunt H.W., Swift D.M. // Ecology. 1984. Vol. 65. P. 1760–1764.

Smit A.L. et al. Root methods. / Smit A.L., Bengough A.G., Engels C., van Noordwijk M., Pellerin S., van de Geijn S.C. (eds.). A Handbook. Berlin: Springer Verlag, 2000. 587 p.

Snowdon P., Eamus D., Gibbons P. et al. Synthesis of allometries, review of root biomass and design of future woody biomass sampling strategies. National Carbon Accounting System. Technical report No. 17. Canberra: Australian Greenhouse office, 2001. 114 p.

Snowdon P., Raison J., Keith H. et al. Protocol for sampling tree and stand biomass. National Carbon Accounting System. Technical report No. 31. Canberra: Australian Greenhouse office, 2002. 66 p.

Spek L.Y., van Noordwijk M. Proximal root diameters as predictors of total root system size for fractal branching models. 2. Numerical model // Plant and Soil. 1994. Vol. 164. P. 119—127.

Stachurski A., Zimka J.R. Methods of studying forest ecosystems: leaf area, leaf production and withdrawal of nutrients from leaves of trees // Ekologia Polska. 1975. Vol. 23. No. 4. P. 637—648.

Stephens G.R. Productivity of red pine. I. Foliage distribution in tree crown and stand canopy // Agricultural Meteorology. 1969. Vol. 6. P. 275—282.

Stoiber C., George E., Persson H. Root growth and response to nitrogen // E.-D. Schulze (ed.). Carbon and nutrient cycling in European forest ecosystems. Berlin; Heidelberg; New York: Springer-Verlag, 2000. P. 99—121 (Ecological Studies. Vol. 142).

Tadaki Y. Studies on production structure of forest. IV. Some studies on leaf-amount of stands and individual trees // J. Japan. Forestry Soc. 1963. Vol. 48. P. 249—256.

Tadaki Y. Studies on production structure of forest. VII. The primary production of a young stand of *Castanopsis cuspidata* // Jap. J. Ecol. 1965. Vol. 15. No. 4. P. 142—147.

Tadaki Y. et al. Studies on production structure of forest. XVI. Primary productivity of *Abies veitchii* forests in the subalpine zone of Mt. Fuji / Tadaki Y., Hattaya K., Tochiaki K., Miyauchi H., Matsuda U. // Bull. of the Government Forest Experiment Station. Tokyo. 1970. Vol. 229. P. 1—20.

Tateno R., Hishi T., Takeda H. Above- and belowground biomass and net primary production in a cool-temperate deciduous forest in relation to topographical changes in soil nitrogen // Forest Ecol. Management. 2004. Vol. 193. P. 297—306.

Telfer E.S. Weight — diameter relationships for 22 woody plant species // Can. J. Botany. 1969. Vol. 47. P. 1851—1855.

Usoltsev V.A., Hoffmann C.W. A preliminary crown biomass table for even-aged *Picea abies* stands in Switzerland // Forestry. 1997. V. 70. N 2. P. 103—112.

Valentini R., Matteucci G., Dolman A.J. et al. Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests // Nature. 2000. Vol. 404. P. 861—865.

van Noordwijk M. et al. *Peltophorum pterocarpa* — a tree with a root distribution suitable for alley cropping / van Noordwijk M., Hairiah K., Syekhiani

M., Flach B. // Persson H., McMichael B.L. (eds.). // Plant roots and their environment. Amsterdam: Elsevier, 1991. P. 526—532.

van Noordwijk M. et al. Root distribution of trees and crops: competition and/or complementarity / van Noordwijk M., Lawson M., Soumaré A., Groot J.J.R., Hairiah K. // Ong C.K., Huxley P. (eds.). // Tree — crop interactions. A physiological approach. Cambridge: CAB International, 1996. P. 319—364.

van Noordwijk M., Spek L.Y., de Willigen P. Proximal root diameters as predictors of total root system size for fractal branching models. 1. Theory // Plant and Soil. 1994. Vol. 164. P. 101—117.

Vogt K.A. et al. Overestimation of net root production: a real or imaginary problem? / Vogt K.A., Grier C.C., Gower S.T., Sprugel D.G., Vogt D.J. // Ecology. 1986. Vol. 67. No. 2. P. 577—579.

Weaver G.T. A comparison of models for estimating production of oak and hickory branches // Oslo Biomass Studies. Orono: Univ. Maine, 1976. P. 233—250.

Whittaker R.H. Net production relations of shrubs in the Great Smoky Mountains // Ecology. 1962. Vol. 43. P. 357—377.

Whittaker R.H. Branch dimensions and estimation of branch production // Ecology. 1965. Vol. 46. No. 3. P. 365—370.

Whittaker R.H., Woodwell G.M. Measurement of net primary production of forests // DuVigneaud P. (ed.). Productivity of forest ecosystems. Proc. Brussels Symposium, 1969. Paris: Unesco, 1971. P. 159—175.

Wirth C., Schumacher J., Schulze E.-D. Generic biomass functions for Norway spruce in Central Europe — a meta-analysis approach toward prediction and uncertainty estimation // Tree Physiology. 2004. Vol. 24. P. 121—139.

Woodwell G.M., Whittaker R.H., Reiners W.A. et al. The biota and the world carbon budget // Science. 1978. Vol. 199. P. 141—146.

Young H.E. A summary and analysis of weight table studies // Oslo Biomass Studies. Orono: Univ. Maine, 1976. P. 251—282.

Zarnoch S.J. et al. Sampling open-top chambers and plantations for live fine-root biomass of loblolly pine / Zarnoch S.J., Marx D.H., Ruehle J.L., Baldwin V.C. USDA Forest Service. Southeastern Forest Experiment Station. Research Note SE-368. 1993. P. 1—20.

Zeide B. Fractal geometry in forestry applications // Forest Ecol. Management. 1991. Vol. 46. P. 179—188.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение 1а
Обмер секций и расчет сухой массы древесины и коры ствола по переводным коэффициентам
Пробная площадь № _____ Модельное дерево № _____

D =		см; D _{полндр} =		см; H =		м; L _{дерева} =		м; A =		лет; A _{древы} =		лет		
Доли H	Диаметр ствола в секции, см						Площадь сечения, см²		Объем, дм³		Базисная плотность, г/см³		Сухая масса, кг	
	в коре			без коры			в коре	без коры	древесины	коры	древесины	коры	итого	
	вдоль	поперек	среднее	вдоль	поперек	среднее								
0														
0,1														
0,2*														
0,3														
0,4														
0,5*														
0,6														
0,7														
0,8*														
0,9														
Вершинка														
Итого														

В 16

В 16 и 3

Из 16

*Сечения ствола, от которых берутся диски для расчета переводных коэффициентов.

Доли Н	D, см		Толщина диска, см	Объем диска, см³			Снежная масса, г			Абсолютно сухая масса, г		Содержание сухого вещ-ва		Базисная плотность, г/см³	
	в коре	без кору		в коре	без кору	кору	в коре	без кору	кору	дрене- сны	кору	дрене- сны	кору	дрене- сны	кору
0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Итого	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Из 1а															
В 1а															

Приложение 2а
Обработка кроны модельных деревьев с разделением на фракции и перевод на абсолютно сухое состояние
(при учете только фитомассы дерева)
Пробная площадь № _____

№ модели	Вся крона дерева, кг			Навеска ДЗ, г				Крона в свежем состоянии, кг		Содержание сухого вещества		Крона в абсолютно сухом состоянии, кг	
	Всего	В том числе		Всего	В том числе		Доля хвои в ДЗ	Хвоя	Скелет (с побе- гами)	Хвоя	Скелет	Хвоя	Скелет (с побе- гами)
		Скелет	ДЗ		Побеги	Хвоя							
1													
2													
3													
4													
5													
6													
7													
8													
9													
10													

Обработка навесок листвы и скелета кроны, взятых для определения содержания абсолютно сухого вещества
Пробная площадь № _____

№ модели	№ секции кроны	Фракция кроны*	Масса навески, г					Содержание сухого вещества
			Свежая с буюсом	Сухая с буюсом	Буюс	Свежая без буюса	Сухая без буюса	
1	1	X						
		C						
	2	X						
		C						
2	1	X						
		C						
	2	X						
		C						
3	1	X						
		C						
	2	X						
		C						
4	1	X						
		C						
	2	X						
		C						
5	1	X						
		C						
	2	X						
		C						
5	3	X						
		C						

*X — хвоя, C — скелет кроны

Приложение 3
Обмер секций и расчет прироста сухой массы древесных ствола, дополнение к прил. 1а
Пробная площадь № _____
Модельное дерево № _____

Доли Н	D без коры, см	Прирост за последние 5 лет по 4 радиусам, мм				D 5 лет назад, см	Площадь сечений, см²		Объем древесины, см³		Прирост по объему, см³	Базисная плотность, г/см³	Прирост по массе, г
		1	2	3	4		Полная	5 лет назад	Полный	5 лет назад			
0													
0,1													
0,2													
0,3													
0,4													
0,5													
0,6													
0,7													
0,8													
0,9													
Вершинка													
Итого													

Из 1а

Из 1б

Приложение 4а
Обработка модельных ветвей кроны и определение их фитомассы и нервичной продукции
Пробная площадь № _____

Модельная ветвь в свежем состоянии, кг										
№ модели	№ секции кроны*	В том числе							Относительный прирост хвои (1):(1+2)	
		Всего	Скелет без ДЗ	Скелет с побегами	ДЗ			Доля хвои (1+2) в ДЗ		
					В том числе					
					Всего	побеги	хвоя (1)**			хвоя (2)**
1	1									
	2									
	3									
2	1									
	2									
	3									
3	1									
	2									
	3									
4	1									
	2									
	3									
5	1									
	2									
	3									
		В 46							В 46	В 46
									В 46	В 46
									В 46	В 46

* Нумерация секций от вершины ствола; ** (1) — хвоя текущего года; (2) — хвоя прошлых лет.

Приложение 4б
Обработка кроны модельных деревьев с разделением на фракции, переход на абсолютно сухое состояние и определение фитомассы и годичного прироста хвои и скелета ветвей дерева
Пробная площадь № _____

№ модели	№ секции кроны	Всё крона дерева, кг (без модельной ветви)				Крона свежая, кг (без модельной ветви)				Модельная ветвь		Всё крона свежая, кг		Содержание сухого вещества		Относительный прирост хвои	Всё крона в абсолютно сухом состоянии, кг					
		Всего	В том числе	Доля хвои в ДЗ	Доп. хвои в ДЗ	Хвоя	Побеги	Скелет с побегами	Хвоя	Скелет с побегами	Хвоя	Скелет с побегами	Хвоя	Скелет с побегами	Хвоя		Скелет с побегами	Хвоя	Прирост хвои		Скелет	
																			Скелет без ДЗ	ДЗ	По секциям дерева	Всего секциям дерева
1	1																					
	2																					
	3																					
2	1																					
	2																					
	3																					
3	1																					
	2																					
	3																					
4	1																					
	2																					
	3																					
5	1																					
	2																					
	3																					
		Из 4а				Из 4а				Из 4а		Из 4а		Из 4а		Из 4а						

Введение	3
1. Методы получения экспериментальных данных о фитомассе насаждений	6
1.1. Определение надземной фитомассы древостоев	6
1.1.1. Закладка пробных площадей	6
1.1.2. Методы отбора модельных деревьев на пробной площади	12
1.1.3. Обработка модельных деревьев на пробной площади	15
1.1.4. Расчет запасов надземной фитомассы древостоев на 1 га	24
1.1.5. Определение фитомассы нижних ярусов насаждений	33
1.2. Определение массы корней	34
1.2.1. Метод раскопки и взвешивания скелетных корней модельного дерева (Калинин, 1975; Le Goff, Ottorini, 2001)	41
1.2.2. Метод 2-стадийной оценки массы корней (Snowdon et al., 2002)	48
1.2.3. Метод А.Ф. Чмыра (1984)	50
1.2.4. Метод И.Н. Рахтеенко — Б.И. Якушева (1968)	54
1.2.5. Метод Н. Каризуми (1968)	55
1.2.6. Метод И.С. Крепкого (Усольцев, Крепкий, 1994)	57
1.2.7. Электрометрический метод Б.И. Якушева (1972, 1988)	59
2. Методы получения экспериментальных данных о первичной продукции насаждений	70
2.1. Методы первой группы	73
2.2. Методы второй группы	78
2.2.1. Первичная продукция древесины стволов	78
2.2.2. Первичная продукция коры стволов	79
2.2.3. Первичная продукция ветвей	79
2.2.4. Первичная продукция листвы	86
2.2.5. Первичная продукция корней	87
2.2.6. Первичная продукция нижних ярусов растительности	111
2.2.7. Обработка модельных деревьев на пробной площади	112
Заключение	117
Библиографический список	118
Приложения	137

Научное издание

**Усольцев Владимир Андреевич
Залесов Сергей Вениаминович**

**МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ
БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ
НАСАЖДЕНИЙ**

Монография

Редактор Е.Л. Михайлова

Подписано в печать 04.07.05 г. Формат 60×84 1/16.
Бумага тип. № 1. Офсетная печать. Усл.печ. л. 8,6.
Уч.изд. л. 8,97. Тираж 300. Заказ 4.

Уральский государственный лесотехнический университет
620100, Екатеринбург, Сибирский тракт, 37
Типография «Уральский центр академического обслуживания»
620219, г. Екатеринбург. ул. Первомайская, 91