

УДК 630*532

В. А. Усольцев

(Уральский государственный лесотехнический университет)

**НЕКОТОРЫЕ МЕТОДИЧЕСКИЕ НЕОПРЕДЕЛЕННОСТИ ПРИ
ОЦЕНКЕ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ ЛЕСОВ**

Обсуждаются неопределенности, связанные с методами оценки наземной и подземной фитомассы и первичной продукции лесных насаждений на пробных площадях, а также ее экстраполяции на покрытые лесом территории.

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 углероддепонирующей 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).

Понятия *углерод* и *фитомасса* связаны стабильным соотношением 1:2, однако точность имеющихся оценок депонируемого в лесной фитомассе углерода совершенно неприемлема для вышеназванных целей. 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).

Для лесов России оценки углеродного пула в фитомассе также неоднозначны и, по данным разных исследователей, варьируют от 28 до 50 Гт, а в расчете на 1 га лесопокрытой площади – от 154 до 500 т. Еще большая неопределенность с почвенным углеродным пулом, оцениваемым от 91 до 350 Гт (Kurbanov, 2000). Поэтому не удивительно, что роль лесных экосистем в глобальных биосферных циклах разными исследователями оценивается с точностью до наоборот: от отрицательной (Woodwell et al., 1978) до положительной (Кобак и др., 1980).

Упомянутые противоречия во многом обусловлены чрезвычайным дефицитом информации о фактических запасах фитомассы и первичной продукции лесов во всем их многообразии, некорректными методами экстраполяции показателей пробных площадей на покрытые лесом территории, а также несовершенством, многообразием и противоречивостью применяемых методов оценки биологической продуктивности насаждений. По мнению Деборы Кларк с соавторами (Clark et al., 2001), существенная

часть опубликованных данных по биопродуктивности не годится к применению именно из-за неадекватности методов их получения либо неполного раскрытия этих методов и ведет к занижению глобальных оценок биопродуктивности лесного покрова. Критике имеющихся фактических данных о биологической продуктивности лесных насаждений посвящены также работы других исследователей (Vogt et al., 1986b; Cannell, 1989; Уткин, 2004).

Настоящая статья посвящена выявлению и анализу некоторых методических неопределенностей, связанных с оценкой биологической продуктивности насаждений на пробных площадях и с ее экстраполяцией на покрытые лесом территории.

Понятие *биологическая продуктивность* включает в себя две взаимосвязанные составляющие: *фитомассу* лесного насаждения, выраженную в тоннах абсолютно сухого вещества на 1 га, и *первичную продукцию* - количество фитомассы, произведенной насаждением на единице площади в единицу времени. Методы определения названных двух составляющих биопродуктивности насаждений во многом различаются. Поэтому и методические неопределенности, связанные с оценкой названных двух составляющих, рассматриваются отдельно.

Неопределенности, связанные с оценкой фитомассы насаждений

Оценкой фитомассы лесного покрова занимались и продолжают заниматься специалисты разных научных областей – лесоводы, лесные таксаторы, экологи, ботаники, почвоведы, физиологи, лесные климатологи, пирологи и даже лесные энтомологи. Хотя исследователь, делающий первые оценки биопродуктивности лесных насаждений в данном экорегионе, с наибольшей вероятностью закладывает пробные площади в наиболее распространенных типах леса, подобный спонтанный процесс подбора пробных площадей несовместим с системным подходом. Насаждения пробных площадей не только должны быть репрезентативными, т.е. типичными для данного экорегиона, но и должны закладываться по градиентам основных массообразующих факторов. Для сомкнутых насаждений это, по крайней мере, возраст и тип леса.

Таким образом, от спонтанного процесса подбора пробных площадей тем или иным исследователем той или иной отрасли лесных наук необходимо перейти к скоординированному последовательному процессу на основе планирования пассивного эксперимента (Налимов, 1971). В качестве примера можно назвать схему «креста», использованную Н. И. Казимировым и Р.М. Морозовой (1973).

Вследствие сложности морфоструктуры насаждений и трудоемкости определения их фракционной структуры в единицах абсолютно сухой массы в основе процесса оценки биологической продуктивности насаждения

лежит выборочный учет, и формирование выборок осуществляется на трех последовательных уровнях: 1) насаждение, репрезентативное для данной их совокупности; 2) модельные деревья, репрезентативные для всей их совокупности в древостое, и 3) навески (образцы) фитомассы, репрезентативные для основных фракций дерева. Существует проблема надежности оценок, которая состоит в необходимости определения точности выборочного учета на каждом из трех упомянутых уровней (насаждение → дерево → навеска фитомассы), а также в более проблематичной оценке точности, совокупной по всем уровням.

Несмотря на довольно длительную историю изучения биологической продуктивности лесов, до сих пор нет стандарта по процедуре выборочного учета и фракционированию фитомассы. Например, определение массы тонких корней без их деления на живые и мертвые на ранних этапах исследования (Базилевич, Родин, 1968), а также отнесение в категорию тонких корней корневых окончаний с разным предельным диаметром, практически исключают возможность их сравнительного анализа. Конечно, полную унификацию методических алгоритмов работы на пробных площадях обеспечить невозможно, поскольку методика должна учитывать региональную специфику лесных экосистем и не может быть единой, например, в тропиках и бореальной зоне. При этом, несмотря на различие в методических подходах, должна обеспечиваться региональная и биомная сопоставимость результатов.

Известно, что сроки окончания сезонного роста ассимиляционного аппарата и отложения прироста в структурных элементах дерева разные, а оцениваются все компоненты модельного дерева на пробной площади одновременно. Необходимо оптимизировать сроки взятия модельных деревьев таким образом, чтобы минимизировать возможные смещения, обусловленные разновременностью сезонного роста разных компонентов фитомассы, либо разработать систему корректировочных коэффициентов с учетом видовых и региональных фенологических особенностей.

Необходимо разработать приемлемый понятийно-терминологический стандарт. Сегодня продолжается использование понятий *поток веществ и энергии и круговорот веществ и энергии* в лесном биогеоценозе в качестве равнозначных. Второе из упомянутых понятий находится в противоречии со вторым законом термодинамики, поскольку в действительности лишь вещества (азот, углерод и зольные элементы) участвуют в круговороте, а энергия приходит в биосферу извне, фиксируется в органике и затем рассеивается (энтропия) (Хильми, 1975).носителем энергии является связанный в растительности углерод, а возвращенная в атмосферу его двуокись таковым не является. Атмосферный углерод возвращает себе энергетический статус лишь за счет внешней энергии, потребляемой в процессе фотосинтеза. Применение же первого термина вполне правомерно, при этом интенсивность потока веществ и энергии

но, при этом интенсивность потока веществ и энергии определяет продукционный потенциал лесного фитоценоза.

До сих пор не установлен объем понятий *надземная фитомасса* и *подземная фитомасса*, т.е. неизвестна граница раздела фитомассы дерева на надземную и подземную, которая бы легко определялась визуально, с максимальным приближением к точке гипокотыля. С этим связана и неопределенность принятого во всем мире понятия *диаметр ствола на высоте груди*; эта высота в разных странах варьирует от 1,3 до 1,5 м, однако никто не может сказать, от какой точки дерева отмерять названное расстояние. Поэтому результаты таксации деревьев на корню и их сортиментации не совместимы.

Остается нерешенной проблема установления объема понятия *активные (сосущие, тонкие) корни*, поскольку только размерные показатели не адекватно отражают физиологические особенности этой фракции. Принимаемый диапазон максимальных толщин тонких корней колеблется от 1 до 3-5 мм, а диапазон сосущих – от 0,25 до 0,6 мм, и доля сосущих корней в тонкой фракции обычно неизвестна. Сохраняется также неопределенность с вычленением сосущих корней и микоризы из общей массы этого структурного и физиологического симбиоза.

Вследствие высокой трудоемкости фракционирования, взвешивания и сушки фракций фитомассы дерева, фитомасса насаждений на 1 га определяется с применением унифицированных аллометрических зависимостей, специфичных для данной древесной породы в том или ином регионе (Petráš et al., 1985; Le Goff, Ottorini, 1996; Widlowski et al., 2003; Jenkins et al., 2004; Wirth et al., 2004), однако область применения таких зависимостей устанавливается произвольно, без оценки возможных смещений в локальных условиях.

В целом оценки массы корней и надземной фитомассы несопоставимы по сложности. Поэтому часто применяют способ определения массы корней на основе относительных показателей. Первые подобные попытки связаны с установлением относительного показателя r/s , т.е. отношения подземной (roots) фитомассы к надземной (shoots). Эта величина предполагалась стабильной и видоспецифичной, равной, например, для сосны обыкновенной 0,17 и для березы повислой 0,32 (Bray, 1963).

В действительности показатель r/s очень изменчив, и попытка выявить какие-либо зависимости r/s от комплекса абиотических и биотических факторов на глобальном уровне не увенчалась успехом (Cairns et al., 1997). Одна из причин подобной неопределенности, возможно, кроется в том, что под воздействием разных лимитирующих факторов значения r и s изменяются в разных направлениях. Например, в условиях световой конкуренции приоритет в росте имеет надземная фитомасса, а при нехватке элементов питания в почве – подземная (Tateno et al., 2004).

Вторая причина может состоять в том, что закономерности формирования скелетных и тонких корней совершенно разные: морфология скелетных корней является составной частью морфоструктуры дерева в данный момент и их масса в той или иной степени коррелирует с надземной фитомассой, в том числе с массой ствола, а масса тонких корней более изменчива под влиянием внешних условий, и ее доля в общей массе корней, варьируя, например, у сосны обыкновенной от 14 до 95 % (Будаев, 1971; Усольцев, Крепкий, 1986; Helmisaari et al., 2002), не связана с надземной и подземной фитомассой (Калинин, 1975).

Неопределенности, связанные с оценкой первичной продукции насаждений

Продукция наземных растительных сообществ, как наиболее важная количественная характеристика биопродукционного процесса, подразделяется на четыре категории – *валовая первичная (GPP)*, *чистая первичная (NPP)*, *чистая экосистемная (NEP)* и *чистая биомная (NBP)*. Под валовой первичной продукцией (*GPP*) понимается общее количество вещества, создаваемое в процессе фотосинтеза на единице площади в единицу времени. *NPP* представляет собой разность между валовой продукцией и потерями на дыхание. *NEP* – это разность между чистой первичной продукцией и дыханием гетеротрофов почв. *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 экосистемном уровне *GPP* нельзя измерить непосредственно, как и определить потери на дыхание, ибо это связано со значительными неопределенностями (Ryan et al., 1996; Lavigne et al., 1997). Хотя для сравнительно простых в структурном отношении тундровых экосистем есть опыт оценки *NEP* по разности *GPP* и валового (авто- и гетеротрофного) дыхания экосистемы (Замолодчиков, 2003).

Альтернативой является определение *NPP* таксационными методами на пробных площадях, когда учитывается приращение фитомассы за определенный промежуток времени (Гортинский, Карпов, 1973; Clark et al., 2001), и доля *NPP* в *GPP* на региональном уровне достаточно стабильна (Scurlock et al., 1999). *NPP* разных фракций фитомассы 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.

Методы определения *NPP* лесных экосистем, основанные на измерениях их фитомассы, подразделяются на две группы (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 скелетных корней с последующим расчетом относительных приростов (отношений годичного прироста стволов, ветвей, корней, хвои к общей массе фракции) и экстраполяцией последних на дерево и древостой.

При оценке надземной *NPP* первый метод не оправдал себя по той причине, что варьирование значений, получаемых подобным методом в течение сезона, очень велико, и можно не получить достоверного значения надземной *NPP*. Сказанное применимо и к оценке *NPP* тонких корней традиционными методами. Причина неопределенности - *в оценке малых величин по разности больших сильно варьирующих значений* (Vogt et al., 1986a).

Определение первичной продукции корней более проблематично по сравнению с надземной частью уже вследствие их меньшей доступности для анализа во времени и в пространстве ризосферы. По причине функциональных различий скелетных и тонких корней метод определения их *NPP* 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 непрерывно отмирающих тонких – лишь методы первой (оценка в режиме реального времени).

Основная проблема заключается в оценке *NPP* тонких корней, которая достигает 88-95% к общей продукции корней вместе с комлем или пнем (Helmisaari et al., 2002). Можно отметить три наиболее распространенных метода определения *NPP* тонких корней: 1) метод “емкости врасстания”, 2) метод монолитов, которые берутся через определенный интервал времени с помощью шаблонов-корнерезов с последующей оценкой годичного прироста массы тонких корней, и 3) метод миниризотрона - специальной трубы-эндоскопа, вставляемой в почву для слежения с помощью совмещенной с компьютером видеокамеры за ростом каждого доступного для наблюдения корневого окончания. Полную *NPP* тонких корней, т.е. их массооборот, определяемый как отношение годичной продукции живых плюс отмерших тонких корней к среднему за сезон значению массы живых (Nadelhoffer et al., 1985; Janssens et al., 2002), можно учесть лишь при использовании метода миниризотрона, когда отслеживается сезонный рост и отмирание каждого корневого окончания; в противном случае невозможно установить, корни какого года (текущего, прошлого, позапрошлого и т.д.) прироста отмерли именно в текущем году и учтены в опаде этого года.

Установлено (Makkonen, Helmisaari, 1999), что при оценке *NPP* тонких корней первые два метода дают примерно одинаковые, но заниженные результаты, поскольку не учитывают одновременный характер новообразования и отмирания корней между двумя последовательными замерами (Kurz, Kimmins, 1987; Hendrick, Pregitzer, 1993). Этому недостатка лишен метод миниризотрона, применяемый в комбинации с традиционным деструктивным выборочным учетом.

В отличие от тонких корней опад листвы, хвои и побегов текущего года ничтожно мал (по крайней мере в бореальных лесах), и потеря *NPP* имеет место в основном за счет консументов. Органическое вещество, опавшее в течение вегетационного периода (кроме листвы у листопадных), было образовано не в текущем, а в предшествующие годы, и поэтому не может быть включено в *NPP* надземной фитомассы; иными словами, этот опад (как и задержавшийся на стволе и живых ветвях отмерший скелет кроны) входит не в приходную, а в расходную составляющую углеродного цикла.

В отношении *NPP* как надземной, так и подземной фитомассы имеется неопределенность в вопросе, какую часть годичного опада надземной и подземной фитомассы можно приплюсовывать к приросту текущего года с целью получения полной годичной продукции? Исходя из определения полной годичной продукции с учетом массооборота, можно допустить, что в ее состав следует включать опад лишь из прироста фракций, который сформировался в течение текущего (учетного) года. Применяемый до сих пор термин *истинный прирост* как разность между *NPP* и отпадом фитомассы прошлых лет при условии равенства скоростей опада и разложения может быть идентифицирован как *NEP*.

Поскольку при оценке *NPP* корней в режиме реального времени получаемые результаты часто не оправдывают затраченных усилий, применяются косвенные методы, в частности, оценка продукции корней исходя из предполагаемой пропорциональности относительных приростов подземной и надземной фитомассы (Whittaker, Marks, 1975; Harris et al., 1977). Например, в Китае с использованием подобной методики заложено более 1000 пробных площадей (Jiang et al., 1999).

Однако имеющиеся сегодня в мировой литературе результаты по *NPP* тонких корней, полученные на основе современных методик, в том числе с применением миниризотронов, свидетельствуют, что *NPP* корней может превышать в несколько раз *NPP* надземной фитомассы и даже *NPP* листвы (Harris et al., 1977; Santantonio, 1980; Cannell, 1989).

Проведенный автором анализ мировой литературы последних лет по методам и результатам оценки *NPP* корней приводит к заключению, что все ранние оценки *NPP* корней, выполненные “деструктивными” методами, были занижены, что *NPP* корней в действительности значительно выше *NPP* надземной фитомассы.

Независимо от метода определения *NPP* тонких корней имеется ряд неопределенностей по поводу соотношения оценок их массооборота. Можно отметить, по крайней мере, две неопределенности, одна из которых связана с географизмом корней, а другая – с методологией их определения.

Первая из упомянутых неопределенностей (географическая) состоит в наличии двух взаимоисключающих зависимостей массооборота тонких корней от их наличной массы. Согласно одной из концепций масса тонких

корней и продолжительность их жизни синхронно возрастают при переходе от благоприятных к жестким условиям произрастания (Базилевич, Родин, 1968; Будаев, 1971; Усольцев, Крепкий, 1986). Поскольку продолжительность жизни является величиной, обратной массообороту, это означает, что между массооборотом тонких корней и их наличной массой существует обратная зависимость. Но это противоречит результатам Кристины Vogt с соавторами (Vogt et al., 1986b), установившим для хвойных лесов умеренной и бореальной зон положительную зависимость названных показателей.

Вторая (методологическая) неопределенность связана с результатами А.Я. Орлова (1967) и И.Н. Рахтеенко (1963). Оба работали в пределах подзоны хвойно-широколиственных лесов европейской части бывшего СССР с одними и теми же древесными видами, но получили совершенно несовместимые результаты. Первый дает массооборот тонких корней, равный 0,2-0,4 от их наличной массы, а второй показывает его величину, превышающую в 4-8 раз наличную массу корней. Пока нет оснований подвергать сомнению корректность результатов А. Я. Орлова (1967), но также не хотелось бы игнорировать результаты И. Н. Рахтеенко (1963), к тому же подтверждаемые сегодня мировым опытом.

Выявленные на сегодня связи *NPP* тонких корней с добротностью почвенных условий противоречивы. Согласно одним из них (Deans, 1979; Santantonio, Hermann, 1985; Cannell, 1989) названная величина резко снижается в условиях повышенного уровня обеспечения элементами питания и влагой. Согласно другим исследователям по мере роста доступности элементов питания возрастает лишь надземная продукция, а продуцирование тонких корней обратно пропорционально росту надземной продукции (Grier et al., 1981; Vogt et al., 1986b; Gower et al., 1992).

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

Ж. Парде (Pardé, 1980) в качестве одной из главных неопределенностей при оценке первичной продукции многолетних частей дерева выдвигает варьирование ширины годичного кольца во времени и по длине того или иного сегмента. Следствием такого варьирования является 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.

Имеются в виду противоречия, касающиеся 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, контролирующего 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.

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.

В целом оценки первичной продукции подземной и надземной частей насаждения, как и валовых значений той и другой составляющей фитомассы, несопоставимы по сложности. Основные компоненты надземной фитомассы доступны для прямых измерений в режиме реального времени либо ретроспективно. Но обратившись к подземной части лесной экосистемы и спустившись в «подвалы биосферы», исследователь, по существу, работает «на ощупь» и оказывается в ситуации, сложность которой ассоциируется с известным китайским изречением: «Трудно ловить черную кошку в темной комнате, особенно когда ее там нет». В подобной ситуации оптимизация технологии выборочного учета массы корней выходит далеко за рамки сухой статистики, когда математико-статистические методы исследования предоставляют необходимый, но далеко не достаточный инструментарий.

Неопределенности, связанные с экстраполяцией биопродуктивности насаждений пробных площадей на покрытые лесом территории

Сегодня наблюдается поразительная диспропорция между двумя уровнями определения углероддепонирующей способности лесных экосистем. С одной стороны, брошены колоссальные средства на оценку названной способности лесов (рынок "углеродных" проектов достигает десятков млрд долларов в год), и в результате наблюдается небывалый после МБП «всплеск» публикаций по фактическим данным и обобщениям *NPP* лесных экосистем, в том числе по тонким корням. С другой стороны, европейские страны, подписавшие Протокол Киото, спешат доказать положительный вклад своих лесов в углеродный баланс, не особенно заботясь о корректности методов экстраполяции эмпирических данных фитомассы и *NPP* на лесопокрытую площадь. В итоге их оценки для одной и той же страны, полученные по разным исследовательским программам, никак между собой не связаны, т.е. представляют случайную величину (Schoepe, 2002).

Практикуемые ныне методы определения углерода, депонируемого лесными экосистемами России, также не лишены недостатков. В.Ф. Цветков и Е.А. Сурина (2003) констатируют, что сегодня при определении запасов углерода на территории России сложился методический подход, согласно которому материалы пробных площадей по оценке фитомассы насаждений совмещаются с материалами лесоустройства по оценке запасов стволовой древесины на основе пакетов переводных коэффициентов *фитомасса: запас стволовой древесины*. Авторы перечисляют основные составляющие общего запаса углерода в лесном фонде, определяемого структурой его земель:

- лесная растительность на покрытых лесом площадях;
- остатки древостоя и нижних ярусов растительности на лесных не покрытых лесом (вырубки, гари, несомкнувшиеся культуры) и нелесных (пустыри, прогалины, урбанизированные территории) площадях;
- подстилка, гумус почвы и торфяные залежи болот лесных и нелесных площадей.

Затем на основе упомянутых переводных коэффициентов применительно к насаждениям покрытых лесом площадей и ряда экспертных оценок применительно к остальным категориям земель авторы рассчитывают общие запасы углерода в лесах Архангельской области по вышеупомянутому его составляющим.

И далее, на основе полученных данных, не исследуя потоки углерода ни в приходной, ни в расходной составляющих углеродного цикла, авторы неожиданно делают вывод о наличии отрицательного баланса углерода в объеме 2,63 млн т ежегодно!

При оценке углеродного бюджета лесного покрова в масштабах страны в целом А. З. Швиденко с соавторами (2001) решают, по существу, обратную задачу: находят текущие приросты стволовой древесины ($\text{м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$) по общей продуктивности и по наличному запасу, взяв производные от последних. Затем по условной (базисной) плотности переводят эти показатели в единицы массы ($\text{т} \cdot \text{га}^{-1}$) и интерпретируют производную по общей продуктивности как *NPP* стволов, а производную по наличному запасу - как *NEP* стволов. Из *NPP* кроны авторы учитывают только скелетную часть, предполагая равенство относительных приростов ствола и скелета кроны и не учитывая того факта, что вторая величина больше первой из названных в 2-4 раза (Sato, Madgwick, 1982; Calamini et al., 1989).

Разность (*NPP-NEP*) принимается как *NPP* отпада в предположении, что гетеротрофное дыхание и отпад взаимно уравновешены (Vogt et al., 1986b). Хотя предположение равновесного состояния по отпаду (опад) и гетеротрофному дыханию, т.е. постоянства соотношения *NPP:NEP*, лишает смысла оценку антропогенных изменений углеродного цикла на уровне *NEP*. Соответственно *NPP* корней и листвы авторы не учитывают,

игнорируя тот факт, что только по тонким корням *NPP* может достигать 60-73% от *NPP* всего насаждения (Grier et al., 1981; Helmisaari et al., 2002).

А.И. Уткин с соавторами (2003) рассчитывают *NPP* насаждений на лесопокрытых площадях комбинированным методом с использованием таблиц хода роста древостоев как сумму трех показателей: 1) годичное депонирование всех фракций, рассчитанное по изменению наличного запаса с использованием вышеупомянутых переводных коэффициентов, 2) годичный отпад всех фракций, рассчитанный по среднепериодическому отпаду стволов и тем же переводным коэффициентам и 3) годичный отпад всех фракций, рассчитанный по фактическим данным, полученным на пробных площадях. Здесь можно отметить, по крайней мере, две неопределенности: 1) переводные коэффициенты для изменения наличного запаса и для его отпада не могут быть одни и те же, поскольку фракционный состав деревьев, идущих в отпад, иной, нежели у деревьев оставляемой части насаждения; 2) фактический отпад в насаждениях очень изменчив, а его экспериментальные определения еще более редки, чем данные о текущем приросте фитомассы.

Для оценки приходной части углеродного цикла и углеродного потока в отпаде фитомассы автором в развитие метода А. А. Молчанова (1971) предлагается концепция решения не обратной, а прямой задачи: на основе базы данных о фитомассе (около 6000 определений) рассчитывается ее возрастная динамика путем стыковки регрессионных моделей фитомассы с ТХР либо с данными последовательных лесоинвентаризаций, а затем возрастная динамика *NPP*, совмещенная с динамикой фитомассы по полному фракционному составу с использованием соответствующих баз данных о *NPP* (более 700 определений). Интеграл по возрасту от *NPP* дает полную накопленную фитомассу (углерод) на данный момент времени, а разность этой величины и наличного запаса фитомассы (углерода) составляет мортмассу, накапливаемую и распределенную по годам в исследуемом возрастном интервале. Почвоведом и микологам остается лишь установить скорость разложения мортмассы по ее фракционному составу и замкнуть углеродный цикл.

По мере развертывания исследований по проблеме биологической продуктивности лесов становится все более очевидным, что масса неопределенностей, связанная с этой проблемой, не только не сокращается, а напротив, все более возрастает. Это соответствует известному тезису, что всякое научное решение не столько закрывает проблему, сколько открывает ряд новых. И тем не менее, несмотря на множественные неопределенности в оценке *NPP* лесных экосистем, сегодня есть реальные предпосылки к тому, чтобы на основе сформированных достаточно репрезентативных баз данных о фитомассе и *NPP* лесных экосистем, адекватных математико-статистических методов и новейших технических достижений оптимизи-

ровать технологию как выборочного учета надземной и подземной фитомассы и *NPP*, так и их экстраполяции на лесные территории.

Библиографический список

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

Базилевич Н.И., Родин Л.Е. Запасы органического вещества в подземной сфере растительных сообществ суши Земли // Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы (Международный симпозиум СССР). Л.: Наука, 1968. С. 15-23.

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: Бурятский ин-т естественных наук, 1971. С. 156-180 (Труды Бурятского ин-та естеств. наук. Вып. 9).

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

Замолодчиков Д. Г. Баланс углерода в тундровых и лесных экосистемах России: Дисс. в форме научн. докл... д.б.н. М: МГУ, 2003. 56 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 школа, 1975. 175 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.

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

Налимов В.В. Теория эксперимента. М.: Наука, 1971. 208 с.

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.

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

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.

Уткин А.И. Две объемные книги о фитомассе лесов Северной Евразии // Лесоведение. 2004. № 1. С. 68-70.

Уткин А.И., Замолодчиков Д.Г., Пряжников А.А. Методы определения депонирования углерода фитомассы и нетто-продуктивности лесов (на примере Республики Беларусь) // Лесоведение. 2003. № 1. С. 48-57.

Хильми Г.Ф. Современное состояние научных концепций биосферы // Методологические аспекты исследования биосферы. М.: Наука, 1975. С. 91- 100.

Цветков В.Ф., Сурина Е.А. Запасы углерода в лесах Архангельской области // Лесн. журн. 2003. № 5. С. 17-25.

Швиденко А.З., Нильссон С., Столбовой В.С. и др. Опыт агрегированной оценки основных показателей биопродукционного процесса и углеродного бюджета наземных экосистем России. 2. Нетто-первичная продукция экосистем // Экология. 2001. № 2. С. 83-90.

Bray J.R. Root production and the estimation of net productivity // Can. J. Botany. 1963. Vol. 41. P. 65-72.

Cairns M.A., Brown S., Helmer E.H., Baumgardner G.A. Root biomass allocation in the world's upland forests // Oecologia (Berlin). 1997. Vol. 111. P. 1-11.

Calamini G., Gregori E., Hermanin L., Lopresti R. Studio di una faggeta dell'Appennino Pistoiese. Ulteriori indagini su biomassa e produzione primaria netta: distribuzione nelle componenti delle chiome // Annali Accademia Italiana di Scienze Forestali. 1989. Vol. 37. P. 373-399.

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

Clark D.A., Brown S., Kicklighter D.W. et al. Measuring net primary production in forests: concepts and field methods // Ecological Applications. 2001. Vol. 11, No. 2. P. 356-370.

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.

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

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

Gower S.T., Vogt K.A., Grier C.C. Carbon dynamics of Rocky Mountain Douglas-fir: influence of water and nutrient availability // Ecological Monographs. 1992. Vol. 62. P. 43-65.

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

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.

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

Hendrick R.L., Pregitzer K.S. The dynamics of fine root length, biomass, and nitrogen content in two northern hardwood ecosystems // Can. J. For. Res. 1993. Vol. 23. P. 2507-2520.

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

Jenkins J.C., Chojnacky D.C., Heath L.S., Birdsey R.A. Comprehensive database of diameter-based biomass regressions for North American tree species. USDA Forest Service. Northeastern Research Station. GTR NE-319. 2004. 45 p. (<http://www.fs.fed.us/ne>).

Jiang H., Apps M.J., Zhang Y. et al. Modelling the spatial pattern of net primary productivity in Chinese forests // *Ecological Modelling.* 1999. Vol. 122. P. 275-288.

Kräuchi N. Climate change and forest ecosystems – an overview // Schlöpfer 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).

Kurbanov E.A. Carbon in pine forest ecosystems of Middle Zavolgie, Russia. European Forest Institute, Joensuu, Finland. Int. Rep. No. 2. 2000. 30 p.

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.

Lavigne M.B. et al. Comparing nocturnal eddy covariance measurements to estimates of ecosystem respiration made by scaling chamber measurements at six coniferous boreal sites // *J. of Geophysical Research.* 1997. Vol. 102. P. 28977-28985.

Le Goff N., Ottorini J.-M. Leaf development and stem growth of ash (*Fraxinus excelsior*) as affected by tree competitive status // *Journal of Applied Ecology.* 1996. Vol. 33. P. 793-802.

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.

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

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.

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

Petráš R., Košút M., Oszlányi J. Listová biomasa stromov smreka, borovice a buka // *Lesnícky Časopis.* 1985. Ročník 31. Číslo 2. S. 121-136 (чешск.).

Ryan M.G., Hubbard R.M., Pongracic S. et al. Foliage, fine-root, woody-tissue and stand respiration in *Pinus radiata* in relation to nitrogen status // *Tree Physiology.* 1996. Vol. 16. P. 333-343.

Santantonio D. Seasonal dynamics of fine-roots in a 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.). Centre Nationale de Recherches Forestieres. Nancy, 1980. P. 190-203.

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.

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

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

Scurlock J.M.O., Cramer W., Olson R.J. et al. Terrestrial NPP: toward a consistent data set for global model evaluation // *Ecological Applications*. 1999. Vol. 9, No. 3. P. 913-919.

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.

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

Vogt K.A., Grier C.C., Vogt D.J. Production, turnover and nutrient dynamics of above- and belowground detritus of world forests // *Advances in Ecological Research*. 1986b. Vol. 15. P. 303-377.

Whittaker R.H., Marks P.L. Methods of assessing terrestrial productivity // Lieth H., Whittaker R.H. (eds.). Primary productivity of the biosphere. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag, 1975. P. 55-118 (Ecological Studies: Analysis and Synthesis. Vol. 14).

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.

Работа поддержана РФФИ, грант № 04-05-96083.