

## МЕТОДИЧЕСКИЕ СТАТЬИ

УДК 630\*182.4/5:630\*56(470)

# СИСТЕМА КОНВЕРСИОННЫХ ОТНОШЕНИЙ ДЛЯ РАСЧЕТА ЧИСТОЙ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ ПО ЗАПАСАМ НАСАЖДЕНИЙ\*

© 2000 г. Д. Г. Замолотчиков<sup>1</sup>, А. И. Уткин<sup>1,2</sup><sup>1</sup> Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН  
117418 Москва, Новочеремушкинская ул., 69. E-mail: dzamolod@csepl.rssi.ru<sup>2</sup> Институт лесоведения РАН  
143030 Успенское, Одинцовский р-н, Московская обл. E-mail: autkin@csepl.rssi.ru

Поступила в редакцию 27.12.99 г.

Предложен подход к оценке чистой первичной продукции лесов России. Подход базируется на совмещении информации Государственного учета лесного фонда (запасы насаждений по группам возраста основных лесообразующих пород) с системой конверсионных отношений надземная продукция/запас древесины. Конверсионные отношения рассчитаны по регрессионным уравнениям, верифицированным при анализе оригинальной базы данных по продуктивности лесных экосистем. Подземная продукция определялась по соотношению с надземной. Рассчитаны интегральные величины чистой первичной продукции древостоев основных лесообразующих пород России. Результаты сравниваются с имеющимися в литературе оценками, полученными преимущественно при распространении конкретных оценок на площадь контуров различных схем природного районирования или специализированных карт (почв, растительности и др.).

*Чистая первичная продукция, древостои, отношения годичная продукция/запас, лесные экосистемы, лесной фонд России.*

Территория России, на которой сосредоточены основные мировые ресурсы бореальных лесов и болот, удовлетворительно охарактеризована по показателям накопленных запасов органического вещества (углерода). Но этого нельзя сказать о текущих темпах как образования и резервирования продуктов фотосинтеза, так и перехода их части в детрит с последующей деструкцией и образованием гумуса. В числе названных и связанных с потоками углерода элементарных процессов функционирования экосистем приоритетным по праву признается процесс продуцирования или первичная “продуктивность”, посредством которого и регулируется сток CO<sub>2</sub> из атмосферы в наземные биомы.

Величина годичной чистой первичной продукции (net primary production – NPP) – одна из важнейших характеристик экосистем с позиций продукционного процесса. Устойчивое внимание к этой проблеме сложилось в 60–70-е годы, когда была задействована Международная биологическая программа (МБП), ориентированная на глобальную оценку экологического потенциала биологических ресурсов биосферы. По отношению к наземным экосистемам территории России и сопредельных стран обобщение, хотя и не полное,

было предпринято Н.И. Базилевич [3, 4]. При этом ею включались в сводки преимущественно лишь те работы, которые содержали: экспериментальные определения надземной и подземной фитомассы, годичного опада, продукции, данные о биологическом круговороте веществ. В общем объеме конкретных исследований биопродуктивности лесов в период МБП данных о годичной продукции было в несколько раз меньше, чем данных о фитомассе.

Интерес к оценкам биологической продукции повторно возродился при разработке проблемы глобальных изменений климата. Наиболее принятая интерпретация климатических изменений связывает их с антропогенным увеличением содержания парниковых газов в атмосфере, в первую очередь двуокиси углерода. Первичная секвестрация атмосферного углерода за счет связывания его в органические формы происходит только при фотосинтезе. Дальнейшая секвестрация обязана процессам замедления эмиссии углерода прежде всего через консервацию органического вещества в многолетних органах живых растений (древесина) и в растительных остатках (торф, лесная подстилка, мертвые древесные остатки) [16]. Приоритетной остается первичная (фотосинтетическая) продуктивность, которая количественно выражается годичными величинами валовой и чистой первичной продукции. По-

\* Исследование поддерживалось ФЦНТПР № 16 “Глобальные изменения природной среды и климата” и грантами РФФИ (97-04-48005, 00-04-48036).

этому оценка *NPP* становится необходимой частью для построения глобальных и региональных бюджетов углерода, для моделирования динамики атмосферно-биосферных связей при разных сценариях климата и т. п.

Методологические подходы к определению биологической продуктивности различаются существенно. В период МБП доминировал преимущественно эмпирический подход, ориентированный на исследование типовых экосистем различных природных зон. Результатом были средние оценки продукции для изученных экосистем (в т га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup> или кг м<sup>-2</sup> год<sup>-1</sup>). При обобщении этих данных во главу угла ставились географические и экологические закономерности в изменчивости средних величин продукции [3, 4]. Притом обобщенные оценки по зонам выражались на “восстановленный” растительный покров, т. е. без учета его современного состояния.

В период 80-90-х годов, напротив, первоочередной стала задача получения интегральных величин *NPP* для территорий как региональной (континенты, части света, государства и др.), так и природной дифференциации (биомы, зоны, экорегионы). Общепринятый методологический подход к получению таких оценок можно назвать картографическим. Он заключается в выполнении следующих операций: выбор той или иной географической основы (например, карты растительности или ландшафтов); подбор для отдельных контуров соответствующей информации по элементарным экосистемам; усреднение данных в пределах контура; умножение средних значений на площади соответствующих контуров; суммирование оценок по всем контурам карты. Таким способом были получены, например, оценки чистой первичной продукции для лесов бывшего Советского Союза [22] и наземных экосистем России [23], причем источником для расчетов служили данные из сводок [3, 4].

Иной по содержанию подход использован в работах [5, 12, 13], в которых продукция оценивается по содержанию хлорофилла растений-доминантов различных ботанико-географических формаций России. При этом источником информации для оценки запасов хлорофиллоносных тканей служили результаты МБП.

Использование единого источника эмпирической информации приводит к получению по разным методикам достаточно близких суммарных оценок *NPP* (выраженных в углероде): 4410 Мт С год<sup>-1</sup> [13] и 4810 Мт С год<sup>-1</sup> [23] для наземных экосистем России и 4360 Мт С год<sup>-1</sup> для лесов бывшего Советского Союза [22].

По отношению к лесным экосистемам картографический подход вызывает ряд вопросов. В период МБП, когда основной задачей ставилось определение биологической продуктивности

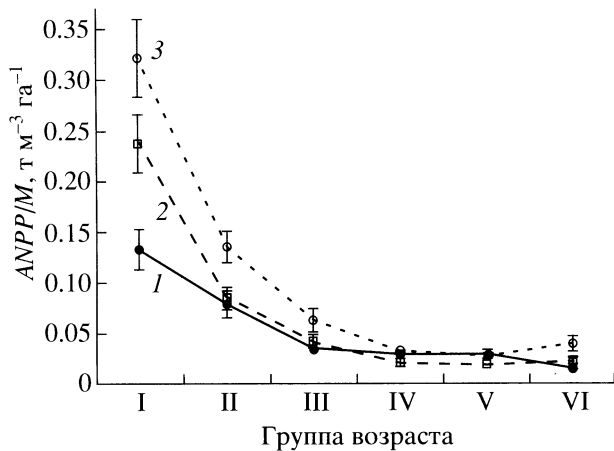
типовых природных комплексов, объектами исследований в первую очередь становились зональные лесные экосистемы, представленные высокопродуктивными, высокополнотными, чаще всего чистыми по составу древостоями [15]. Прямое проецирование этих данных на площадь лесов России приводит к игнорированию разнообразия насаждений по возрасту, полнотам и классам бонитетов, не говоря о трансформации под влиянием пожаров, рубок и иных воздействий. Так, например, по базе данных “Биологическая продуктивность лесных экосистем” [17], в которой преобладают данные МБП, средний запас спелых сосновых насаждений составляет  $275 \pm 13 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$ , тогда как по материалам государственного учета лесного фонда (ГУЛФ) средний запас спелых насаждений с преобладанием сосны равен в России лишь  $157 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$ . Аналогичная картина свойственна и насаждениям остальных лесообразующих пород, и ее вряд ли можно связать с некоторым занижением древесных запасов при лесоустройстве. Следовательно, при картографическом подходе прямое использование данных, полученных в период МБП, может привести к некоторому завышению как оценок фитомассы, так и продукции российских лесов.

Возможным выходом в этой ситуации может стать замена получаемых с карт площадных характеристик лесов России на запасы древесины, имеющиеся в материалах ГУЛФ. Последние помимо данных о площадях основных категорий земель лесного фонда содержат и информацию о запасах древесины насаждений основных лесообразующих пород по группам возраста. Ранее такой подход был успешно применен для расчетов запасов углерода в фитомассе российских лесов [8–10, 14, 21, 24, 25]. Для лесов России расчеты осуществляли на основе информации ГУЛФ о запасах по группам возраста насаждений различных лесообразующих пород с привлечением конверсионных отношений фитомасса фракций/запас древесины.

Цели настоящей работы заключаются в оценке возможностей использования тех же принципов для расчетов чистой первичной продукции и попытке построения системы конверсионных отношений *NPP* древостоя/запас ствольной древесины для насаждений основных лесообразующих пород России.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Источником исходной информации для разработки системы конверсионных отношений служила компьютерная база эмпирических данных “Биологическая продуктивность лесных экосистем” [17]. Эта база построена на основе данных по 2060 пробным площадям насаждений основных лесообразующих пород. Информация базы



**Рис. 1.** Связь с группами возраста насаждений отношений  $ANPP/M$  для сосны (1), дуба высокоствольного (2) и березы (3). Группы возраста: I – молодняки I класса возраста, II – то же II класса возраста, III – средневозрастные, IV – приспевающие, V – спелые, VI – перестойные. Вертикальные линии – стандартная ошибка

сгруппирована по следующим основным блокам: географическое положение и естественные условия; таксационные характеристики насаждений; фитомасса и продукция древесного яруса (с разделением по фракциям: стволы, ветви и побеги, листва, подземные органы); фитомасса и продукция нижних ярусов фитоценозов. База данных включает практически все доступные сведения о биологической продуктивности лесов Российской Федерации, стран СНГ и других сопредельных государств. Степень ее наполненности определяется всецело изученностью биопродуктивности экосистем древесных пород-лесообразователей.

Из 2060 пробных площадей, информация по которым имелась в исходной базе данных, лишь 581 содержала сведения по продукции той или иной фракции древостоя. По всем породам наиболее представительными (535 пробных площадей) были данные по суммарной надземной продукции древостоев ( $ANPP$ ), для отдельных фракций (стволы, ветви, корни вместе с пнями) данные по продукции содержали 305–475 пробных площадей. Следует отметить, что отношения продукции отдельных фракций к общей надземной продукции древостоев мало варьировали по группам возраста для насаждений одной породы. Например, для сосны различия между группами возраста по фракционному составу продукции были достоверно значимы (по критерию Стьюдента уровень значимости 0,05) лишь в 17% случаев. Таким образом, величину  $ANPP$  можно принять в качестве базовой (т. е. для нее определить конверсионные отношения продукция/запас), продукцию остальных фракций выразить как долю от  $ANPP$ .

Из базы данных были выбраны пробные площади с заполненными полями величин  $ANPP$  и рассчитаны их отношения к запасу насаждения ( $M$ ,  $\text{м}^3 \text{га}^{-1}$ ). Полученные отношения сгруппировали по основным лесообразующим породам (сосна, ель, пихта, лиственница, кедр, дуб высокоствольный, дуб низкоствольный, береза, осина). Породы, не названные выше, отнесли к группам “прочие твердолиственные” и “прочие мягколиственные”. Кроме того, у пород с наиболее широким ареалом (сосна, ель, лиственница и береза) отношения продукция/запас были сгруппированы по двум широтно-зональным полосам: северной (северные редколесья, северная и средняя тайга) и южной (южная тайга, широколиственные леса и лесостепь). Для всех перечисленных вариантов группировок были проведены усреднения отношений  $ANPP/M$  по 6 группам возраста (молодняки I класса возраста, молодняки II класса возраста, средневозрастные, приспевающие, спелые, перестойные). Показателем точности полученных средних значений служила стандартная ошибка среднего ( $SE$ ), оцениваемая по уравнению  $SE = STD/\sqrt{n}$ , где  $STD$  – среднеквадратичное отклонение,  $n$  – число пробных площадей.

Из 535 пробных площадей с оценками  $ANPP$  270 относились к насаждениям сосны, 67 – к насаждениям ели, на долю остальных пород пришлось лишь 198 оценок надземной продукции. Вследствие этого усреднения по группам возраста многих пород проводили на основе единичных данных, а для части пород (лиственница, кедр, дуб низкоствольный, прочие мягколиственные) некоторые группы возраста вообще не имели оценок надземной продукции. Для заполнения таких пропусков и увеличения надежности оценок были использованы уравнения, связывающие величины отношений  $ANPP/M$  с группами возраста насаждений.

Форма этих уравнений определена на основе данных по породам с максимальным числом оценок  $ANPP$  (рис. 1). Нужно отметить, что отношения надземная продукция/запас ( $ANPP/M$ ) гиперболически связаны с группой возраста насаждений: максимальны в молодняках и минимальны в группах спелых и перестойных. Эта связь удовлетворительно описывается уравнением следующего вида:

$$ANPP/M = A + B/C^N, \quad (1)$$

где  $A$ ,  $B$  и  $C$  – параметры уравнения, а  $N$  – номер группы возраста насаждения, причем значение  $N$  принимали равным 0 у молодняков I класса возраста, 2 – для молодняков II класса возраста и так далее до 5 в группе перестойных. При такой нумерации группы возраста параметры уравнения имеют очень простой физический смысл:  $A \approx ANPP/M$  для перестойных насаждений;  $A + B \approx ANPP/M$  для молодняков I класса возраста;  $C$  характеризует ско-

рость уменьшения  $ANPP/M$  от молодняков к перестойным.

Для основных лесообразующих пород России параметры  $A$ ,  $B$  и  $C$  были оценены методом минимальных квадратов. Для упрощения расчетов принималось, что  $C$  может варьировать только на уровне целых чисел. Коэффициенты детерминации ( $R^2$ ) найденных уравнений оценивали как по выборкам исходных для пробных площадей данных, так и по усредненным значениям для насаждений групп возраста.

Для насаждений одних и тех же пород и групп возраста широтно-зональные различия отношений  $ANPP/M$ , как правило, не превосходят стандартных ошибок полученных средних значений (рис. 2). Поэтому на современном уровне информационной обеспеченности возможно пренебречь широтно-зональной изменчивостью отношений  $ANPP/M$ .

Полученные уравнения были использованы для расчетов как уточненных, так и неизвестных значений отношений  $ANPP/M$  для насаждений групп возраста основных лесообразующих пород. Значения стандартных ошибок рассчитанных отношений определяли путем сравнения их с исходными выборочными данными для насаждений конкретной группы возраста. Для этого использовали уравнение:  $SE = MSD/\sqrt{n}$ , где  $MSD$  – среднеквадратичное отклонение выборочных данных от рассчитанных по уравнению (1) значений,  $n$  – число пробных площадей. При отсутствии исходных данных для какой-либо группы возраста (значение  $ANPP/M$  принадлежит к расчетным) величину  $SE$  вынужденно приравнивали к средней относительной стандартной ошибке для насаждений прочих групп возраста данной породы.

Для оценки продукции фракций и полной продукции древостоя были рассчитаны отношения продукции фракций (ствол, ветви, листва, корни вместе с пнями) к надземной. Для надземных фракций эти отношения соответствуют долям в общей надземной продукции, и их сумма равна единице. Подземная продукция рассчитывается по отношению продукции корней и пней к надземной. Полная продукция древостоя равна сумме надземной и подземной продукции.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Параметры уравнения (1) для основных лесообразующих пород лесного фонда России приведены в табл. 1. Коэффициенты детерминации ( $R^2$ ) уравнений по исходным данным изменяются от 0.20 до 0.87. Величины коэффициентов детерминации для разных пород, очевидно, в значительной мере зависят от размаха изменчивости показателей продуктивности древостоев, информация о которых содержится в базе данных. В то же вре-

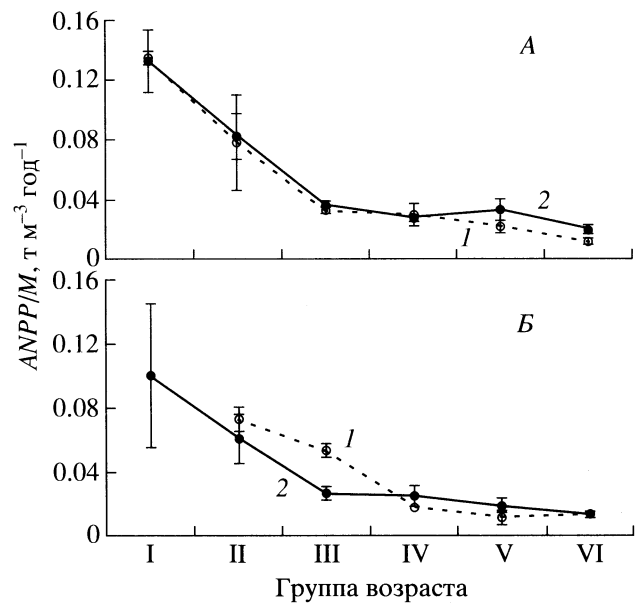


Рис. 2 Связь с группами возраста насаждений отношений  $ANPP/M$  для сосны (А) и ели (Б) по северной (1) и южной (2) широтно-зональным полосам. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

мя величины  $R^2$  уравнений при тестировании их на усредненных по группам возраста величинах достаточно высоки ( $R^2 \geq 0.7$ ), т. е. усреднение исходных данных фактически устраняет дисперсию, не связанную с возрастной изменчивостью. Другими словами, собственно возрастная динамика адекватно аппроксимируется найденными уравнениями.

Как уже отмечалось, значение параметра  $C$  характеризует скорость снижения отношений  $ANPP/M$  от молодняков к перестойным. Для большинства хвойных насаждений этот параметр равен 2 (за исключением пихты), а для лиственных большей частью – 3 (за исключением прочих твердолиственных). Таким образом, у хвойных возрастное снижение отношения  $ANPP/M$  идет более плавно, чем у лиственных.

По уравнению (1) были рассчитаны конверсионные отношения  $ANPP/M$  для насаждений отдельных возрастных групп основных лесообразующих пород (табл. 2). Величины  $ANPP/M$  для конкретных пород определяются целым рядом факторов: скоростью роста насаждений, плотностью древесины, соотношением фракций в составе надземной продукции и др. Существенно влияет на величину  $ANPP/M$  и продолжительность класса возраста, которая в ГУЛФ варьирует для основных лесообразующих пород от 10 (мягколиственные, дуб низкоствольный) до 40 лет (кедр). Насаждения кедр до 80-летнего возраста относятся к молоднякам, имея значительные запасы древесины. Последние и определяют существен-

**Таблица 1.** Параметры регрессионных уравнений  $ANPP/M = A + B/C^N$ , связывающих отношения надземной чистой первичной продукции древостоя к запасу древесины ( $ANPP/M$ ,  $\text{т м}^{-3} \text{год}^{-1}$ ) с номером группы возраста насаждения ( $N$ )

Порода, группа пород	A	B	C	Исходные данные		Групповые усреднения	
				n	R <sup>2</sup>	n	R <sup>2</sup>
Сосна	0.0106	0.122	2	270	0.330	6	0.982
Ель	0.0127	0.095	2	67	0.427	6	0.980
Пихта	0.0177	0.203	3	23	0.536	6	0.996
Лиственница	0.0134	0.066	2	12	0.247	4	0.709
Кедр	0.0110	0.015	2	8	0.198	2	1.000
Дуб высокоствольный	0.0172	0.217	3	33	0.873	6	0.998
Дуб низкоствольный	0.0139	0.264	3	14	0.483	3	0.996
Прочие твердолиственные	0.0238	0.082	2	28	0.685	6	0.922
Береза	0.0298	0.296	3	49	0.664	6	0.997
Осина	0.0138	0.386	3	20	0.547	6	0.964
Прочие мягколиственные	0.0206	0.215	3	11	0.868	2	1.000

Примечание. R<sup>2</sup> – коэффициент детерминации, n – число объектов при оценке адекватности уравнений по исходным данным пробных площадей и по групповым усреднениям.

**Таблица 2.** Конверсионные отношения  $ANPP/M$  ( $\text{т м}^{-3} \text{га}^{-1} \pm$  стандартная ошибка) для насаждений групп возраста основных лесобразующих пород России

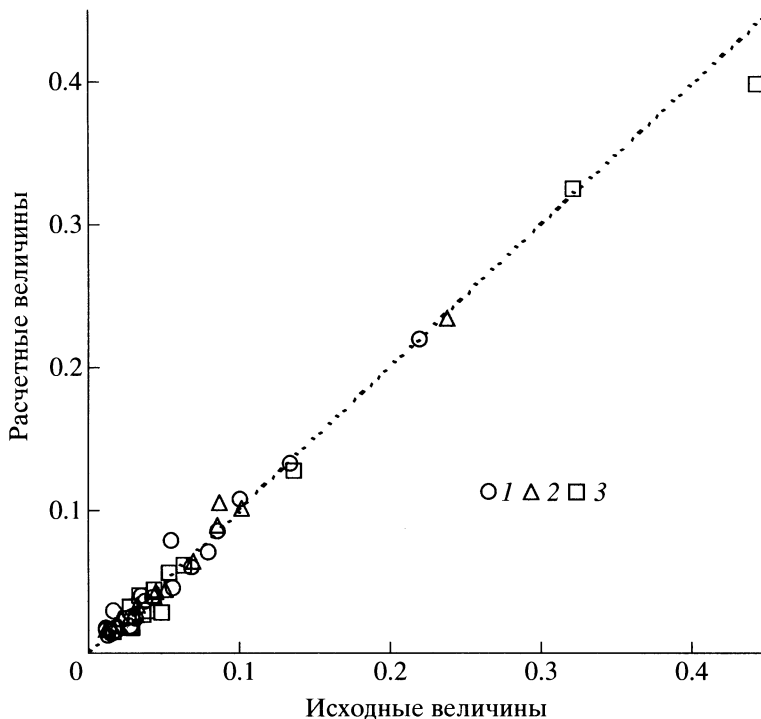
Порода, группа пород	Группа возраста					
	молодняки I класса	молодняки II класса	средне-возрастные	приспевающие	спелые	перестойные
Сосна	0.1327 ± 0.0190	0.0717 ± 0.0140	0.0411 ± 0.0015	0.0259 ± 0.0029	0.0183 ± 0.0052	0.0144 ± 0.0015
Ель	0.1079 ± 0.0389	0.0603 ± 0.0086	0.0365 ± 0.0047	0.0246 ± 0.0051	0.0186 ± 0.0034	0.0157 ± 0.0018
Пихта	0.2203 ± 0.0888	0.0852 ± 0.0115	0.0402 ± 0.0089	0.0252 ± 0.0064	0.0202 ± 0.0071	0.0186 ± 0.0043
Лиственница	0.0793 ± 0.0254	0.0463 ± 0.0128	0.0299 ± 0.0110	0.0217 ± 0.0070	0.0175 ± 0.0056	0.0155 ± 0.0050
Кедр	0.0258 ± 0.0046	0.0184 ± 0.0033	0.0147 ± 0.0030	0.0129 ± 0.0020	0.0120 ± 0.0021	0.0115 ± 0.0020
Дуб высокоствольный	0.2344 ± 0.0233	0.0896 ± 0.0103	0.0413 ± 0.0053	0.0252 ± 0.0009	0.0199 ± 0.0024	0.0181 ± 0.0042
Дуб низкоствольный	0.2781 ± 0.0372	0.1020 ± 0.0195	0.0433 ± 0.0033	0.0237 ± 0.0032	0.0172 ± 0.0023	0.0150 ± 0.0020
Прочие твердолиственные	0.1062 ± 0.0193	0.0650 ± 0.0087	0.0444 ± 0.0046	0.0341 ± 0.0058	0.0289 ± 0.0043	0.0263 ± 0.0032
Береза	0.3255 ± 0.0318	0.1283 ± 0.0139	0.0626 ± 0.0107	0.0407 ± 0.0036	0.0334 ± 0.0045	0.0310 ± 0.0070
Осина	0.4003 ± 0.1466	0.1426 ± 0.0336	0.0568 ± 0.0055	0.0281 ± 0.0055	0.0186 ± 0.0042	0.0154 ± 0.0034
Прочие мягколиственные	0.2351 ± 0.0565	0.0921 ± 0.0221	0.0444 ± 0.0065	0.0285 ± 0.0095	0.0232 ± 0.0056	0.0214 ± 0.0051

но меньшие отношения  $ANPP/M$  по сравнению с другими породами. Молоднякам мягколиственных пород (возраст до 20 лет) к тому же свойственна и высокая скорость роста, что и определяет максимальные значения  $ANPP/M$ . Материалы табл. 2 однозначно свидетельствуют о наиболее высоком продукционном потенциале молодняков и средневозрастных насаждений.

На рис. 3 представлено сравнение расчетных значений  $ANPP/M$  и исходных усреднений для на-

саждений групп возраста хвойных, твердолиственных и мягколиственных пород. Точки на рисунке тесно располагаются вблизи линии  $y = x$ , что свидетельствует о хорошем соответствии расчетных и исходных значений.

В насаждениях различных лесобразующих пород 40–66% надземной  $NPP$  приходится на ствол, 6–24% на ветви, 23–45% на листву и хвою (табл. 3). Независимо от состава пород соотношение в надземной  $NPP$  стволов, ветвей и листвы



**Рис. 3.** Сравнение отношений  $ANPP/M$ , рассчитанных посредством усреднения исходных данных и на основе уравнений, для групп возраста насаждений основных лесообразующих пород: 1 – хвойных, 2 – твердолиственных, 3 – мягколиственных. Штриховая линия  $y = x$ .

можно округленно принять равным 50 : 15 : 35. Отношение продукции корней и пней к надземной продукции варьирует от 0.12 до 0.23. Согласно [2], в надземной фитомассе доля стволов закономерно увеличивается с возрастом древостоя, тогда как соотношение стволов, ветвей и листьев в надземной продукции остается достаточно стабильным. В результате и в старших группах воз-

раста значительная доля надземной продукции приходится на листву.

Используя информацию ГУЛФ о запасах насаждений и приведенные в табл. 2 и 3 нормативные показатели, можно рассчитывать  $NPP$  древостоев лесных экосистем. Выполненный нами предварительный расчет  $NPP$  древостоев лесных насаждений России приведен в табл. 4. Для этого

**Таблица 3.** Отношения  $NPP$  фракций к общей надземной  $NPP$  (доли  $\pm$  стандартная ошибка) для основных лесообразующих пород России

Порода, группа пород	Фракции надземной $NPP$			Отношение $NPP$ подземная/надземная
	стволы	ветви	листва	
Сосна	$0.509 \pm 0.008$	$0.169 \pm 0.005$	$0.322 \pm 0.005$	$0.170 \pm 0.008$
Ель	$0.476 \pm 0.018$	$0.153 \pm 0.011$	$0.371 \pm 0.015$	$0.234 \pm 0.017$
Пихта	$0.499 \pm 0.023$	$0.171 \pm 0.012$	$0.329 \pm 0.024$	$0.211 \pm 0.020$
Лиственница	$0.517 \pm 0.085$	$0.168 \pm 0.029$	$0.315 \pm 0.024$	$0.164 \pm 0.009$
Кедр	$0.545 \pm 0.058$	$0.064 \pm 0.012$	$0.390 \pm 0.043$	$0.126 \pm 0.018$
Дуб высокоствольный	$0.396 \pm 0.027$	$0.179 \pm 0.020$	$0.425 \pm 0.022$	$0.186 \pm 0.055$
Дуб низкоствольный	$0.491 \pm 0.017$	$0.120 \pm 0.022$	$0.389 \pm 0.026$	$0.187 \pm 0.024$
Прочие твердолиственные	$0.452 \pm 0.022$	$0.239 \pm 0.019$	$0.309 \pm 0.015$	$0.187 \pm 0.024$
Береза	$0.438 \pm 0.019$	$0.116 \pm 0.008$	$0.446 \pm 0.017$	$0.229 \pm 0.028$
Осина	$0.549 \pm 0.029$	$0.127 \pm 0.012$	$0.324 \pm 0.027$	$0.140 \pm 0.018$
Прочие мягколиственные	$0.657 \pm 0.040$	$0.113 \pm 0.020$	$0.230 \pm 0.030$	$0.187 \pm 0.024$

Таблица 4. Чистая первичная продукция древостоев основных лесообразующих пород России

Порода, группа пород	Площадь, 10 <sup>6</sup> га	Запас, 10 <sup>6</sup> м <sup>3</sup>	Чистая первичная продукция древостоев			
			надземная		полная, т год <sup>-1</sup> (общая), т га <sup>-1</sup> год <sup>-1</sup> (средняя)	
			10 <sup>6</sup> т год <sup>-1</sup>	т га <sup>-1</sup> год <sup>-1</sup>	10 <sup>6</sup> т год <sup>-1</sup>	т га <sup>-1</sup> год <sup>-1</sup>
Сосна	114.9	14638	437.3 ± 56.0	3.8 ± 0.5	511.6 ± 69.1	4.5 ± 0.6
Ель	75.9	10090	219.0 ± 36.3	2.9 ± 0.5	270.3 ± 48.5	3.6 ± 0.6
Пихта	14.4	2446	64.3 ± 17.7	4.5 ± 1.2	77.9 ± 22.7	5.4 ± 1.6
Лиственница	263.7	22917	483.0 ± 160.3	1.8 ± 0.6	562.2 ± 190.9	2.1 ± 0.7
Кедр	39.9	7592	104.3 ± 19.2	2.6 ± 0.5	117.4 ± 23.5	2.9 ± 0.6
Дуб высокоствольный	3.8	453	17.5 ± 2.0	4.6 ± 0.5	20.8 ± 3.4	5.5 ± 0.9
Дуб низкоствольный	3.0	319	11.1 ± 1.2	3.7 ± 0.4	13.2 ± 1.6	4.4 ± 0.6
Прочие твердолиственные	10.5	1087	34.9 ± 4.7	3.3 ± 0.4	41.4 ± 6.4	3.9 ± 0.6
Береза	88.0	8520	419.4 ± 64.0	4.8 ± 0.7	515.3 ± 90.3	5.9 ± 1.0
Осина	18.9	2741	89.7 ± 19.1	4.7 ± 1.0	102.3 ± 23.4	5.4 ± 1.2
Прочие мягколиственные	6.6	845	29.9 ± 6.0	4.6 ± 0.9	35.3 ± 7.8	5.4 ± 1.2
Все породы вместе	639.4	71649	1910.5 ± 386.5	3.0 ± 0.6	2267.6 ± 487.6	3.5 ± 0.8

из базы данных ГУЛФ по состоянию на 1 января 1993 г. [11] была выбрана информация по запасам насаждений основных лесообразующих пород (форма 2, раздел 1) в разрезе групп возраста. Далее умножением запасов на конверсионные отношения (табл. 2) рассчитывались величины *ANPP*, а с использованием последнего столбца из табл. 3 определена подземная *NPP*. Сумма надземной и подземной продукции составила оценку полной *NPP* древостоев, а сумма значений *NPP* по всем группам возраста соответствовала *NPP* насаждений данной породы. При расчетах стандартных ошибок продукции предполагалось, что информация базы данных ГУЛФ, не содержит существенных погрешностей.

Для площади  $639.4 \times 10^6$  га надземная *NPP* древостоев составила  $1910.5 \pm 386.5$  Мт сухого вещества в год, а полная –  $2267.6 \pm 487.6$  Мт год<sup>-1</sup>. Максимальная доля продукции приходится на насаждения лиственницы ( $562.2 \pm 190.9$  Мт год<sup>-1</sup>), хотя по сравнению с площадью ее насаждений в лесном фонде России (41%) представительство этой породы в общей для страны *NPP* уменьшается до 25%. Это связано с тем, что древостой лиственницы в среднем по России имеют наименьшую величину *NPP* (2.1 т га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>).

Отметим, что приведенные в табл. 2 отношения *ANPP/M* для лиственницы лишь незначительно меньше, чем у ели, и заметно больше, чем у кедра. Поэтому низкие средние значения *NPP* лиственницы связаны с небольшими величинами средних запасов ее древостоев по данным ГУЛФ (87 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup> против 133 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup> у ели и 190 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup> у кедра). Из хвойных максимальную среднюю величину пол-

ной *NPP* имеют насаждения пихты (5.5 т га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>), из твердолиственных – дуба высокоствольного (5.5 т га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>), из мягколиственных – березы (5.9 т га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Интерпретация в экологических понятиях (фитомасса, запас углерода, депонирование углерода) информации ГУЛФ стала к настоящему времени одним из распространенных методических приемов в исследованиях биосферных функций лесов России [8, 9, 10, 14, 20, 21]. По отношению к фитомассе такой подход вполне очевиден. Через плотность древесины и видовые высоты запасы древостоев напрямую связаны с фитомассой ствола. В свою очередь соотношения между фитомассой стволов и остальных фракций деревьев и древостоев достаточно устойчивы и для каждой древесной породы рано стабилизируются в возрастной динамике [2]. Это и определяет возможность прямой конверсии запасов насаждений в фитомассу и запасы углерода посредством верифицированных по эмпирическим данным конверсионных отношений [7, 14, 21]. Первичная продукция, напротив, относится к динамическим, связанным с экофизиологическими процессами параметрам лесной экосистемы. Связь *NPP* с запасами насаждений не вполне очевидна и потому предложенный в настоящей работе метод требует пояснений.

Одним из главных факторов, обуславливающих продуктивность лесонасаждений, принято считать площадь листовой поверхности, называемый индексом листовой поверхности (*LAI*) [18]. Последняя в свою очередь через видоспецифич-

**Таблица 5.** Средний запас насаждений основных лесообразующих пород (данные ГУЛФ), поступление фотосинтетически активной радиации (ФАР) за период с температурой  $\geq 5^\circ\text{C}$  и их отношение для трех широтно-зональных полос на территории Российской Федерации

Территория	Широтная полоса	Запас, $\text{м}^3 \text{га}^{-1}$	ФАР, $\text{МДж га}^{-1}$	ФАР/запас, $\text{МДж м}^{-3}$
Европейско-Уральская часть России	Северная	97.3	103.2	1.06
	Средняя	119.5	127.2	1.06
	Южная	150.4	160.5	1.07
Азиатская часть России	Северная	58.0	79.2	1.37
	Средняя	95.0	107.1	1.13
	Южная	124.0	129.9	1.05

ные величины удельной листовой поверхности (*SLA*) тесно связана с фитомассой листы или хвои [6], а через специальные конверсионные отношения [18] и с запасом насаждения. В настоящей работе функциональная цепь “запас насаждения–фитомасса листы–*LAI*–*NPP*” аппроксимируется единым количественным показателем, т.е. *NPP/M*, связывающим первое и последнее звено.

Конверсионные отношения фитомасса листы/запас по сравнению с прочими фракциями фитомассы наиболее вариабельны в разных группах возраста [18]. Как правило, в молодняках эти отношения в 5–10 раз больше, чем в спелых и перестойных насаждениях. Сходная тенденция имеет место и для конверсионных отношений *ANPP/M* (табл. 2), что подтверждает тезис о тесной связи величин *NPP* и фитомассы листьев или хвои (через *LAI*).

Определенные вопросы может вызвать использование единых конверсионных отношений *ANPP/M* для всего ареала у пород с широким распространением (сосна, ель, лиственница, береза). Действительно, помимо *LAI* и хлорофилльного индекса [19], *NPP* древостоев в значительной степени определяется поступлением фотосинтетически активной радиации (ФАР) [1]. Поступление ФАР за вегетационный сезон (обычно выражается периодом года со среднесуточными температурами  $\geq 5^\circ\text{C}$ ) существенно варьирует как в зональном, так и в региональном плане. Так, для северной широтно-зональной полосы (принципы выделения полос приведены в [9]) европейской части России поступление ФАР за вегетационный период (устное сообщение Н.В. Зукерт) равно  $103.2 \text{ МДж га}^{-1}$ , а для южной полосы того же региона –  $160.5 \text{ МДж га}^{-1}$  (табл. 5). Аналогичные географические тренды имеют и средние запасы насаждений.

В результате отношение поступления ФАР к среднему запасу насаждения в той или иной широтной полосе варьирует в существенно меньшей степени (табл. 5). Так, для европейской части России отношение поступления ФАР к среднему запасу во всех широтных полосах близко к 1.1. Величина ФАР опосредованно заложена в числи-

тель отношения *ANPP/M*, запас же находится в знаменателе. За счет этого отношение *ANPP/M* остается стабильным для различных широтно-зональных полос (рис. 2).

Как отмечалось выше, большая часть имеющихся оценок *NPP* рассчитана картографическим методом, т. е. как произведение среднего значения *NPP* на площадь того или иного контура. В настоящей же работе вместо площадей используются величины запасов насаждений (по данным ГУЛФ), а вместо средних значений продукции – отношения *ANPP/M*. Суммарная региональная величина запаса насаждений данной породы определяется соотношениями насаждений, представленных разными группами возраста, полнот и бонитетов. Таким образом, использование интегрированных по таксационным показателям запасов насаждений в качестве основы для расчета *NPP* опосредованным образом включает учет реальной структуры насаждений по возрасту и другим таксационным признакам в конкретном регионе.

В расчете на абсолютно сухое вещество средняя величина *NPP* древостоев лесов России составила  $3.5 \pm 0.8 \text{ т га}^{-1} \text{ год}^{-1}$ . По базе данных [17], средняя *NPP* подчиненных ярусов оценена в  $2.0 \pm 0.7 \text{ т га}^{-1} \text{ год}^{-1}$ . В этом случае *NPP* лесных экосистем РФ составит  $5.5 \pm 1.5 \text{ т га}^{-1} \text{ год}^{-1}$ , или в пересчете с коэффициентом 0.5 на углерод  $2.8 \pm 0.8 \text{ т С га}^{-1} \text{ год}^{-1}$ . Эту величину можно сравнить с оценками, полученными другими исследователями. Для лесных ботанико-географических формаций [5, 13, 14] средняя *NPP* оценена в  $3.3 \text{ т С га}^{-1} \text{ год}^{-1}$ , *NPP* растительных сообществ по отношению к контурам лесных почв [23] в  $3.2 \text{ т С га}^{-1} \text{ год}^{-1}$ , для лесных экосистем бывшего Советского Союза [22] в  $3.1 \pm 1.0 \text{ т С га}^{-1} \text{ год}^{-1}$ . Все перечисленные оценки достаточно близки, а различия не превышают стандартных ошибок (для тех случаев, когда они приведены авторами). Однако полученная нами величина все же несколько меньше, что, как было показано выше, можно связать с некоторой переоценкой величины *NPP*, получаемой картографическим методом.



**Заключение.** Предложенная система конверсионных отношений *ANPP/M* совместима с принятыми в ГУЛФ формами агрегации учетных материалов, что позволяет проводить расчеты *NPP* для территорий разного масштаба, начиная с лесохозяйственных предприятий. Совместно с выполненными ранее расчетами запасов и депонирования углерода в фитомассе лесов [10] и органического углерода почв [20] расширение исследований обеспечит комплексное описание макропотоков и бюджета углерода лесов России на региональном и федеральном уровнях. В расчете на занятую основными лесобразующими породами площадь гослесфонда ( $630 \times 10^9$  га) оценка *NPP* лесов Российской Федерации составляет в первом приближении  $1800 \pm 500 \times 10^6$  т С Год<sup>-1</sup>.

\* \* \*

Авторы благодарны сотрудникам ЦЭПЛ РАН Н.В. Зукерт за предоставленные данные, характеризующие поступление ФАР для широтно-зональных полос России, и В.И. Сухих за ценные замечания при просмотре рукописи.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеев В.А. Световой режим леса. Л.: Наука, 1975. 225 с.
2. Анализ продукционной структуры древостоев / Под ред. Вомперского С.Э., Уткина А.И.. М.: Наука, 1988. 240 с.
3. Базилевич Н.И. Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. М.: Наука, 1993. 293 с.
4. Базилевич Н.И., Гребенщиков О.С., Тишков А.А. Географические закономерности структуры и функционирования экосистем. М.: Наука, 1986. 297 с.
5. Воронин П.Ю., Ефимцев Е.И., Васильев А.А. и др. Проектное содержание хлорофилла и биоразнообразия растительности основных ботанико-географических зон России // Физиология растений. 1995. Т. 42. С. 295–302.
6. Ермолова Л. С., Уткин А. И. Удельная листовая поверхность основных лесобразующих пород России // Экология. 1998. № 3. С. 178–183.
7. Замолотчиков Д.Г., Уткин А.И., Коровин Г.Н. Определение запасов углерода по зависимым от возраста насаждений конверсионно-объемным коэффициентам // Лесоведение. 1998. № 3. С. 84–93.
8. Исаев А.С., Коровин Г.Н., Уткин А.И. и др. Оценка запасов и годичного депонирования углерода в фитомассе лесных экосистем России // Лесоведение. 1993. № 6. С. 3–10.
9. Исаев А.С., Коровин Г.Н., Сухих В.И. и др. Экологические проблемы поглощения углекислого газа посредством лесовосстановления и лесоразведения в России. (Аналитический обзор). М.: Центр экологич. политики России, 1995. 156 с.
10. Исаев А.С., Коровин Г.Н. Углерод в лесах Северной Евразии // Круговорот углерода на территории России. НТП “Глобальные изменения природной среды и климата” / Под ред. Заварзина Г.А. М.: Миннаука РФ, 1999. С. 63–95.
11. Лесной фонд России. Справочник (по учету на 01.01.93). М.: ВНИИЦлесресурс, 1995. 280 с.
12. Мокронос А.Т. Фотосинтез и изменение содержания CO<sub>2</sub> в атмосфере // Природа. 1994. № 7. С. 25–27.
13. Мокронос А.Т. Глобальный фотосинтез и биоразнообразие растительности // Круговорот углерода на территории России. НТП “Глобальные изменения природной среды и климата” / Под ред. Заварзина Г.А. М.: Миннаука РФ, 1999. С. 19–62.
14. Углерод в экосистемах лесов и болот России / Под ред. Алексеева В.А., Бердси Р.А. Красноярск: Ин-т леса СО РАН, Северо-Восточная лесн. эксперимент. станция Лесной службы США, 1994. 232 с.
15. Уткин А.И. Биологическая продуктивность лесов (методы изучения и результаты). Итоги науки и техники. Сер. Лесоведение и лесоводство. Т. 1. М.: ВИНТИ, 1975. С. 9–189.
16. Уткин А.И. Углеродный цикл и лесоводство // Лесоведение. 1995. № 5. С. 3–20.
17. Уткин А.И., Гульбе Т.А., Гульбе Я.И., Ермолова Л.С. Биопродуктивность лесных экосистем: Компьютерная база данных. М.: Ин-т лесоведения РАН, ЦЭПЛ РАН, 1994.
18. Уткин А.И., Ермолова Л.С., Замолотчиков Д.Г. Конверсионные коэффициенты для определения площади листовой поверхности насаждений основных лесобразующих пород России // Лесоведение. 1997. № 3. С. 74–78.
19. Цельникер Ю.Л., Малкина И.С. Хлорофилльный индекс как показатель годичной аккумуляции углерода древостоями леса // Физиология растений. 1994. № 3. С. 325–330.
20. Честных О.В., Замолотчиков Д.Г., Уткин А.И., Коровин Г.Н. Распределение запасов органического углерода в почвах лесов России // Лесоведение. 1999. № 2. С. 13–21.
21. Isaev A., Korovin G., Zamolodchikov D. et al. Carbon stock and deposition in phytomass of the Russian forests // Water, Air and Soil Pollution. 1995. V. 82. № 1–2. P. 247–256.
22. Kolchugina T.P., Vinson T.S. Equilibrium analysis of carbon pools and fluxes of forest biomes in the former Soviet Union // Can. J. For. Res. 1993. V. 23. № 1. P. 81–88.
23. Kudayarov V.N., Kurganova I.N. Carbon dioxide emissions and net primary production of Russian terrestrial ecosystems // Biol. Fertil Soils. 1998. V. 27. № 3. P. 246–250.
24. Lakida P., Nilsson S., Shvedenko A. Estimation of forest phytomass for selected countries of the former European USSR // Working Paper WP-95-79. IIASA, Luxenburg, Austria. 1993. 33 p.
25. Monserud R.A., Onuchin A.A., Tchebakova N.M. Needle, crown, stem and root phytomass of Pinus sylvestris stands in Russia // Forest Ecol. Manage. 1996. V. 82. № 1. P. 59–67.

## System of Conversion Ratios for Calculating Net Primary Production of Forest Ecosystems by Stand Stocks

D. G. Zamolodchikov and A. I. Utkin

The conversion ratios for estimating the aboveground production of stands by their stocks are found for basic forest-forming species of Russia. The conversion ratios are obtained using the regression equations verified on the basis of analyzing the original database on productivity of forest ecosystems. The ratios of aboveground production to underground one were used for evaluating the total primary production of stands. The net primary production (*NPP*) of stands composed of main forest-forming species was calculated for their area in the state forest fund ( $639.4 \times 10^9$ ). The aboveground *NPP* of stands is estimated at  $1910.5 \pm 386.5$  Mt of dry matter for a year, the total stand production of stands,  $2267.6 \pm 487.6$  MT  $\text{yr}^{-1}$ . The mean *NPP* of forests in Russia is  $3.5 \pm 0.8$  t  $\text{ha}^{-1}$   $\text{yr}^{-1}$ . As the preliminary mean value of *NPP* in subordinate layers of stands is close to  $2.0 \pm 0.7$  t  $\text{ha}^{-1}$   $\text{yr}^{-1}$ , the total *NPP* of forest ecosystems within the Russian forest fund equals  $5.5 \pm 1.5$  t  $\text{ha}^{-1}$   $\text{yr}^{-1}$ .