



Размерно-массовая аллометрия и распределение биомассы двух видов лиственницы растущий в зоне вечной мерзлоты в Сибири

Такуя Кадзимото^{а, *}, Ёдиро Мацуура^б, Акира Осава^с, Анатолий Петрович Абаимов^г,
Зырянова Ольга^г, Александр Петрович Исаев^е, Даниил П. Ефремов^ф,
Александровна Шигета Мори^г, Такаёси Коикэ^г

^аKyushu Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute, Kurokami 4-11-16, Kumamoto 860-0862, Japan Forestry and Forest Products

^бResearch Institute, Tsukuba 305-8687, Japan Faculty of Intercultural Communication,

^сRyukoku University, Ohtsu 520-2194, Japan VN Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Sciences,

^гКрасноярск 660036, Russia Institute of Biological Problems of Cryolithozone, Russian Academy of Sciences, Якутск

^е677891, Russia Sakha Ministry of Nature of Yakutsk, Yakutsk 67000, Russia ^гTohoku Research Center, Forestry and Forest

^фProducts Research Institute, Shimokuriyagawa 92-25, Morioka 020-0122,

Japan Boreal Forest Conservation Studies, Hokkaido University Forests, Sapporo 060-0809, Япония

Получено 20 января 2005 г.; получено в измененном виде 5 октября 2005 г.; принято 7 октября 2005 г.

Абстрактный

Мы изучили размерно-массовую аллометрию и распределение биомассы двух видов лиственницы (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. и *Larix cajanderi* Mayer), которые растут на сплошных районах вечной мерзлоты в Сибири. Образцы данных деревьев (всего $n = 27$), собранные из четырех зрелых насаждений (>100 лет), были использовано для анализа. Во-первых, чтобы определить хороший предиктор размера биомассы, были определены сайт-специфические аллометрические отношения (форма лог-линейного уравнения) полученный между сухой массой четырех компонентов (стебель, ветка, иголка и грубый корень; 5 мм в диаметре) и семью размерными переменными; диаметры стебля (высота груди, высота 30 см и основание кроны), площади заболони (высота груди и высота 30 см) и две комбинированные переменные (высота дерева диаметр-диаметр). Для всех компонентов специфичные для участка аллометрические уравнения, основанные на диаметре высоты груди (D), всегда давали высокие корреляции, как и те, которые используют другие переменные размера. Однако сравнения между древостоями специфической для участка аллометрии D-base показали, что зависимость размера (т.е. регрессия наклон) различался по массе стебля. Кроме того, масса иглы и грубого корня для данного размера (т.е. пересечение регрессии) значительно различалась среди четырех стоит. Эти факты подразумевают, что модель регрессии на основе D надежна для оценки биомассы с помощью аллометрии, специфичной для конкретного участка, но не подходит для разрабатывает общую (т.е. общую для всего участка) аллометрию. Во-вторых, чтобы изучить схему распределения углерода, мы оценили биомассу каждого насаждения, применив соответствующая сайт-специфическая аллометрия D-основания. Общая биомасса насаждений варьировалась от 8,6 до 33,1 Mg га⁻¹, и надземная общая/грубая корневая биомасса Коэффициент (т.е. T/R) варьировался от 1,5 до 2,6. Изменение было в основном обусловлено компромиссами между биомассой стебля и корня. Средний T/R был около 2,3, что был рассчитан для некоторых сообщенных насаждений *L. gmelinii* и *L. cajanderi* ($n = 16$), включая наши четыре насаждения. Это среднее значение T/R было чрезвычайно малым в сравнение с (5.1) сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) растет в районах несплошной или прерывистой вечной мерзлоты в Сибири. Это открытие сильно предположил, что два вида *Larix* инвестировали ежегодный прирост углерода в основном в рост корней. Мы обсудили его экологические последствия в отношении Структура древостоя и условия вечной мерзлоты и азота в экосистеме лиственничной тайги.

© 2005 Elsevier BV Все права защищены.

Ключевые слова: аллометрия; распределение биомассы; *Larix cajanderi*; *Larix gmelinii*; вечная мерзлота; Сибирь

1. Введение

Ожидается, что бореальные леса окажут значительное влияние на глобальную углеродный баланс, хотя пока еще неясно, будут ли они функция чистого поглотителя или источника углерода в условиях глобального потепления

(Oechel et al., 1993; Goulden et al., 1998; Schulze et al., 1999; Чапин и др., 2000; Джарвис и др., 2001). Запасы углерода и чистые Первичная продукция бореальных лесов хорошо изучена в несплошные и/или прерывистые районы вечной мерзлоты на Аляске (Ван Клив и др., 1983, 1986; Форт и др., 1996), северный Канада (Gower et al., 2001; Bhatti et al., 2002) и Европа (Шульце, 2000), где преобладают вечнозеленые хвойные деревья. Многие Исследования в вечнозеленой тайге подчеркнули, что вклад корни, особенно мелкие корни, к общей чистой первичной продукции составили

* Автор-корреспондент. Тел.: +81 96 343 3168; факс: +81 96 344 5054.

Адрес электронной почты: tkaji@ffpri.affrc.go.jp (Т. Кадзимото).

относительно большой по сравнению с другими лесными экосистемами (например, Ruess et al., 1996; Steele et al., 1997). Это говорит о том, что точная оценка подземной биомассы и продукции является ключевым вопросом для понимания потока углерода в экосистемах бореальных лесов (Li et al., 2003).

В бореальных лесах центральной и восточной Сибири преобладают двумя видами лиственницы (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. и *Larix cajanderi* Mayer) соответственно, где поверхности земли непрерывно подстилаются вечной мерзлотой (Абаимов, 1995). Эти виды лиственницы по сути схожи, хотя есть некоторые различные характеристики, касающиеся воспроизводства, например, морфология шишек и частота производства семян (Абаимов, 1995). Из-за их огромных площадей обитания и потенциально больших пулов углерода (Алексеев и Бердси, 1998), сибирская лиственничная тайга может вносить значительный вклад в глобальный поток углерода. Однако большинство предыдущих исследований касались только надземных компонентов (Поздынаков и др., 1969; Усольцев, 2001), и у нас пока недостаточно знаний о ее подземных запасах углерода и круговороте.

В некоторых предыдущих исследованиях сообщалось, что распределение биомассы в грубые корни было значительно большим (30–40% от общей биомассы) в зрелых насаждениях *L. gmelinii* (например, Khlynovskaya et al., 1988; Kanazawa et al., 1994). Kajimoto et al. (1999, 2003) также показали, что зрелые деревья *L. gmelinii* развивали горизонтально хорошо расширенные, поверхностные корневые системы, и в конечном итоге леса (>100 лет), вероятно, были полностью закрыты под землей густой корневой сетью. Скорее ориентированные на корни инвестиции углерода, приводящие к развитию такой эксплуататорской корневой сети, могут быть в первую очередь объяснены положительной реакцией роста особей лиственницы на ограничение поглощения питательных веществ из почвы (Kajimoto et al., 1999). В частности, азот в почве указывается как основной фактор, ограничивающий рост деревьев в этой лиственничной экосистеме, например, накопление надземной биомассы в насаждениях *L. gmelinii* резко снизилось из-за отсутствия доступности азота в почве после достижения определенного возраста (около 100 лет).

(Шульце и др., 1995). Чтобы понять поток углерода в экосистеме в связи с условиями вечной мерзлоты, нам необходимо больше данных о биомассе корней и продукции, основанных на надежном методе оценки.

Аллометрическое уравнение размер-масса является наиболее стандартным способом оценки биомассы леса, а диаметр ствола на высоте груди известен как простой и хороший предиктор биомассы как надземных компонентов, так и корней (например, Каризуми, 1974; Сантантонио и др., 1977; Тер-Микаэлян и Корзухин, 1997). Однако в качестве лучших предсказателей предлагаются несколько других переменных: диаметр ствола у основания кроны или площадь заболони для массы хвои и ветвей (Шинозаки и др., 1964; Пирсон и др., 1984; Комо и Кимминс, 1989; Борман, 1990; Осава, 1990) и диаметры ствола в нижних положениях для грубой корневой массы (Хейнс и Гауэр, 1995; Бонд-Ламберти и др., 2002; Гуань и Ченг, 2003). Необходимо определить такие хорошие параметры размера для разработки надежного аллометрического уравнения для целевого вида.

Кроме того, нам следует дополнительно изучить применимость так называемой общей (или общей для данного участка) аллометрии, которая может быть получена путем объединения выборочных данных с различных участков, если мы применим ее для оценки запасов углерода для данного целевого насаждения.

виды (например, Jokela et al., 1986; Bond-Lamberty et al., 2002).

В этой статье мы изучили аллометрию размер-масса и распределение биомассы *L. gmelinii* и *L. cajanderi* на основе данных образцов деревьев, собранных из четырех различных зрелых (>100 лет) насаждений. Во-первых, мы проверили предположение о том, что аллометрия, специфичная для участка, с использованием диаметра на высоте груди в качестве независимой переменной размера надежна для оценки биомассы, включая грубые корни. Во-вторых, мы сравнили такую аллометрию, специфичную для участка, среди четырех исследуемых насаждений и обсудили применимость аллометрии, общей для участка, которая была получена путем объединения всех данных образцов. Наконец, мы обсудили схему распределения биомассы двух видов *Larix*, сосредоточившись на ранее предложенной гипотезе: ежегодный прирост углерода в основном распределяется в корни за счет надземного древесного роста (Kajimoto et al., 1999). Для этой цели мы проанализировали имеющиеся данные о биомассе насаждений *Larix* и сравнили соотношение ее надземной общей биомассы и биомассы корней с показателями других типов леса, особенно лесов из сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в районах с несплошной или прерывистой вечной мерзлотой в Сибири.

2. Материалы и методы

2.1 Места проведения исследований

Полевые измерения и отбор проб деревьев проводились в трех разных местах в пределах сплошной зоны вечной мерзлоты в Сибири. Два участка были расположены в Восточной Сибири; один находился в нижней дельте реки Колымы (примерно в 70 км к западу от Черского; 69°N160°E, 100 м над уровнем моря), а другой — в верхнем течении реки Индигирка (примерно в 100 км к западу от Оймякона; 63°N145°E, 1160 м), где преобладали редкие леса *L. cajanderi*. Участок Оймякон находился вблизи высотной границы леса *L. cajanderi* в этом регионе. Другой участок был расположен в Центральной Сибири, вдоль реки Кочечум (рукав реки Нижняя Тунгуска) недалеко от города Тура (64°N100°E; 160 м), где *L. gmelinii* был распространен преимущественно.

На всех участках исследования напочвенная растительность представлена кустарничками семейства Ericaceae (например, *Ledum palustre* L., *Vaccinium vitis-idaea* L. и *V. uliginosum* L.), а также некоторыми лишайниками (например, *Cladonia*, *Cetraria* spp.) и мхами; они являются основными компонентами спелых лиственничных лесов в зоне вечной мерзлоты (Абаимов и др., 2000). Климат резко континентальный, хотя местный климат может несколько отличаться, например, летняя температура (средняя июля) составляет 9,6 °C в Чокурдахе (ближайшая метеостанция Черского), что ниже, чем 15,3 °C в Верхоянске (близ Оймякона) или 16,3 °C в Туре (Справочник по климату СССР, 1969; другие неопубликованные источники). Типы почв обычно классифицируются как криосоли в соответствии с WRB (FAO, 1998) или гелисоли в таксономии почв США (Soil Survey Staff, 1998), а более подробные типы почв следующие: турбическая криосоли на исследуемом участке Черского, лептическая криосоли в Оймяконе и гаплическая или оксиаквическая криосоли в Туре (Мацуура и Абаимов, 1999, 2000; другие неопубликованные данные).

2.2 Полевые измерения и отбор проб

Мы создали один исследовательский участок в каждом из двух исследований. участки в Восточной Сибири; Черский (сокращенный участок СК, 0,06 га) (площадь участка) и Оймякон (участок ОМ, 0,1 га). Оба участка были почти одновозрастные насаждения *L. sajaneri* (около 155 и 140 лет) старый, соответственно) (таблица 1). Участок СК был расположен на ровной равнина, удаленная от ближайшего ручья (примерно 500 м), и участок ОМ находился в средней части склона, обращенного на север. Каждое место было выбран в качестве представителя окружающих лесов (например, топография, плотность деревьев и размер); размер участка был определен с учетом разницы в плотности деревьев. Для участка Тура в В центральной Сибири мы выбрали два насаждения *L. gmelinii* с разного возраста; молодые почти одного возраста (участок W1, около 100 лет) старые, 0,015 га) и разновозрастные спелые насаждения (участок C1, 100–280 лет, 0,1 га). Они располагались на противоположных склонах через реку Кочечум (примерно в 300 м друг от друга). Три одновозрастные насаждения (СК, ОМ, W1) восстановились после интенсивные пожары, и разновозрастной насаждение (C1) вероятно несколько раз сталкивались с низовыми пожарами до начала 1900-х годов (Каджимото и др., 1999, 2003 и другие неопубликованные данные).

Учет деревьев и отбор проб проводились в середине лета. с 1995 по 1998 гг. На каждом участке диаметры стеблей на высоте груди (1,3 м) (D) и основание кроны (DB), высота дерева (H), крона площадь проекции (т.е. диаметр короны по двум направлениям) и другие размеры были измерены для всех живых лиственниц выше 1,3 м. Мы выбрали образцы деревьев разных размеров, чтобы что его размерный диапазон (минимальные и максимальные особи) может охватывают почти весь диапазон D в каждой стойке. По-видимому поврежденные или нездоровые деревья (например, отмирание крон) исключены из отбора. Всего было вырублено 27 деревьев (n = 7 в СК, C1, W1; n = 6 в ОМ). В трех одновозрастных древостои, возраст образцовых деревьев составил 138–178 (СК), 135–147 (ОМ) и 95–100 лет (W1), за исключением самых маленьких человек в СК (86 лет) и самый большой в ОМ (253 лет) (таблица 1). В разновозрастном старейшем насаждении (C1) возраст

возраст образцов деревьев варьировался от 99 до 281 года, но в основном превысил 200 лет (n = 5). Для каждого образца дерева свежая масса надземной части трех компоненты измерялись отдельно, а затем определялись сухая масса (высушенная в печи при температуре 85 8С) ствола с корой (wS), ветки (wB) и иглы (wL) с использованием соответствующего соотношения сухого/свежего. Сухой/свежее соотношение было получено путем взятия подвыборок из каждого компонент. Количество такой подвыборки различалось по дереву размер, например, для иголок и веток, 30–40% от общей сырой массы применялось для небольших деревьев и 5–10% для крупных деревьев. Здесь масса хвои определялась как сумма укороченных побегов и Длинно-побеговые иголки, а масса ветвей была суммой старых коротких и длинных побегов, и текущих длинных побегов. Корни были собраны вручную для 23 особей, так как корневые системы остальных четыре более крупных дерева (n = 2 в СК; n = 1 в ОМ; n = 1 в C1) были все еще частично зафиксирован в мерзлых почвах в течение каждого периода отбора проб. Сухая масса крупных корней (wR) (5 мм в диаметре) составила определяется после тщательного визуального исключения мертвых корней инспекция. Подробности определений и процедур отбора проб были описаны Каджимото и др. (1999).

2.3 Анализ данных и оценка биомассы

Для определения хорошего параметра размера, специфичного для сайта аллометрию для каждой составляющей массы мы рассматривали как D представитель независимых переменных размера и выбранных других шесть переменных как кандидаты на лучшие предикторы; диаметры стеблей на высоте 30 см (D30) и у основания кроны (DB), заболонные области на на высоте груди (SA) и на высоте 30 см (SA30), а также два комбинированные переменные (D2 H, D2 30H). Сайт-специфическая аллометрия была аппроксимируется уравнением степенной формы ($y = Ax^B$; x — размер переменная, y - сухая масса). Два коэффициента регрессии (A и B) были определены после логарифмического преобразования (натурально-базового) данные (т.е. линейное уравнение; $\ln y = B \ln x + \ln A$) с использованием Обычный метод наименьших квадратов. Значимость каждой регрессии был проверен с помощью коэффициента детерминации (r^2). Исправление

Таблица 1

Контуры участков исследований лесов Larix. Доминирующий вид *L. sajaneri* в СК и ОМ, и *L. gmelinii* в C1 и W1. Плотность деревьев и размеры были значения только для живых особей лиственницы (высота > 1,3 м)

	Восточная Сибирь		Центральная Сибирь	
	СК	ОМ	C1	B1
Местоположение сайта	Черский	Оймякон 1160	Тура	Тура
Высота (м)	100		250	250
Плотность деревьев (га ⁻¹)	1930	850	1910	5700
Закрытие навеса (ha ha ⁻¹)	0,37	0,09	0,34	0,12
Возраст (лет) диапазон (средний)	86–178 (155) 5,93	135–253 (140) 6,57	99–281 (220) 6,83	95–100 (около 95)
Диаметр стебля (см) средний (макс.)	(18,60) 4,31	(16,10) 4,46	(18,50) 5,50	2,24 (5,40)
Высота дерева (м) средняя (макс.)	(8,50)	(9,10)	(10,29)	2,66 (7,00)
Свойства почвы				
Глубина активного слоя (см)	24–40	50–60	40–80	10–20
Общий органический C (кг м ³)	15,3	21,6	14,0	23.5
Всего N (кг м ³)	1,21	1,15	6,86	1.26
Соотношение C/N	12,6	18,8	20,4	18.7

Сомкнутость полога определяется как сумма площади проекции кроны всех живых лиственниц на единицу площади земли. Возраст показывает диапазон выборочных деревьев, используемых для анализа (n = 7 в СК, C1, W1; n = 6 в ОМ), а среднее значение в скобках было определено с некоторыми дополнительными данными по выборке деревьев. Для свойств почвы, глубина активного слоя была диапазоном некоторых обследованных почвенных разрезов, а запасы углерода и азота оценивались в одном почвенном разрезе на каждом участке (Мацуура и Абаимов, 1999, 2000; другие неопубликованные данные).

Для значения A каждой регрессии применялся фактор (CF), необходимый для исправления систематического смещения, вызванного логарифмическим преобразованием (Sprugel, 1983).

В следующем анализе и оценке биомассы насаждений мы рассматривали только одну модель регрессии (т. е. аллометрию D-base). Наклон и отсекаемый элемент сайт-специфической регрессии D-base (т. е. коэффициент B и $\ln A$), определенные для каждого компонента, сравнивались между четырьмя участками с помощью анализа ковариации (ANCOVA). Независимо от существенных различий в каждом или обоих этих коэффициентах, были выведены сайт-общие аллометрические уравнения для каждого компонента и индивидуальной общей массы (w) путем объединения всех данных по выборочным деревьям ($n = 27$ для wS , wB и wL ; $n = 23$ для wR и w). Значимость каждой сайт-общей аллометрии проверялась с помощью t или дисперсионного анализа (ANOVA), а ее линейность проверялась с помощью остаточного построения графика (Zar, 1999).

Биомасса каждого насаждения была оценена путем применения аллометрии, специфичной для данного участка, к данным переписи. Общая надземная биомасса была определена как сумма ствола, ветвей и хвои, а общая биомасса насаждения была получена путем добавления грубых корней. Кроме того, для изучения применимости общей (или общей для данного участка) аллометрии к оценке биомассы для данного насаждения двух видов *Larix*, каждый компонент биомассы, полученный с помощью аллометрии, специфичной для данного участка, сравнивался с соответствующей оценкой, полученной с помощью общей для данного участка D-базовой аллометрии.

Соотношение сухой массы надземной части к грубой корневой (T/R) определялось на основе дерева: $(wS + wB + wL)/wR$. Для выявления факторов, влияющих на индивидуальные T/R , корреляции с возрастом дерева и общей массой (w) были изучены на участках исследования. Исключая эффект разницы в индивидуальном возрасте, также были протестированы корреляции T/R со следующими двумя параметрами: среднегодовые темпы роста общей массы (w/age) и высота дерева (H/age). Когда корреляции были незначительными, средние значения T/R выборочных деревьев сравнивались между четырьмя участками с помощью ANOVA, и при необходимости проводился тест множественного сравнения post hoc (HSD Тьюки).

2.4 Данные по биомассе для сравнения

Для сравнения наших оценок биомассы с оценками других насаждений *L. gmelinii* и *L. sajanensis* мы выбрали несколько опубликованных статей из набора данных по биомассе, составленного Усольцевым (2001). Определение обработанного размера корней в каждой оригинальной статье было тщательно изучено. В большинстве этих выбранных исследований биомасса корней оценивалась с учетом как грубых, так и тонких корней, и только в двух исследованиях корни рассматривались отдельно по размеру диаметра: одно насаждение *L. gmelinii* (определение грубых корней такое же, как у нас; 5 мм) (Каназава и др., 1994) и четыре насаждения *L. sajanensis* (7 мм) (Москалюк, 1980, 1984) (см. подробности в Приложении А, Таблице А.1). Во-вторых, чтобы сравнить соотношение надземной общей/корневой биомассы (т. е. T/R на уровне древостоя) этих двух видов *Larix* с другими типами бореальных лесов, мы выбрали доступные данные о биомассе насаждений сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) в Сибири (Приложение А, Таблица А.1): сосна растет в основном в регионах с несплошной или прерывистой вечной мерзлотой. В этих данных также оценивалась биомасса корней, включая как грубые, так и тонкие корни. T/R между насаждениями *Larix* и *Pinus* сравнивались

путем применения линейной регрессии к данным и проверки значимости разницы в двух наклонах регрессии (ANCOVA).

Все статистические тесты в нашем анализе проводились на основе индивидуальных данных или их среднего значения для каждого участка.

3. Результаты

3.1 Аллометрические отношения

Все специфичные для участка аллометрические уравнения размер-масса были значимыми ($p < 0,01$), за исключением одного случая (соотношение $DB-wR$ в ОМ) (таблица 2). Для массы ствола и грубого корня корреляции в аллометрии D-base (r^2 несколько улучшились, когда D30 использовался в качестве переменной размера, особенно для образцов деревьев самого молодого насаждения ($W1$). Однако два объединенных параметра, чем случаи ($D2 H$, $D2 30H$) не всегда давали более высокий r при использовании каждого из отдельных параметров (D , $D30$). Для массы ветвей и игл корреляции сайт-специфических аллометрических регрессий с DB , SA и $SA30$ не обязательно были выше, чем при использовании D .

Наклоны (т. е. коэффициент B) регрессий, специфичных для сайта, на основе D не различались между четырьмя участками, за исключением массы стебля ($F[3,19] = 3,89$, $p = 0,025$; ANCOVA) (таблица 3). Интерсепты регрессий, специфичных для сайта (т. е. $\ln A$), различались для массы хвои (wL) ($F[3,19] = 4,59$, $p < 0,025$) и массы грубого корня (wR) ($F[3,15] = 5,68$, $p < 0,01$). Когда все данные по выборочным деревьям были объединены, каждая компонента массы сильно коррелировала с $D = 0,91-0,94$; $p < 0,01$ (рис. 1). Однако линейность общей для сайта аллометрии была поставлена под сомнение для массы стебля: остаточное распределение имело тенденцию быть относительно высоким в меньших или больших классах D (рис. 1А), хотя его регрессия была значимой ($F[3,19] = 3,09$, $p = 0,091$; ANOVA), как и для других трех компонентов (таблица 3).

Индивидуальная общая масса (w) также сильно коррелировала с D для образцов деревьев каждого участка ($r > 0,92$; $p < 0,01$). Эти четыре сайт-специфические регрессии $D-w$ не различались значительно ни по наклону, ни по отсекающей ($F[3,15] = 2,09$, $1,97$, $p > 0,05$; ANCOVA) (таблица 3). Когда все данные по образцам деревьев были объединены, корреляция сайт-общей аллометрии $D-w$ была такой же высокой ($> 0,95$; $p < 0,01$), как и сайт-общей регрессии (r^2 определяется отдельно для каждого компонента (таблица 3).

3.2 Биомасса насаждений и распределение биомассы

Общая биомасса насаждений, оцененная с использованием аллометрии, специфичной для каждого участка (таблица 3), варьировалась от 8,6 ($W1$) до 33,1 Мг га⁻¹ ($C1$). (Таблица 4). На всех участках относительная доля биомассы была наибольшей для стеблей (колебалась в пределах 45–61%; в среднем 54%), за которыми следовали грубые корни (28–40%; 33%), ветви (9–12%; 10%) и хвоя (2,0–3,5%; 3%). Наблюдались компромиссы в распределении биомассы между стеблями и корнями, например, доли стебля (61%) и грубых корней (28%) в ОМ были самыми высокими и самыми низкими соответственно, и наоборот (45%, 40%) в СК.

Соотношение надземной биомассы и биомассы грубых корней варьировалось от 1,5 (СК) до 2,6 (ОМ) (таблица 4).

Оценка общей биомассы насаждений, полученная с помощью применения общей для участка аллометрии (рис. 1, табл. 1), варьировалась от 10,8 ($W1$) до

Таблица 2

Коэффициенты детерминации (r^2) в аллометрических уравнениях, специфичных для конкретного участка ($y = Ax^b$) для каждой массы компонента y (ствол wS , ветвь wB , игла wL и грубый корень wR), с семь параметрами размера (x)

Параметр		Коэффициент детерминации r^2			
y	x	СК	ОМ	С1	В1
Стебель wS (кг)	D30(см)	0,980***	0,993***	0,976***	0,908***
	D30 (см)	0,995***	0,993***	0,993***	0,989***
	ДБ(см)	0,944 ***	0,872**	0,939***	0,920***
	СА (см2)	0,910 ***	0,867**	0,970***	0,789**
	SA30 (см2)	0,918***	0,939**	0,942***	0,955***
	D2 H (см3)	0,980***	0,995***	0,984***	0,906***
	D2 30Hδ см3Р	0,996***	0,999***	0,992***	0,989***
Отделение wB (кг)	Д (см)	0,976***	0,950***	0,981***	0,841**
	D30 (см)	0,924***	0,909**	0,988***	0,852**
	ДБ (см)	0,892**	0,877**	0,867**	0,936***
	СА (см2)	0,966***	0,911 **	0,988***	0,863**
	SA30 (см2)	0,949***	0,924**	0,960***	0,920***
	D2 H (см3)	0,973***	0,939**	0,980***	0,834**
	D2 30Hδ см3Р	0,942***	0,912 **	0,979***	0,861**
Игла wL (кг)	Д (см)	0,973***	0,966***	0,981***	0,843**
	D30 (см)	0,915***	0,939**	0,991***	0,875**
	ДБ (см)	0,888**	0,871 **	0,900**	0,956***
	СА (см2)	0,975***	0,945**	0,982***	0,866**
	SA30 (см2)	0,915***	0,959***	0,944***	0,952***
	D2 H (см3)	0,972***	0,959***	0,982***	0,838**
	D2 30H δ см3Р	0,937***	0,942**	0,982***	0,882**
Корень грубый wR (кг)	Д (см)	0,971**	0,993***	0,929**	0,933***
	D30 (см)	0,986***	0,973**	0,940**	0,953***
	ДБ (см)	0,989***	0,707 нс	0,908**	0,895**
	СА (см2)	0,901*	0,860*	0,880**	0,807**
	SA30 (см2)	0,942**	0,975**	0,821 *	0,912***
	D2 H (см3)	0,974**	0,978**	0,934**	0,930***
	D2 30H δ см3Р	0,988***	0,968**	0,934**	0,967***

Количество образцов деревьев на каждом участке следующее: $n = 7$ в СК, С1 и W1 и $n = 6$ в ОМ для wS , wB и wL ; $n = 5$ в СК и ОМ, $n = 6$ в С1 и $n = 7$ в W1 для wR . ns: незначительно.

* Уровень значимости: $p < 0,05$

** Уровень значимости: $p < 0,01$

*** Уровень значимости: $p < 0,001$

26,3 Мг га⁻¹ (таблица 5). При сравнении с соответствующим

Оценки по сайт-специфической аллометрии (таблица 4), сайт-общая регрессия недооценила биомассу всех компонентов

на двух участках (СК, С1), в то время как в самом молодом он переоценен

стенд (W1). Отклонения оценки от оценки по конкретным участкам

аллометрия была относительно большой для иглы (от 22 до 78%) и

грубый корень (от 27 до 44%), чем у стебля (от 23 до 14%) и

ветвь (от 20 до 41%). Когда надземная общая биомасса была

по сравнению с предыдущими годами такие отклонения сократились до <20%.

3.3 Распределение по отдельным деревьям

Индивидуальные значения T/R варьировались от 0,76 до 2,71. Средние значения

индивидуальные значения T/R значительно различались среди четырех участков

($F[3,15] = 5,77$, $p = 0,006$; ANOVA); выборочные деревья С1 имели

меньшее среднее значение T/R (1,4), чем у ОМ (2,2) и W1 (2,1)

($p < 0,05$; HSD Тьюки). В пределах каждого участка отдельные T/R делали

не коррелирует ни с возрастом дерева, ни с общей массой (w) ($p > 0,05$)

(Рис. 2А и Б). Также не было выявлено корреляций между T/R

и среднегодовые темпы прироста общей массы (вес/возраст) и деревьев

рост (В/возраст) ($p > 0,05$)(рис. 2С и D) на каждом графике, за исключением

для одного случая: T/R был положительно связан с H/возрастом для выборки

деревья ОМ ($r^2 = 0,79$; $p < 0,05$).

4. Обсуждение

4.1 Применимость аллометрии, общей для данного участка

Для сайт-специфической аллометрии корреляции всех D-оснований

регрессии были такими же высокими, как и соответствующие регрессии с использованием

другие семь переменных размера (таблица 2). Даже для ветви и иглы

масса, корреляции не всегда улучшались при использовании других

переменные, такие как диаметр основания кроны (ДК) или площадь заболони

(SA), хотя эти два параметра известны как лучшие

предикторы для многих видов хвойных (например, Waring et al., 1980;

Пирсон и др., 1984; О'Хара, 1988; Комо и Кимминс,

1989; Осава, 1990). Для грубых корней регрессии, специфичные для участка

использование D показало такие же корреляции, как и при использовании корня

Диаметр в нижнем положении (D30). Диаметр на высоте груди был

указан как хороший предсказатель для грубой корневой биомассы в Норвегии

еловые (Picea abies L. Karst.) насаждения (Дрексларе и Грубер,

1999). Эти результаты подтверждают наше предположение о том, что сайт D-base-

Таблица 3

Коэффициенты сайт-специфических и сайт-общие аллометрических уравнений между диаметром стебля (D; см) и массой стебля (wS), ветви (wB), хвои (wL), грубого корня (wR) и индивидуальный итог (w)

Компонент у	Сайт-специфическая аллометрия						Общая аллометрия
	Коэффициенты	СК	ОМ	С1	В1	F-значение	
вС (кг)	A	1.13 101	1.40 101	1,76 101	2.64 101	1,39 нс	1,90 101
	Б	2.04	1.96	1.96	1.39	3,89*	1,81 (3,09, р = 0,09)
	р ²	0,98	0,99	0,98	0,91	–	0,95
	CF	1.02	1.01	1,05	1,06	–	1.05
вБ (кг)	A	3,96 102 1,91	5,96 102 1,48	5,60 102 1,69	3,99 102 1,70	0,55 нс	4,28 102
	Б	0,98	0,95	0,98	0,84	2,33 нс	1,79(1,41, р = 0,25)
	р ²	1,02	1,03	1,03	1,19	–	0,94
	CF					–	1.07
вес (кг)	A	1,06 102 1,94	1,86 102 1,31	2,27 102 1,58	1,38 102 1,60	4,59*	1,48 102
	Б	0,97	0,97	0,98	0,84	1,37 нс	1,68(0,48, р = 0,50)
	р ²	1,02	1,02	1,02	1,16		0,92
	CF						1.09
вР (кг)	A	9,71 102 2,07	1,28 101 1,63	3,34 101 1,46	1,55 101 1,42	5,68**	1,71 101
	Б	0,97	0,99	0,93	0,93	2,02 нс	1,67(0,13, р = 0,72)
	р ²	1,04	1,00	1,08	1,05		0,91
	CF						1.09
вес (кг)	A	2.57 101	3.46 101	5.91 101	4.71 101	2,09 нс	4.39 101
	Б	2.04	1.75	1.65	1.43	1,97 нс	1,70 (2,15, р = 0,16)
	р ²	0,98	0,99	0,97	0,92		0,95
	CF	1.02	1.00	1.05	1.06		1.05

Аллометрия выражается уравнением степенной формы ($y = ADB$). Количество деревьев-образцов, используемых для каждой регрессии, указано в Таблице 2. Общая для сайта аллометрия получено путем объединения всех данных (n = 27 для wS, wB и wL; n = 23 для wR и w). Каждое значение A скорректировано с помощью CF. Все регрессии, специфичные для сайта, значимы при $p = 0,01$, и различия коэффициентов среди четырех регрессий, специфичных для конкретного участка, показаны с помощью F-значений с уровнями значимости, ns; незначимо при $p = 0,05$; ANCOVA). Результаты ANOVA для общей для сайта аллометрии показаны в скобках (значение F, уровень p).

* $p < 0,025$. p

** $< 0,01$.

Специфическая аллометрия — простая и надежная модель для оценки все компоненты биомассы спелых насаждений *L. gmelinii* и/или *L. каджандери*.

Однако такая простая регрессионная модель (т.е. D-base аллометрия) недостаточна для развития сайт-общей аллометрии. По крайней мере для стволовой массы, наклоны четырех сайт-специфических регрессии различаются (таблица 3), а регрессия, общая для всего сайта который получен путем объединения всех выборочных данных, как правило, теряет свою линейность (рис. 1А). Эта модель не срабатывает из-за того, что только самый молодой насаждение (W1) (B = 1,39) имеет гораздо меньший наклон регрессии, специфичный для участка, чем у других более старых насаждений (B = 1,96–2,04). Образцы деревьев, выбранные из W1, были меньше (H < 4 м), чем у других насаждений (H < 7–10 м); это отражает различия в размерах деревьев в разных насаждениях (таблица 1). Таким образом, D не обязательно является хорошим предиктором, если мы применяем общую для участка аллометрию для оценки биомассы ствола, особенно для насаждения, состоящие из относительно небольших деревьев. Такое несоответствие Аллометрия на основе D по размерам деревьев также была предложена для других хвойные породы, т.е. регрессионные наклоны различались между саженцы и взрослые деревья (Хейнс и Гауэр, 1995; Бонд-Ламберти и др., 2002).

Кроме того, пересечения четырех регрессий, специфичных для конкретного участка, различались для игольчатой и грубой корневой массы (таблица 3). Это указывает на то, что Масса игл и грубых корней для данного размера дерева различается значительно по сайтам. Однако относительная доля игл биомасса (3–6% от общей надземной биомассы; таблица 4) значительно меньше, чем у стеблей и ветвей. Аналогичные значения были

сообщалось о других зрелых насаждениях *L. gmelinii* (>100 лет) в Восточная Сибирь; хвоя составляет всего 2–3% от общей площади надземной части биомасса (Канадзава и др., 1994; Шульце и др., 1995; Цуно и др., 2001). Таким образом, если мы оцениваем только надземную часть биомасса с использованием аллометрии D-base site-common, смещение оценки из-за различий в массе иглы от участка к участку может быть значительно компенсировать (например, отклонение <20% для выше общего биомасса; Таблица 5). Напротив, грубые корни не являются незначительными небольшая фракция в виде хвои (т.е. 28–40% от общей биомассы древостоя) (Таблица 4), и, таким образом, его оценка смещения по сайту-общему аллометрия может все еще иметь место в большей степени. В целом, отмечается что общая для всего сайта аллометрия D-основания, которая была протестирована в нашем анализ может вызвать определенную предвзятость в оценке каждого компонент биомассы для данного насаждения лиственницы. Для точная оценка, более улучшенные модели регрессии должны быть дополнительно рассмотрены, например, включая другие параметры размера (например, высота дерева), хотя такая модель часто теряет простоту.

4.2. Модель распределения биомассы

Относительная доля грубых корней редко превышает примерно 30% от общей массы особей (т.е. T/R > 2,3) для хвойных пород видов (например, Karizumi, 1974; Santantonio et al., 1977; Cairns и др., 1997). Курц и др. (1996) предположили, что отношения между биомассой надземной части и грубых корней (диаметром 5 мм) были аппроксимированы линейным уравнением с наклоном 0,23 (т.е. обратным T/R) путем рассмотрения многих

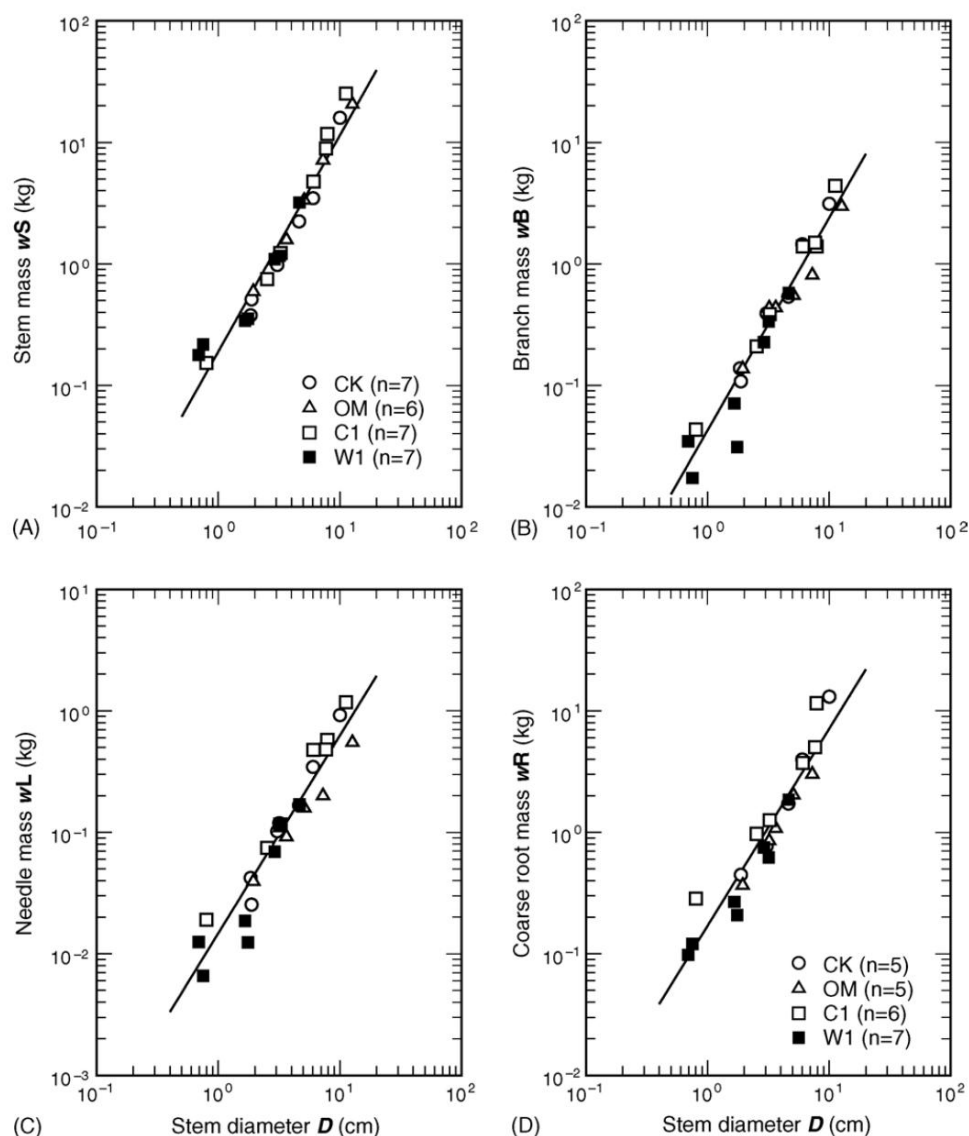


Рис. 1. Соотношения между диаметром ствола на высоте груди (D) и (А) массой ствола (wS); (В) массой ветвей (wB); (С) массой хвои (wL); и (D) массой грубых корней (wR) для образцов деревьев *L. gmelinii* и *L. sajanensis*. Линия регрессии каждого компонента показывает общую для участка аллометрию, полученную путем объединения всех данных по образцам деревьев; значения наклона регрессии и отсекаемого отрезка показаны в Таблице 3. Символы с сокращенными графиками исследований следующие: СК (Черский), ОМ (Оймякон), С1 (Тура) и W1 (Тура) (Таблица 1).

Данные по биомассе умеренных и boreальных хвойных лесов ($n = 260$). Это указывает на то, что T/R составляет около 4,3 в среднем для различных типов лесов, включая boreальные хвойные леса. Однако в этом обзоре доступные данные по биомассе boreальных лесов Сибири, особенно *L. gmelinii* и *L. sajanensis*, могут быть включены недостаточно. T/R наших изучаемых насаждений (1,5–2,6; Таблица 4) составляют лишь одну треть или половину такого среднего значения, что предполагает большое расхождение в разделении над/корневой биомассы от других boreальных видов.

Чтобы подтвердить эту возможность, мы повторно изучили взаимосвязи между общей надземной и корневой биомассой для некоторых насаждений двух видов *Larix* ($n = 19$) и сравнили с таковыми для насаждений *P. sylvestris* ($n = 16$), растущих в не- или прерывистых регионах вечной мерзлоты в Сибири (рис. 3). Здесь общая надземная биомасса нанесена на график против корневой биомассы, чтобы сразу прочесть T/R как наклон линейной регрессии. Линейная взаимосвязь

Насаждения лиственницы имеют $r^2 = 0,90$, $p < 0,001$), независимо от наклон 2,3 (г широких диапазонов возраста насаждения (40–220 лет) и общей биомассы (5–260 Mg га⁻¹). Напротив, наклон регрессии, определенный для *P. sylvestris* ($r^2 = 0,81$, $p < 0,001$, достигает около 5,0, что примерно в два раза больше, чем для насаждений *Larix* ($F[1,31] = 22,7$, $p < 0,001$; ANCOVA) и более близок к среднему значению T/R (4,3), предложенному Курцем и др. (1996). Для этого сравнения все еще существует некоторая неопределенность, например, различия в определении предполагаемого размера корней среди данных. Однако довольно большое расхождение с сосновыми лесами убедительно свидетельствует о том, что зрелые насаждения *Larix* в Сибири имеют чрезвычайно меньшее соотношение над общим/корневое или вкладывают ежегодный прирост углерода в основном в корни.

Скорее корнеориентированный характер распределения может быть в первую очередь объяснен как результат реакции роста особей *Larix* на ограничения питательных веществ в почве в этой лиственничной тайге, особенно азота (Kajimoto et al., 1999). Фактически, доступность азота в почве

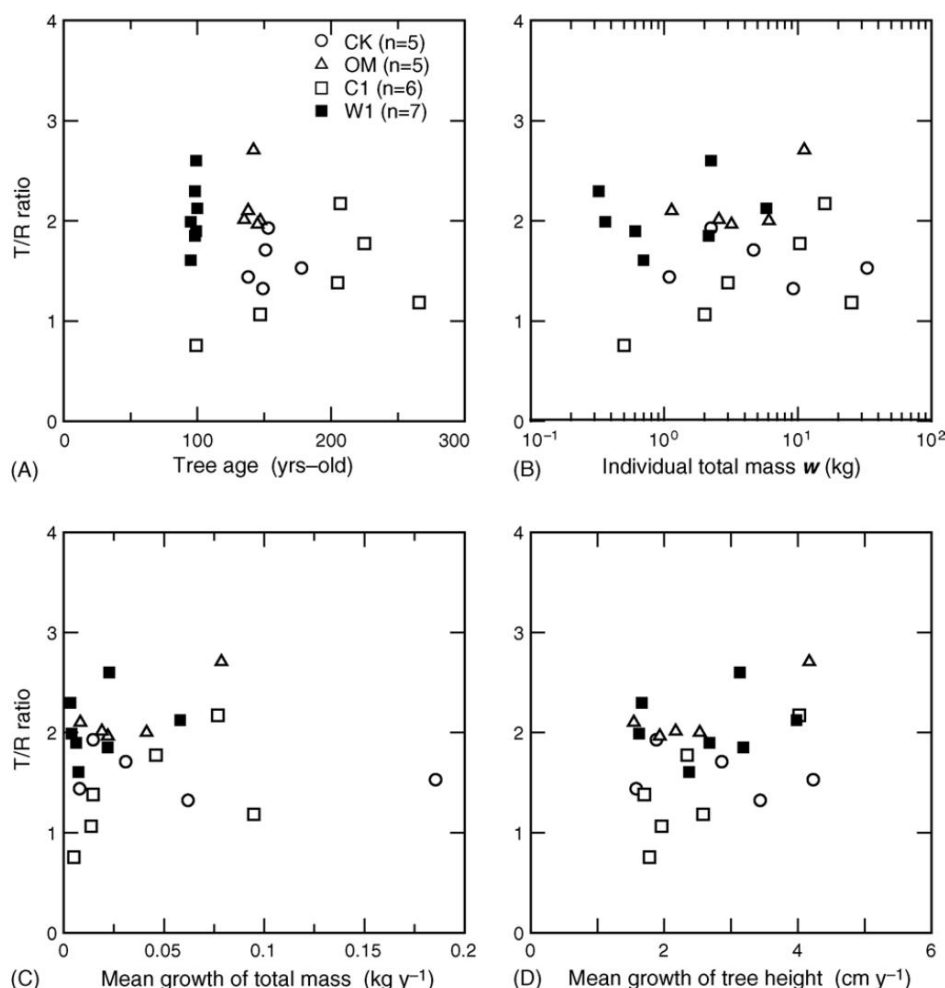


Рис. 2. Изменения индивидуального T/R (соотношение общей надземной массы к массе крупных корней) в зависимости от двух параметров размера, (A) возраста дерева и (B) общей индивидуальной массы (w), и двух параметров потенциала роста, средних годовых темпов роста (C) общей массы (т. е. $w/\text{возраст}$) и (D) высоты дерева (т. е. $H/\text{возраст}$) для выборочных деревьев *L. gmelinii* и *L. cajanderi* (всего $n = 23$). Корреляция была значимой только для одного случая: T/R против средней скорости роста высоты для выборочных деревьев ($n = 5$) OM ($r^2 > 0,79$; $p < 0,05$). Символы такие же, как на рис. 1.

ограничено в зрелых насаждениях *Larix* (>100 лет) с точки зрения как неорганического азотного пула (Schulze et al., 1995), так и чистой скорости азотной минерализации (Matsuura and Abaimov, 2000; Tokuchi et al., 2003, 2004). При таком бедном азотом состоянии большее распределение биомассы в корнях может быть необходимым для индивидуального роста путем построения эксплуатационной корневой системы (Kajimoto et al., 2003). С этой точки зрения, однако, мы должны дополнительно изучить индивидуальное распределение биомассы, включив тонкие корни (<5 мм в диаметре), которые действительно функционируют для поглощения питательных веществ.

Для многих типов леса соотношение тонких корней (т. е. соотношение тонких корней к общей биомассе корней) обычно уменьшается с возрастом насаждения или общей биомассой и стабилизируется на уровне около 0,1 после достижения определенного уровня общей биомассы (Kurz et al., 1996; Li et al., 2003). На наших участках исследования биомасса тонких корней была оценена только в двух насаждениях *L. gmelinii* с использованием метода отбора проб почвы; 4,1 и 5,9 Мг га⁻¹ в W1 и C1 соответственно (Kajimoto et al., 1999, 2003). Соотношение тонких корней выше в молодом насаждении (0,58, W1), чем в старом насаждении (0,34, C1). Однако относительно высокое соотношение тонких корней в обоих насаждениях предполагает, что деревья *Larix* по-прежнему распределяют ежегодный прирост углерода на вторичное утолщение грубых корней, а также на производство тонких корней даже на стадии зрелого роста экосистемами, такими как умеренные и тропические

В нашем анализе остается неясным, почему индивидуальные T/R сильно различались в каждом насаждении. Междеревная вариация T/R не коррелировала с размером дерева (рис. 2B) даже в трех одновозрастных насаждениях (CK, OM, W1). Кроме того, не было выявлено четких связей между индивидуальными T/R и средними темпами роста общей массы или высоты дерева (рис. 2C и D). Эти факты указывают на то, что процесс надкорневого/корневого разделения углерода не объясняется просто разницей в долгосрочном потенциале роста. Другими словами, особи с более высокими темпами роста, возможно, не обязательно инвестировали ежегодный прирост углерода в надземные части (в основном стебли) больше, чем в корни по сравнению с более мелкими особями с более низким потенциалом роста, или наоборот.

Леса *L. gmelinii* в зоне сплошной вечной мерзлоты обычно характеризуются редкими, редкостойными насаждениями, а полог редко бывает сомкнутым на зрелой стадии (индекс сомкнутости полого = 0,1–0,4) (Бондарев, 1997). Индекс каждого из наших участков исследования попадает в этот диапазон (таблица 1). Это означает, что разница в локальных условиях освещенности между более крупными и мелкими деревьями в каждом насаждении может быть относительно небольшой по сравнению с другими хорошо сомкнутыми лесными

Таблица 4
Надземная и грубая корневая биомасса четырех лиственных насаждений, оцененная с помощью аллометрических уравнений, специфичных для конкретного участка

Компонент	Биомасса (Mg га ⁻¹)			
	CK	OM	C1	B1
Стебли	12,18 (44,7)	6,47 (61,4)	18,93 (54,2)	4,93(53,2)
Филиалы	3,24 (11,9)	0,96 (9,1)	3,29 (9,4)	1.04(11.2)
Иглы	0,91 (3,3)	0,21 (2,0)	1,03 (2,9)	0,32(3,5)
Всего надземных	16,33 (59,9)	7,64 (72,5)	23,25 (66,5)	6.29(67.9)
Грубые корни	10,92 (40,1)	2,89 (27,5)	11,72 (33,5)	2.98(32.1)
Стенд всего	27,25	10,53	34,97	9.27
Выше-итоого/корень	1.49	2.64	1.98	2.11

Значение в скобках представляет собой относительную долю (%) каждого компонента биомассы.

Таблица 5
Оценки биомассы четырех лиственных насаждений с применением общих для участка аллометрических уравнений

Компонент	Биомасса (Mg га ⁻¹) по данным аллометрии, распространенной на участке				Отклонение (%)			
	CK	OM	C1	B1	CK	OM	C1	B1
Стебли	12.12	6.30	14.60	5.60	0,5	2.5	22,9	13.7
Филиалы	2.61	1.36	3.14	1.23	19,4	40.7	4,7	18.5
Иглы	0,71	0,37	0,85	0,38	21,7	78.1	17.4	17.4
Всего над землей	15.44	8.03	18.59	7.21	5.4	5.2	20.1	14.7
Грубые корни	7.98	4.16	9.55	4.30	26.9	43,8	18.5	44,5
Стенд всего	23.42	12.19	28.14	11.52	14.0	15.8	16.9	24.8

Отклонение показывает относительное отличие от соответствующей биомассы, оцененной с помощью аллометрии, специфичной для данного участка (таблица 4).

леса. Напротив, пространственная неоднородность почвенных условий заметный из-за микрорельефа (т.е. земляной торос) в эта область, как температура, вода (Каджимото и др., 2003) и чистая скорость минерализации азота (Токучи и др., 2003, 2004). Многие экспериментальные исследования показывают, что соотношение побегов и корней резко меняется в ответ на добавление N (Линдер и

Аксельссон, 1982 г.; Аксельссон и Аксельссон, 1986 г.; Кольбер и др., 1990; Хейнс и Гауэр, 1995; Олбо и др., 1998). Для понимание более подробного распределения углерода двумя видами Larix, нам, возможно, придется рассмотреть эффекты таких микромасштабных изменений питательных веществ в почве.

5. Заключение

Наш анализ показывает, что грубые корни относительно большие поглощение углерода в зрелых насаждениях двух видов Larix создан в зоне сплошной вечной мерзлоты в Сибири. Это означает, что точная оценка биомассы корней необходима. особенно важно для понимания потока углерода Экосистема лиственной тайги. С экологической точки зрения, однако, Все еще остаются вопросы о факторах, вызывающих более крупные междеревные Изменение над/корневого распределения углерода. Для решения вопрос, нам нужна информация о распределении биомассы на младшая стадия роста, например, сеянцы или саженцы (<10–20 лет), которые происходят сразу после пожара. Larix саженцы могут иметь иную схему распределения углерода, чем что касается взрослых деревьев, так как почвенная среда меняется на протяжении развития древостоя в зоне вечной мерзлоты: глубина активного слоя почвы и температура почвы постепенно снижаются из-за для восстановления растительного покрова (например, Абаимов и Софронов, 1996), а затем доступность азота в почве будет ограничена после определенный возраст насаждений (Шульце и др., 1995). Эти экологические изменения могут повлиять на долю ежегодных инвестиций в углерод требуется для роста корней. Будущий анализ должен быть сосредоточен на таких связь между индивидуальным распределением углерода и последствиями пожара динамика вечномерзлых почвенных сред.

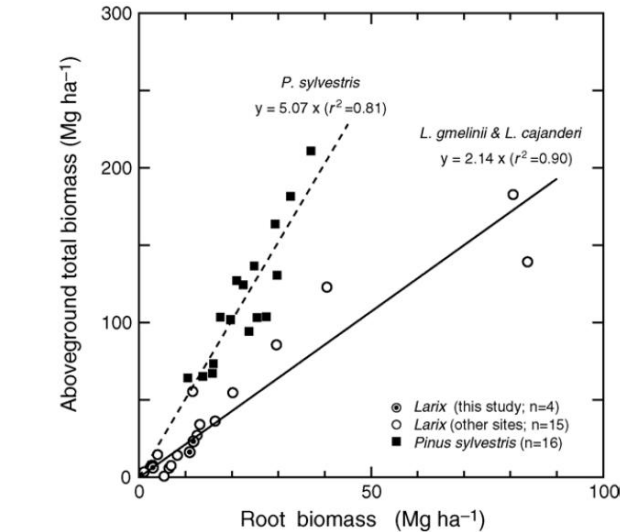


Рис. 3. Соотношения между корневой и надземной биомассой для насаждения двух видов Larix (n = 12 для L. gmelinii, n = 7 для L. cajanderi) и Сосна обыкновенная (Pinus sylvestris) (n = 16) в Сибири. Подробности источника данных указаны в Приложении А, Таблица А.1. Сплошная и пунктирная линия показывает линейную регрессию определенно для Larix (r² = 0,90, p < 0,001) и P. sylvestris (r² = 0,81, p < 0,001 соответственно); наклоны двух регрессий различны [F(1,31), p < 0,001; ANCOVA).

Благодарности

частично поддержан грантом Агентства по охране окружающей среды Японии

Благодарим М.А. Софронова, А.В. Волокитина, С.Г. Прокушкина,

Комплексное исследование по управлению земным углеродом в Азии

А.С. Прокушкин и другие сотрудники Института им. Сукачева

21-го века, и Агентством по науке и технологиям

Форест и А. Кононов из Якутского биологического института за их

для международного совместного исследования между Японией и Россией.

любезная помощь во время полевого обследования. Мы также благодарим ВА

Приложение А

Усольцеву за его полезные предложения по данным каждого

См. Таблицу А.1.

Оригинальная статья, указанная в его базе данных биомассы. Это исследование было

Таблица А.1

Данные по общей надземной и корневой биомассе представлены для насаждений двух видов лиственницы (L. gmelinii, L. cajanderi) и сосны обыкновенной (Pinus sylvestris) в Сибири

Виды и местонахождение	Возраст (годы)	Плотность (га ⁻¹)	Диаметр (см)	Высота (м)	Биомасса (Мг га ⁻¹)				Источник данных
					Надземный	Рут	Всего	T/Pr	
Лиственница Гмелина									
(n = 7)									
728N1018E	142	430	8.3	4.6	5.97	6.46	12.43	0.92	1
	142	240	3.2	2.5	0.78	5.40	6.18	0.14	1
708N908E	155	490	19.5	15.3	55.49	11.56	67.05	4.80	2
	155	280	8.0	7.0	3.54	1.06	4.60	3.33	2
628N1298E	169	900	18.0	16.9	123.01	40.47*	163.48	3.04	3
648N1008E	220	1910	6.8	5.5	23.25	11.72*	34.97	1.98	Это исследование (C1)
	100	5700	2.2	2.7	6.29	2.98*	9.27	2.11	
Лиственница Каяндера (n = 12)									
608N1488E 146 181 193 208		500	27.5	24.6	182.82	80.60**	263.42	2.26	4
	35	630	22.6	22.2	139.35	83.72**	223.07	1.66	4
	43	860	14.3	13.3	54.75	20.20**	74.95	2.71	4
	84	390	12.3	8.0	14.66	4.00**	18.66	3.67	4
618N1528E		550	11.1	12.4	36.40	16.40	52.80	2.22	5
		3870	8.1	7.8	34.20	13.10	47.30	2.61	5
		3050	11.6	10.0	85.70	29.60	115.30	2.90	5
	150	280	24.0	11.0	14.30	8.25	22.55	1.73	5
	150	200	9.5	5.5	7.60	6.90	14.50	1.10	5
	153	240	19.5	11.8	27.20	12.50	39.70	2.18	5
698N1608E	155	1930	5.9	4.3	16.33	10.92*	27.25	1.49	Это исследование (СК)
638N1458E	140	850	6.6	4.5	7.64	2.89*	10.53	2.64	Это исследование (ОМ)
Сосна обыкновенная (n = 16)									
668N878E 100		390	22.0	15.0	65.40	13.70	79.10	4.77	6
	120	590	19.0	14.0	67.30	15.80	83.10	4.26	6
	140	510	23.0	16.0	94.30	23.70	118.00	3.98	6
	180	380	27.0	19.0	103.30	25.40	128.70	4.07	6
	180	570	23.0	17.0	103.80	27.40	131.20	3.79	6
628N908E	40	7930	7.0	9.0	73.50	16.00	89.50	4.59	6
	70	1850	15.0	18.0	136.60	24.80	161.40	5.51	6
	80	780	18.0	16.0	103.60	17.50	121.10	5.92	6
	160	940	23.0	23.0	211.00	37.00	248.00	5.70	6
	160	900	21.0	17.0	130.70	29.70	160.40	4.40	6
528N948E	30	6400	6.0	9.0	64.30	10.50	74.80	6.12	6
	50	1870	14.0	13.0	102.00	19.70	121.70	5.18	6
	70	580	22.0	17.0	127.20	21.00	148.20	6.06	6
	80	580	24.0	16.0	124.40	22.40	146.80	5.55	6
	100	650	24.0	18.0	163.70	29.30	193.00	5.59	6
	130	360	33.0	23.0	181.80	32.60	214.40	5.58	6

^a Средний диаметр стебля на высоте груди.

^b Средняя высота дерева.

^c (1): Кнорре (1977); (2): Ярмишко и Демьянов (1983); (3): Канадзава и др. (1994); (4): Москалюк (1980, 1984); (5): Хлыновская и др. (1988); (6): Поздынаков и др. (1969), Поздынаков (1975) и другие работы. Подробности каждого исходного материала приведены в наборе данных, составленном Усольцевым (2001).

^г Общая биомасса стволов, ветвей и хвои.

^е Большинство исследований включали как грубую, так и тонкую корневую биомассу, за исключением некоторых участков: в наших четырех исследованиях оценивается только грубая корневая биомасса (*: определяется как корни > 5 мм в диаметре).

участки и один насаждение L. gmelinii (источник данных 3), а грубая корневая система (**: определяется как корни > 7 мм) оценивается в четырех насаждениях L. cajanderi (источник данных 4).

^ф Сумма надземной и корневой биомассы.

^г Соотношение общей надземной биомассы и биомассы корней; как упоминалось выше, T/R некоторых участков рассчитываются как соотношение общей надземной биомассы и биомассы крупных корней (это исследование и данные источник 3, 4).

Ссылки

Абаимов, А.П., 1995. Лиственницы сибирской зоны вечной мерзлоты и их видовые особенности в прогрессивных сукцессиях. В: Мартинссон, О. (ред.), Генетика и селекция лиственницы: результаты исследований и эколого-лесоводческие требования. Шведский университет сельскохозяйственных наук, Швеция, стр. 11–15.

Абаимов А.П., Софронов М.А. Основные тенденции послепожарной сукцессии в притундровых лесах Средней Сибири. В: Голдаммер Ю.Г., Фуряев В.В. (ред.), Пожары в экосистемах Бореальной Евразии. Kluwer Academic Publishers, Нидерланды, стр. 372–386.

Абаимов, А.П., Зырянова, О.А., Прокушкин, С.Г., Коикэ, Т., Мацуура, Ё., 2000. Лесные экосистемы криолитозоны Сибири: региональные особенности, механизмы устойчивости и пирогенные изменения // *Eurasian J. Forest Res.* 1, 1–10.

Albaugh, T.J., Allen, H.L., Dougherty, P.M., Kress, L.W., King, J.S., 1998. Площадь листьев и реакция надземного и подземного роста сосны ладанной на внесение питательных веществ и воды. *Forest Sci.* 44, 317–328.

Алексеев, В.А., Бердси, Р.А., 1998. Хранение углерода в лесах и торфяниках России. Общий технический отчет NE-244, Лесная служба Министерства сельского хозяйства США, Северо-восточная лесная опытная станция, стр. 137.

Аксельссон, Э., Аксельссон, Б., 1986. Изменения в моделях распределения углерода у елей и сосен после орошения и удобрения. *Tree Physiol.* 2, 189–204.

Бхатти, Дж. С., Эппс, М. Дж., Цзян, Х., 2002. Влияние питательных веществ, нарушений и условий участка на запасы углерода вдоль бореального леса в центральной Канаде. *Plant Soil* 242, 1–14.

Бондарев, А., 1997. Закономерности распределения возраста в редкостойных бореальных даурских лиственничных лесах Средней Сибири. Лесное экологическое управление. 93, 205–214.

Бонд-Ламберти, Б., Ванг, К., Гауэр, СТ, 2002. Аллометрические уравнения надземной и подземной биомассы и площади заболони для шести бореальных видов деревьев северной Манитобы. *Can. J. Forest Res.* 32, 1441–1450.

Борман, Б.Т., 1990. Модели регрессии биомассы на основе диаметра игнорируют большие вариации, связанные с заболонью, у ели ситхинской. *Can. J. Forest Res.* 20, 1098–1104.

Кэрнс, МА, Браун, С., Хелмер, Э. Х., Баумгарднер, ГА, 1997. Распределение корневой биомассы в горных лесах мира. *Oecologia* 111, 1–11.

Chapin III, F.S., McGuire, A.D., Randerson, J., Pielke, S.R.R., Baldocchi, D., Hobbie, S.E., Roulet, N., Eugster, W., Kasischke, E., Rastetter, E.B., Zimov, S.A., Running, S.W., 2000. Арктические и бореальные экосистемы западной части Северной Америки как компоненты климатической системы. *Glob. Change Biol.* 6, 211–223.

Колберт, С. Р., Йокела, Э. Дж., Нири, Д. Г., 1990. Влияние ежегодного внесения удобрений и постоянного контроля сорняков на распределение сухого вещества, площадь листьев и эффективность роста молодых побегов ладанной и сосны обыкновенной. *Forest Sci.* 36, 995–1014.

Комо, П.Г., Кимминс, Дж.П., 1989. Надземная и подземная биомасса и производство сосны обыкновенной на участках с различными режимами влажности почвы. *Can. J. Forest Res.* 19, 447–454.

Дрекслер, М., Грубер, Ф., 1999. Взаимоотношения над и под пнем для *Picea abies*: оценка биомассы корневой системы по диаметрам на высоте груди. Скандинавский журнал *Forest Res.* 14, 328–333.

ФАО, 1998. Всемирная справочная база по почвенным ресурсам. Мировые почвенные ресурсы Отчеты 84, Рим, стр. 88.

Goulden, M.L., Wofsy, S.C., Harden, J.W., Trumbore, S.E., Rill, P.M., Gower, S.T., Daube, B.C., Fan, S.-M., Sutton, D.J., Bazzaz, A., Munger, J.W., 1998. Чувствительность баланса углерода бореальных лесов к таянию почвы. *Science* 279, 214–217.

Гауэр С.Т., Кранкина О., Ослон Р.Дж., Алпс М., Линдер С., Ван К., 2001. Чистая первичная продукция и закономерности распределения углерода в экосистемах бореальных лесов. *Ecol. Appl.* 11, 1395–1411.

Гуан Б.Т., Ченг Ю., 2003. Диаметр на уровне земли как индикатор выборки структурных характеристик корня *Chamaecyparis obtusa* var. *formosana* на севере Тайваня. *Лесная Экол. Управлять.* 173, 227–234.

Хейнс, Б. Э., Гауэр, С. Т., 1995. Подземное распределение углерода в неудобренных и удобренных насаждениях красной сосны в северном Висконсине. *Tree Physiol.* 15, 317–325.

Джарвис, П.Г., Сохье, Б., Шульце, Э.-Д., 2001. Продуктивность бореальных лесов. В: Рой, Дж., Сохье, Б., Муни, НА (ред.), Глобальная продуктивность наземных экосистем. Academic Press, Сан-Диего, стр. 211–244.

Йокела, Э.Дж., Ван Гурп, К.П., Бриггс, Р.Д., Уайт, Э.Х., 1986. Уравнения оценки биомассы для норвежской ели в Нью-Йорке. *Can. J. Forest Res.* 16, 413–415.

Каджимото Т., Мацуура Ю., Софронов М.А., Волокитина А.В., Мори С., Осава А., Абаимов А.П., 1999. Надземная и подземная биомасса и чистая первичная продуктивность древостоя *Larix gmelinii* вблизи Туры, Центральная Сибирь. *Физиол. дерева.* 19, 815–822.

Каджимото Т., Мацуура Ю., Осава А., Прокушкин А.С., Софронов М.А., Абаимов А.П., 2003. Развитие корневой системы деревьев *Larix gmelinii* под влиянием микромасштабных условий вечной мерзлоты в Центральной Сибири. *Растительная почва* 255, 281–292.

Канадзава Ю., Осава А., Иванов Б.И., Максимов Т.С., 1994. Биомасса *Larix gmelinii* (Rupr.) Litv. стел в Спасскойпади Якутск. В: Иноуэ, Г. (Ред.), Труды Второго симпозиума по совместным исследованиям вечной мерзлоты Сибири между Японией и Россией в 1993 году. Национальный институт исследований окружающей среды, Цукуба, стр. 153–158.

Каризуми, Н., 1974. Механизм и функция корня дерева в процессе лесопроизводства. I. Метод исследования и оценки биомассы корня. *Бюлл. Государственная лесная эксп. станция* 259, 1–99.

Хлыновская Н.И., Нестеренко А.И., Подковыркина А.И. Общая биомасса в основных типах растительности ландшафтов северо-восточной части СССР // Проблемы изучения и охраны северо-восточных ландшафтов СССР. Дальневосточный научный центр, Владивосток, стр. 8–27.

Кнорре А.В. Надземная фитомасса лиственничных древостоев основных сообществ Ары-Масского леса // Труды Государственного заповедника «Столбы», вып. 11, Красноярск, с. 91–100.

Курц, ВА, Бьюкема, С.Дж., Эппс, М.Дж., 1996. Оценка биомассы корней и динамики для модели бюджета углерода лесного сектора Канады. *J. Forest Res.* 26, 1973–1979.

Ли, З., Курц, ВА, Эппс, М.Дж., Бьюкема, С.Дж., 2003. Динамика подземной биомассы в модели бюджета углерода лесного сектора Канады: последние усовершенствования и последствия для оценки ЧПП и ЧЭП. *Can. J. Лесная резолюция* 33, 126–136.

Линдер, С., Аксельссон, Б., 1982. Изменения в поглощении и распределении углерода в результате орошения и удобрения в молодом насаждении *Pinus sylvestris*. В: Waring, R.H. (ред.), Поглощение и распределение углерода в субальпийской экосистеме как ключ к управлению. Корваллис, Орегон, стр. 38–44.

Мацуура, Ё., Абаимов, А.П., 1999. Характеристики почвы в экспериментальном лесу Тура, Центральная Сибирь. В: Сибуйа, М., Такахаши, К., Иноуэ, Г. (ред.), Труды Седьмого симпозиума по совместным исследованиям вечной мерзлоты в Сибири между Японией и Россией в 1998 году. Национальный институт исследований окружающей среды, Цукуба, стр. 69–76.

Мацуура, Ё., Абаимов, А.П., 2000. Минерализация азота в почвах лиственничных лесов региона сплошной вечной мерзлоты, Центральная Сибирь — значение для экономики азота в лиственничном лесном насаждении. В: Иноуэ, Г., Такенака, А. (ред.), Труды Восьмого симпозиума по совместным исследованиям вечной мерзлоты в Сибири между Японией и Россией в 1999 году. Национальный институт исследований окружающей среды, Цукуба, стр. 129–134.

Москалюк Т.А. Численность и структура растительной массы древостоя в основных типах лиственничных лесов северного Приохотья // Лес. Лесоведение 2, 32–39.

Москалюк, Т.А., 1984. Структура и продуктивность основных типов леса юга Магаданской области. Кандидатская диссертация, Институт леса им. Щукачева, Красноярск, стр. 27.

О'Хара, К. Л., 1988. Структура насаждения и эффективность пространства для выращивания после прореживания в одновозрастном насаждении пихты Дугласа. *Can. J. Forest Res.* 18, 859–866.

Oechel, W.C., Hastings, S.J., Vourlitis, G., Jenkins, M., Riechers, G., Grulke, N., 1993. Недавнее изменение экосистем арктической тундры от чистого поглотителя углекислого газа к его источнику. *Nature* 361, 520–523.

Осава, А., 1990. Реконструкция развития ствольной продукции и массы листвы и ее вертикального распределения у японской лиственницы. *Tree Physiol.* 7, 189–200.

Пирсон, Дж. А., Тимоти, Дж. Ф., Найт, Д. Х., 1984. Биомасса и площадь листьев в контрастных сосновых лесах. *Can. J. Forest Res.* 14, 259–265.

Поздынаков Л.К., 1975. Ларикс Дафурика. Наука, Москва, стр. 310 (на русском языке).

Поздынаков Л.К., Протопопов В.В., Горбатенко В.М. Биологическая продуктивность лесов Средней Сибири и Якутии // Лес и древесина.

- Институт Сибирского отделения АН СССР, Красноярск, стр. 156.
- Справочник по климату СССР, 1969. Вып. 21, Гидрометеиздат, Ленинград (на русском языке).
- Рюсс, Р. В., Ван Клив, К., Яри, Дж., Виерек, Л. А., 1996. Вклад производства и оборота тонких корней в круговорот углерода и азота в таежных лесах внутренней части Аляски. *Can. J. Forest Res.* 26, 1326–1336.
- Сантантиони, Д., Германн, Р.К., Овертон, В.С., 1977. Исследования биомассы корней в Лесные экосистемы. *Педобиология* 17, 1–31.
- Шульце Э.-Д., Шульце В., Келлихер Ф.М., Выгодская Н.Н., Циглер В., Кобак К.Л., Кох Х., Арнет А., Кузнецова В.А., Согачев А., Исаев, А., Bauer, G., Hollinger, D.Y., 1995. Надземная биомасса и азотное питание в хронопоследовательность первозданной даурской Ларикса находится в Восточной Сибири. *Может. Дж. Форест Рез.* 25, 943–960.
- Шульце Э.-Д., Ллойд Дж., Келлихер Ф.М., Вирт К., Ребманн К., Люкер Б., Мунд М., Кноль А., Милокова И.М., Шульце В., Циглер В., Варлагин А.Б., Цогачев А.Ф., Валентини Р., Доре С., Григорьев С., Колле, О., Панферов М.И., Чебакова Н., Выгодская Н.Н., 1999. Продуктивность лесов Евросибирской бореальной зоны и их потенциал выступать в качестве поглотителя углерода – синтез. *Глоб. Изменить биол.* 5, 703–722.
- Шульце, Э.-Д. (ред.), 2000. Круговорот углерода и азота в европейских лесах Экосистемы. *Springer*, Берлин, стр. 500.
- Shinozaki, K., Yoda, K., Hozumi, K., Kira, T., 1964. Количественный анализ формы растений — теория модели трубы. I. Базовый анализ. *Jpn. J. Ecol.* 14, 97–105.
- Soil Survey Staff, 1998. Ключи к таксономии почв, восьмое издание. Служба охраны природных ресурсов Министерства сельского хозяйства США, Вашингтон, округ Колумбия, стр. 326.
- Спругель, Д.Г., 1983. Исправление смещения в логарифмически преобразованных аллометрических уравнениях *Экология* 64, 209–210.
- Стил, С. Дж., Гауэр, С. Т., Фогель, Дж. Г., Норман, Дж. М., 1997. Масса корней, чистая первичная продукция и оборот в лесах осины, сосны Джека и черной ели в Саскачеване и Манитобе. *Can. Tree Physiol.* 17, 577–587.
- Тер-Микаэлян, М.Т., Корзухин, М.Д., 1997. Уравнения биомассы для шестидесяти пяти североамериканских видов деревьев. *Forest Ecol. Manage.* 97, 1–24.
- Токучи Н., Хиробе М., Кондо К., Прокушкин А.С., Мацуура Ю., Каджимото Т., 2003. Велосипедный спорт на стенде Larix в Туре, Центральная Сибирь — предварительные данные
- работы. В: Мацуми, Й. (ред.), Труды 4-го Международного семинара по глобальным изменениям: связь с Арктикой 2003 г. (GCCA4), Лаборатория солнечно-земной среды, Нагойский университет, Тоёкава, стр. 139–143.
- Tokuchi, N., Kondo, K., Hirobe, M., Matsuura, Y., Kajimoto, T., Abaimov, A.P., Osawa, A., 2004. Цикл азота в насаждении Larix в Туре, Центральная Сибирь — пространственная и временная изменчивость неорганического азотного пула почвы. В: Tanaka, H. (ред.), Труды 5-го международного семинара по глобальным изменениям: связь с Арктикой 2004 (GCCA5), Университет Цукубы, Цукуба, стр. 207–209.
- Tsuno, Y., Shibuya, M., Saito, H., Takahashi, K., Sawamoto, T., Hatano, R., Isaev, A.P., Maximov, T.C., 2001. Содержание надземной биомассы, азота и углерода в зарослях Larix в Восточной Сибири. В: Fukuda, M., Ko-bayashi, Y. (ред.), Труды Девятого симпозиума по совместным исследованиям вечной мерзлоты в Сибири между Японией и Россией в 2000 году. Исследовательский центр Северной Евразии и северных тихоокеанских регионов, Университет Хоккайдо, Саппоро, стр. 68–74.
- Усольцев, В.А., 2001. Лесная биомасса Северной Евразии — база данных и география. Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург, стр. 706.
- Ван Клив К., Оливер Л., Шлентнер Р., Вирек Л.А., Дирнесс, Коннектикут, 1983. Продуктивность и круговорот питательных веществ в экосистемах таежных лесов. *Can. J. Forest Res.* 13, 747–766.
- Ван Клив, К., Чапин III, Ф.С., Фланеган, П.В., Вирек, Л.А., Дирнесс, Коннектикут, 1986. Лесные экосистемы в тайге Аляски. Синтез структуры и функции. Спрингер-Верлаг, Нью-Йорк, с. 230.
- Vogt, K.A., Vogt, D.J., Palmiotto, P.A., Boon, P., O'Hara, J., Asbjornsen, H., 1996. Обзор динамики корней в лесных экосистемах, сгруппированных по климату, климатическому типу леса и видам. *Plant Soil* 187, 159–219.
- Уоринг, Р. Х., Тиес, В. Г., Мускато, Д., 1980. Рост стебля на единицу площади листа: мера жизненной силы дерева. *Forest Sci.* 26, 112–117.
- Ярмишко В.Т., Демьянов В.А. Строение корневых систем древесных пород гор севера Сибири // Бот. ж. 68, 1225–1235.
- Зар, Дж. Х., 1999. Биостатистический анализ, четвертое издание. Prentice Hall, Нью-Джерси, стр. 663.