

В.А. Усольцев^{1,2}

¹ Уральский государственный лесотехнический университет, г. Екатеринбург

² Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург

В ПОДВАЛАХ БИОСФЕРЫ: ЧТО МЫ ЗНАЕМ О ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ КОРНЕЙ ДЕРЕВЬЕВ?



Ключевые слова: *чистая первичная продукция, скелетные корни, тонкие корни, сосущие корни, массооборот, опад, неопределённости.*

Дан обзор текущего состояния методической и фактологической сторон при определении чистой первичной продукции (ЧПП) подземной фитомассы лесных фитоценозов. Приведен перечень неопределённостей, связанных с оценкой ЧПП корней в пространстве ризосферы. Показано, что рост дерева определяется динамикой двух процессов: новообразования тканей и их отмирания. В терминах ЧПП названные два процесса в надземной и подземной сферах не идентичны. В надземной сфере в течение сезона роста происходит нарастание массы хвои и ветвей, но в опад уходит масса хвои и ветвей, произведённая деревом в более ранние сезоны и представляющая не приходную, а расходную часть углеродного цикла. В подземной сфере в течение сезона происходит нарастание массы скелетных и тонких корней, и одновременно происходит непрерывное отмирание массы тонких корней, произведённой деревом не в предыдущих, а в этом же, текущем сезоне. Поэтому в ЧПП надземной части дерева опад не может быть включён, а в ЧПП подземной части он входит, и определение этой отмирающей части тонких корней является главной проблемой и до сих пор не снятой неопределённостью. Для практического использования даны диапазоны отношений подземной ЧПП к надземной для хвойных и лиственных пород.

V.A. Usoltsev

IN BASEMENTS OF THE BIOSPHERE: WHAT WE KNOW ABOUT THE PRIMARY PRODUCTION OF TREE ROOTS?

Key words: *net primary production, skeletal roots, thin roots, sucking roots, mass turnover, litter, uncertainties.*

The current state of methodological and factual aspects in determining the net primary production (NPP) of underground biomass of forest phytocenoses is reviewed. The list of uncertainties associated with the estimation of root NPP in the space of the rhizosphere is given. It is shown that the growth of a tree is determined by the dynamics of two processes: tissue forming and its death. In terms of NPP, these two processes in the aboveground and belowground spheres are not identical. In the aboveground part during the growing season there is an increase in the mass of needles and branches, but another mass of needles and branches goes into the fall, representing not the incoming, but the outgoing part of the carbon cycle, i.e. the mass of needles and branches produced by a tree in earlier seasons. In the underground sphere during a season there is an increase in the mass of skeletal and thin roots, and simultaneously with this process there is a continuous fall of some mass of thin roots produced by a tree not in

the previous, but in the same, the current season. Therefore, in the NPP of the aboveground part of a tree, the twig and leaf fall cannot be included, but in the NPP of the underground part of a tree it is included, and the estimation of this dying part of the thin roots is a main problem and still not removed the uncertainty. For practical use, the ranges of ratios of underground to aboveground NPP for coniferous and deciduous species are given.

Усольцев Владимир Андреевич - доктор сельскохозяйственных наук, профессор кафедры менеджмента и управления качеством Института экономики и управления Уральского государственного лесотехнического университета, профессор, главный научный сотрудник Ботанического сада УрО РАН (Екатеринбург). Тел.: (343)254-61-59; e-mail: Usoltsev50@mail.ru.

Vladimir Andreyevich Usoltsev - Doctor of agricultural sciences, professor of the Department of quality management, Ural State Forest Engineering University, chief researcher at the Botanical Garden, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (Yekaterinburg). Phone: (343)254-61-59; e-mail: Usoltsev50@mail.ru.

| | | |
|------|---|----|
| I. | Введение..... | 25 |
| II. | ЧПП общей массы корней..... | 27 |
| III. | ЧПП скелетных корней..... | 27 |
| IV. | ЧПП тонких корней..... | 29 |
| | 1. Неопределённость с понятиями сосущих и тонких корней..... | 29 |
| | 2. Формула ЧПП тонких корней и ее составляющие..... | 31 |
| | 3. Неопределённости с понятиями массооборота и продолжительности жизни тонких корней..... | 31 |
| | 4. Методы определения ЧПП тонких корней <i>in situ</i> | 32 |
| | 5. Схемы комплектации миниризотронов..... | 36 |
| | 6. О периодичности в формировании тонких корней..... | 37 |
| | 7. О непрерывности процесса формирования-отпада тонких корней..... | 41 |
| | 8. Эколого-физиологические аспекты массооборота тонких корней..... | 44 |
| | 9. Примеры определения первичной продукции тонких корней..... | 47 |
| | 10. О некоторых альтернативных методах оценки первичной продукции тонких корней..... | 56 |
| | 11. О некоторых сомнительных упрощениях при оценке первичной продукции тонких корней..... | 58 |
| V. | Практические предложения..... | 65 |

I. Введение

Подземное пространство биосферы Земли, её «подвалы», представляют сегодня её самую сложную и до конца не изученную компоненту (Брук, 1987). Ситуация обостряется и становится всё более неопределенной с возникновением проблемы антропогенного изменения глобального климата (Fatichi et al., 2018). За период с 1850 года по настоящее время содержание парниковых газов в атмосфере удвоилось, что грозит планете катастрофическими климатическими изменениями (**рис. 1**). На климатическом саммите ООН в Париже в декабре 2015 года 196 стран приняли на себя обязательства сократить выбросы CO₂ и не допустить повышения среднегодовой температуры более чем на 2°C к концу века. Лесным экосистемам, как поглотителям атмосферного углерода, отводится в названной перспективе важная роль, поскольку основой их функционирования является способность изымать из атмосферы углерод и продуцировать органическое вещество (фитомассу) (Дылис, 1978). Эта способность имеет количественную характеристику и известна как чистая первичная продукция (ЧПП) – количество фитомассы, произведённой лесным фитоценозом на единице площади в единицу времени.

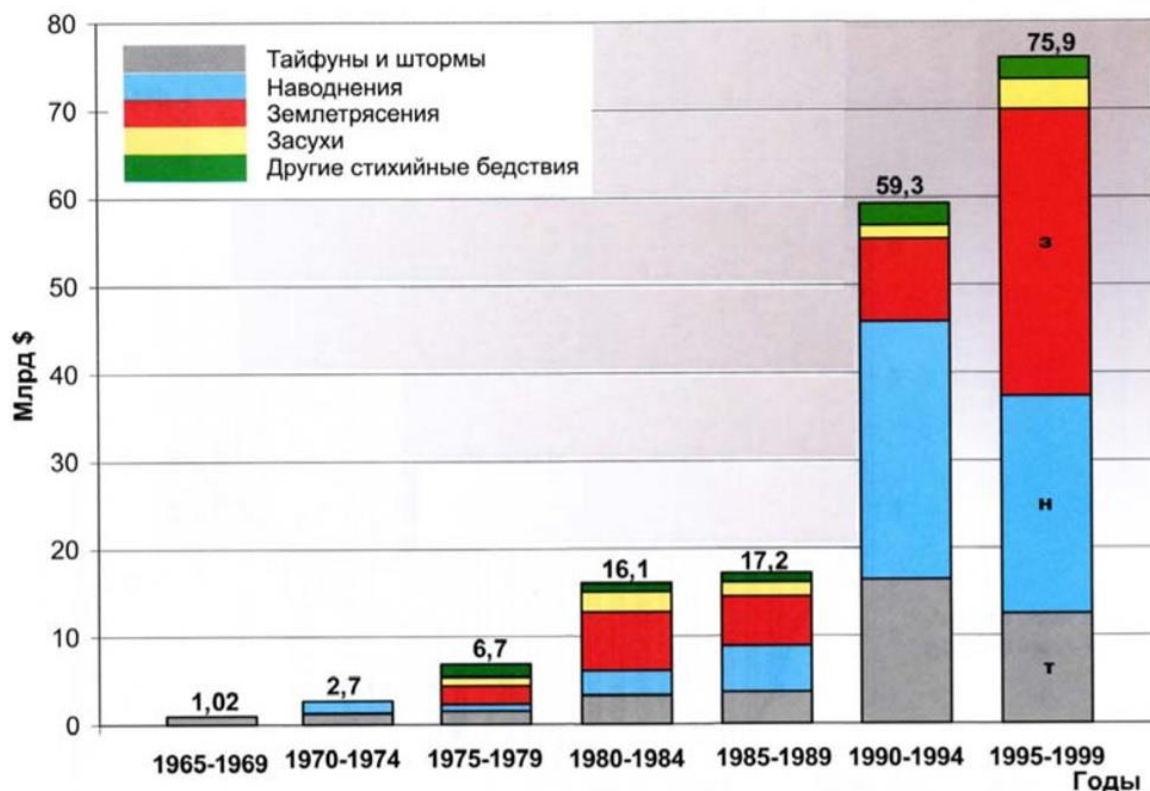


Рис. 1. Экономический ущерб в мире от природных бедствий (Гордеев, 2002).

Основные компоненты надземной ЧПП доступны для прямых измерений в режиме реального времени либо ретроспективно. Но спустившись в «подвалы биосферы» и обратившись к подземной части лесной экосистемы, особенно если речь идёт об определении ЧПП *тонких (сосущих) корней*, исследователь по существу работает «наощупь» и оказывается в положении, сложность которого ассоциируется с известным китайским изречением: «Трудно ловить черную кошку в темной комнате, особенно когда ее там нет». В подобной ситуации оптимизация технологии определения ЧПП корней выходит далеко за рамки сухой статистики, когда математико-статистические методы исследования предоставляют необходимый, но далеко не достаточный инструментарий. Суть проблемы достаточно точно была сформулирована А. Капланом (цит. по: Харвей, 1974): «Способность измерить что-то зависит не от объекта, а от нашего понимания его, от наших знаний о нем, наконец, от нашего мастерства и изобретательности в осуществлении самого измерения» (с. 295).

Для большинства обсуждаемых здесь неопределенностей есть, по крайней мере, две достаточно объективные теоретические предпосылки. Одна из них заключается в свойственном любому исследованию порочном круге, в котором находятся основные исходные процедуры исследования, а именно - *определение, измерение и классификация*. Исторически и логически определение предшествует измерению. Но, с другой стороны, оно предполагает наличие классификации, тогда как классификация и измерение предполагают определение (Харвей, 1974). Применительно к проблеме тонких корней это означает, что прежде чем их измерять, необходимо было знать, что именно измерять, т.е. иметь определение понятия *тонкие корни*. Но прежде чем конкретизировать это понятие, необходимо иметь классификацию корней, а она невозможна без измерений.

Вторая предпосылка проявляется в случаях, когда параметры той или иной ситуации, достаточно сильно влияющие на искомый результат, оказываются настолько неопределенными, что не поддаются точному количественному анализу. Ситуация определяется так называемым *принципом несовместимости*: чем глубже анализируется реальная сложная система, тем неопределеннее наше понимание ее поведения (Заде, 1974; Розенберг,

1980). Л.А. Заде (1974) предложил для таких ситуаций математический язык, оперирующий не числами, а элементами некоторых нечетких множеств и алгоритмов, позволяющий сформулировать задачу и дать ее приближенное решение. При этом он сознает, что покушение на укоренившееся в науке отождествление *понимания явления* с возможностью его *количественного анализа* «означает взять диссонирующую ноту» (с. 7).

По мере развертывания исследований по проблеме биологической продуктивности лесов, особенно их подземной составляющей, становится все более очевидным, что масса неопределенностей, связанная с этой проблемой, не только не сокращается, а напротив, все более возрастает. Это соответствует известному тезису, что всякое научное решение не столько закрывает проблему, сколько открывает ряд новых.

II. ЧПП общей массы корней

Определение первичной продукции корней более проблематично по сравнению с их надземной частью уже вследствие их меньшей доступности для анализа во времени и в пространстве ризосферы. В ходе выполнения Международной Биологической Программы менее 10% всех полученных материалов по ЧПП содержали данные о её подземной составляющей (Clark et al., 2001). Приемлемых по точности методов оценки продукции корней и ее потерь пока не существует. Имеющиеся попытки определить чистую продукцию и чистые потери массы корней по изменениям их массы в режиме реального времени характеризуются слишком большими относительными ошибками (Harris et al., 1977), естественно возникающими при оценке малых величин по разности больших сильно варьирующих значений (Vogt et al., 1986a).

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

Главная проблема состоит в том, что вследствие функциональных различий скелетных и тонких корней названные категории должны учитываться отдельно, и метод определения их продукции не может быть одним и тем же (Орлов, 1967). В частности, для скелетных корней наиболее точна ретроспективная оценка по годичным кольцам путем «расчехления» каждого корня на уровне дерева, а для тонких – оценка в режиме реального времени по «бухгалтерскому» методу на уровне древостоя. Стыковка полученных двух значений методически проблематична.

III. ЧПП скелетных корней

ЧПП скелетных корней может быть определена по аналогии с ветвями, т. е. по отношению площади сечения к ее годичному приросту на середине модельного корня (Молчанов, Смирнов, 1967) или на середине отрезков корней (Whittaker, 1962; Scarascia-Mugnozza et al., 2000; Helmisaari et al., 2002). В частности, для определения ЧПП на участках корней вдоль их оси выпиливались образцы длиной 10 см (**рис. 2**) в количестве 10 экземпляров у господствующих, 6 – у согосподствующих, и по 5 – у промежуточных и угнетенных деревьев (Le Goff, Ottorini, 2001). На верхнем и нижнем срезах образца измерялись диаметры без коры и радиальные приросты за последний год и рассчитывалось отношение годичных объемных приростов dv_i к объему образца v_i .

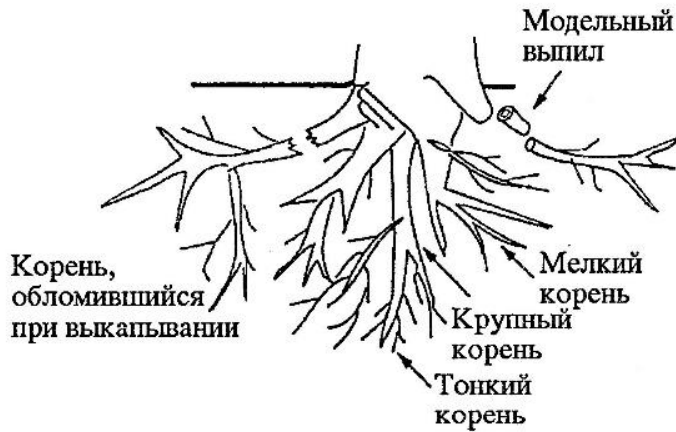


Рис. 2. Схема корневой системы бука лесного, извлеченной из почвогрунта. Показаны обломанный при выкопке корень и модельный выпил - образец, предназначенный для определения объемного прироста (Le Goff, Ottorini, 2001).

Анализ взаимосвязи значений dv_i/v_i , полученных для всей совокупности модельных деревьев, с площадью сечения образца не выявил достоверной

связи названных показателей (рис. 3), т. е. $dv_i/v_i = K$, где K – постоянная величина. Однако при анализе взаимосвязи значений dv_i/v_i , сгруппированных по классам Крафта модельных деревьев (независимо от площади сечения образца), обнаружилось некоторое снижение относительного объемного прироста скелетных корней при переходе от господствующих к угнетенным деревьям (рис. 4).

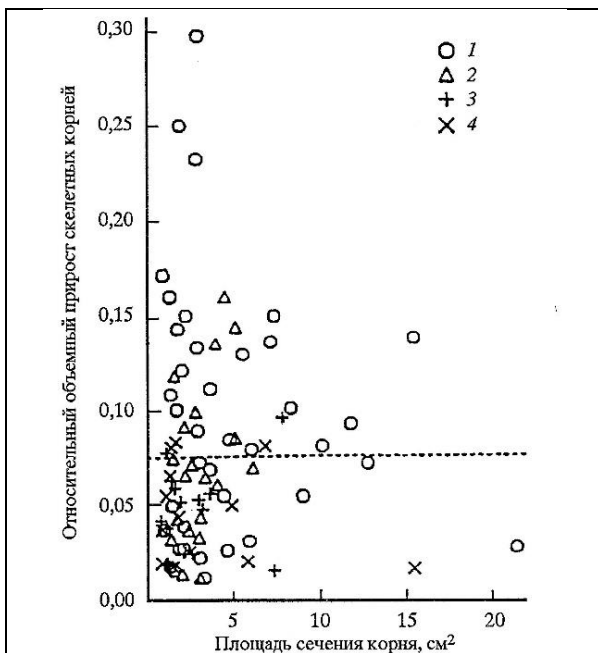


Рис. 3. Относительный объемный прирост образцов корней dv_i/v_i всех модельных деревьев в зависимости от площади поперечного сечения образца (Le Goff, Ottorini, 2001). 1, 2, 3 и 4 – модельные деревья соответственно господствующие, согосподствующие, промежуточные и угнетенные.

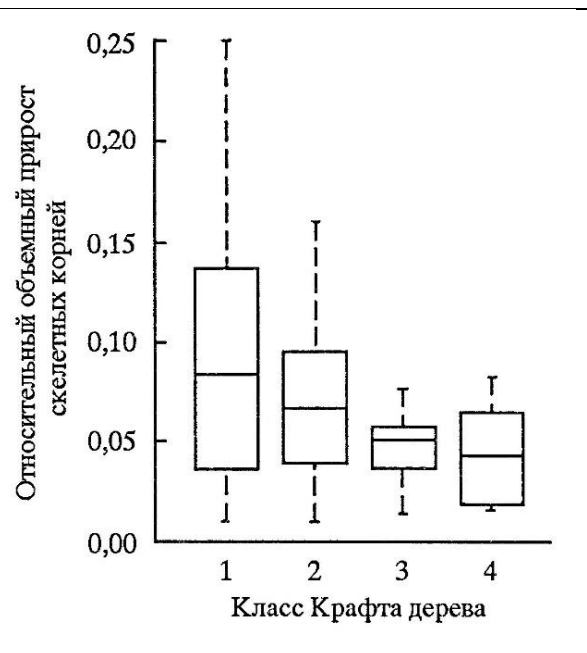


Рис. 4. Средние значения относительного объемного прироста образцов корней dv_i/v_i и его отклонения, сгруппированные по классам Крафта (Le Goff, Ottorini, 2001). Очевидно некоторое снижение относительного прироста при переходе от господствующих деревьев к угнетенным.

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

$$\Sigma dv_i / \Sigma v_i = dV/V = K. \quad (1)$$

Средние значения K составили (см. **рис. 4**): для господствующих деревьев 0,084, для согосподствующих 0,067, для промежуточных 0,051 и для угнетенных 0,043. В первом приближении можно предположить базисную плотность (кг/дм^3) постоянной для всех частей корневой системы, и в этом случае приведенные значения объемных приростов dV/V действительны и для приростов по массе (Le Goff, Ottorini, 2001). Тогда значения относительных приростов по массе скелетных (крупных и мелких) корней, полученные на соответствующих образцах, умножают на значения общей массы скелетных корней и получают ЧПП последних.

Г. Антонов (1980) в 15-летних культурах сосны обыкновенной в Болгарии определял прирост скелетных корней, учитывая прирост площади сечения не только древесины, но также пробки и луба, что осуществимо не для всех древесных пород и не во всех условиях произрастания.

IV. ЧПП тонких корней

1. Неопределённость с понятиями сосущих и тонких корней

В оценке ЧПП тонких корней остается нерешенной упомянутая выше проблема с объемом понятий *сосущие (активные)* и *тонкие корни*, поскольку только размерные показатели неадекватно отражают физиологические особенности этой фракции. Предлагаемый диапазон максимальных толщин тонких корней колеблется от 1 до 5 мм, а диапазон сосущих – от 0,1 до 0,6 мм (Иванов, 1953; Орлов, 1967), и доля сосущих корней в тонкой фракции неизвестна. Сохраняется также неопределенность с разделением сосущих корней и микоризы (**рис. 5 и 6**) в общей массе этого структурного и физиологического симбиоза (Орлов, 1967; Веселкин, 2004; Lang et al., 2013; McCormack et al., 2017). Составляя в общей фитомассе около 1%, микориза обеспечивает вклад в ЧПП тонких корней в размере 45% в молодняках и 75% в спелых древостоях хвойных пород (Vogt et al., 1982).

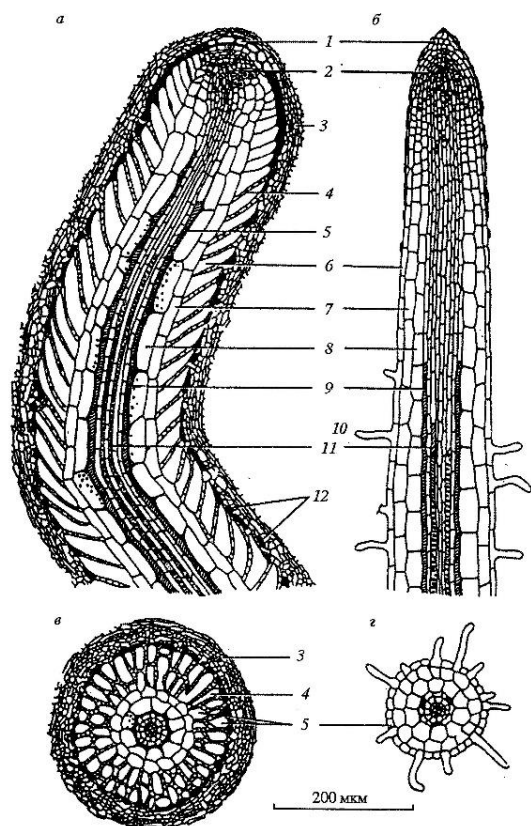


Рис. 5. Строение микоризных и немикоризованных корней у эвкалипта на срединных продольных срезах, соответственно (а) и (б), и на поперечных срезах, соответственно (в) и (г);

1- корневой чехлик; 2 – меристематическая зона; 3 – гифальный чехол, или мантия; 4 – сетка Гартига; 5 – утолщенные оболочки внутренней первичной коры; 6 – эпидерма; 7 – наружная первичная кора; 8 – внутренняя первичная кора; 9 – эндодерма (заштрихованы участки, пропитанные таннином); 10 – корневые волоски; 11 – одревесневшая протоксилема; 12 – сплюснутые остатки клеток чехлика (Chilvers, Pryor, 1965; цит. по: Крамер, Козловский, 1983).

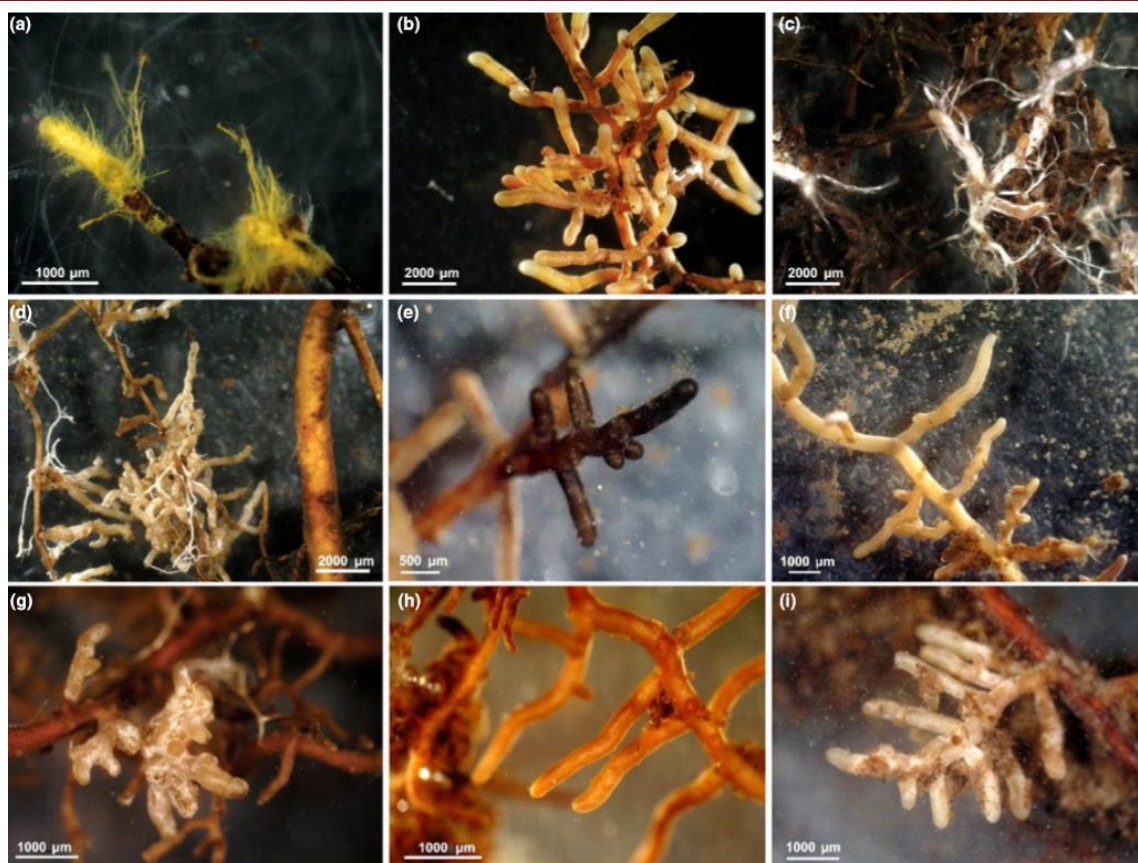


Рис. 6. Чрезвычайная изменчивость архитектуры, морфологии и химии мелких корней, вызванная различными видами эктомикоризных грибов на одном древесном виде-хозяине в горах Фудзи и Исизучи в Японии (McCormack et al., 2017):

(a–c) колонизация вида-хозяина *Tsuga diversifolia* грибами *Piloderma croceum* (a), *Lactarius uvidus* (b) и *Cortinarius camphoratus* (c);

(d–f) колонизация вида-хозяина *Betula* sp. грибами *Leccinum versipelle* (d), *Tomentella badia* (e) и *Lactarius tabidus* (f);

(g–i) колонизация вида-хозяина *Fagus* sp. грибами *Tylopilus fellus* (g), *Lactarius quietus* (h) и *Russula granulata* (i) (http://www.edu.k.u-tokyo.ac.jp/nara_lab/home/ectomycorrhizas).

Масса тонкой фракции корней (<1 мм) у сосны в условиях сухой степи достигает 82 (Усольцев, 1988, 1997) и даже 95 % (Будаев, 1971) к общей подземной вместе с пнем и превышает массу хвои в 6-8 раз (Усольцев, 1997). А.А. Титлянова и Ю.Л. Цельникер (устные сообщения) полагают, что эти значения массы тонких корней завышены в 4-5 раз, и фотосинтетический аппарат не в состоянии обеспечить подобный расход энергии на дыхание тонкой фракции, который в некоторых случаях достигает 22-28 % от количества углерода, ассимилированного при фотосинтезе (Цельникер, 2005). Однако если допустить, что в массе тонких корней (<1 мм) сосущую функцию выполняют лишь корни толщиной <(0,1-0,5) мм и в критическом состоянии деревьев в сухой степи процессы метаболизма модифицируются, то артефакта может и не быть. В частности, по М.А. Абражко (1983), отношение массы тонких корней (<0,6 мм) к массе хвои ели нарастает экспоненциально по мере ухудшения условий местопроизрастания (правда, у нее лимитирующий фактор – аэрация, а в сухой степи – влага). Экспоненциальное увеличение массы тонких корней по отношению к массе ствола установлено в Уральских горах по мере подъема от сомкнутых древостоев к тундре (Solly et al., 2017).

Исследованиями Н. Макиты с соавторами (Makita et al., 2012) показано экспоненциальное увеличение интенсивности дыхания корней по мере уменьшения их диаметра, установлена отрицательная связь корневого дыхания с плотностью древесины корня (г/см^3) и положительная связь - с удельной длиной корня SRL, или отношением длины к

массе (м/г), что обеспечивает количественную основу для отделения тонких корней от скелетных, а связь показателей дыхания с морфологическими показателями корней, распределённых по их толщине, даёт количественную основу для расчётов подземного стока углерода.

В оценке ЧПП тонких корней остается нерешенной также проблема с определением их массы, отмирающей в течение сезона роста. Известно, что рост дерева определяется динамикой двух процессов: новообразования тканей и их отмирания. В терминах ЧПП названные два процесса в надземной и подземной сферах не идентичны. В надземной сфере в течение сезона роста происходит нарастание массы хвои и ветвей дерева, но в опад уходит другая их масса, представляющая не приходную, а расходную часть углеродного цикла, т.е. масса хвои и ветвей, произведённая деревом в более ранние сезоны. В подземной сфере в течение сезона происходит нарастание массы скелетных и тонких корней, и одновременно с этим процессом происходит непрерывное отмирание массы тонких корней, произведённой деревом не в предыдущих, а в этом же, текущем сезоне. Поэтому в ЧПП надземной части дерева опад не может быть включён, а в ЧПП подземной части дерева он входит, и определение этой отмирающей части тонких корней является главной проблемой и до сих пор не снятой неопределённостью.

2. Формула ЧПП тонких корней и ее составляющие

В общем случае полная первичная продукция тонких корней $ЧПП_{tr}$ определяется следующим соотношением (Vogt et al., 1986a)

$$ЧПП_{tr} = \Delta P_{tr} + \Delta P_{mort} + \Delta P_{dec}, \quad (2)$$

где ΔP_{tr} – статистически достоверный *текущий прирост массы тонких корней* за период времени A_2-A_1 ; ΔP_{mort} – статистически достоверный *суммарный отпад массы тонких корней* за тот же период и ΔP_{dec} – статистически достоверная *суммарная масса разложившихся тонких корней* за тот же период. Однако варьирование значений, получаемых подобным методом в течение сезона, очень велико, и по аналогии с ситуацией по определению прироста надземной фитомассы (Усольцев, 2007) можно не получить достоверного значения сезонного (годового) прироста тонких корней. Обеспечение достоверности результата представляет общую проблему.

Компоненты, составляющие общую продукцию тонких корней в (2), не имеют однозначного определения. Так, *текущий прирост массы тонких корней* – это увеличение их массы за некоторый период. Он может быть определен как простое увеличение только тонких корней, либо как суммарное увеличение массы живых и отмерших тонких корней, либо как увеличение массы отмерших тонких корней, не скомпенсированное снижением массы живых. *Суммарный (накопленный) отпад массы тонких корней* за определенный период может быть определен как увеличение массы отмерших корней либо как сокращение массы живых тонких корней. *Суммарная (накопленная) масса разложившихся тонких корней* – это сокращение массы отмерших тонких корней за определенный период. Она может быть определена как простое снижение массы отмерших тонких корней либо как снижение массы живых тонких корней, не скомпенсированное увеличением массы отмерших (Santantonio, Hermann, 1985).

3. Неопределённости с понятиями массооборота и продолжительности жизни тонких корней

Если масса тонких корней в общей фитомассе насаждения составляет 1-12%, то их первичная продукция $ЧПП_{tr}$ достигает иногда около 70 % общей ЧПП насаждения

вследствие интенсивного, часто не учитываемого массооборота в цикле *производство-отпад-разложение* (Satomura et al., 2006). Поэтому для расчета приходной части углеродного цикла в корневой системе растений, начиная от связывания углерода в массе корней и кончая их отпадом, первостепенное значение имеет установление величины массооборота тонких корней.

Массооборот выражают в *абсолютных единицах* как суммарную годовую продукцию живых и отмерших тонких корней, т/га (Vogt et al., 1986b; Joslin, Henderson, 1987; Kurz, Kimmins, 1987), и в *относительных (индекс массооборота)*, когда абсолютный массооборот (полную годовую продукцию тонких корней с учетом отпада) делят на среднее за сезон значение наличной массы живых тонких корней (Fogel, Hunt, 1979; Nadelhoffer et al., 1985; Aber et al., 1985; Aerts et al., 1992; Janssens et al., 2002), либо на их максимальное (Gill, Jackson, 2000), либо на минимальное значение в начале сезона (Hendrick, Pregitzer, 1993). Величиной, обратной относительному массообороту, является *продолжительность жизни тонких корней*, и выявление определяющих ее факторов имеет первостепенное значение (Рахтеенко, 1959, 1963).

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

4. Методы определения $ЧПП$ тонких корней *in situ*

В естественных условиях *in situ* прямое измерение продукции тонких корней и микоризы чрезвычайно затруднительно. Можно отметить три наиболее распространенных метода. **Первый метод** был предложен А. Хендриксоном и Ф. Веймейером (Hendrickson, Veihmeyer, 1931) и позднее усовершенствован З. Лундом с соавторами (Lund et al., 1970) как метод “имплантированной почвы” с последующей еще более поздней его модификацией (Vogt, Persson, 1991; Neill, 1992; Messier, Puttonen, 1993; Janssens et al., 2002; Hertel, Leuschner, 2002; Müller, Wagner, 2003; Tateno et al., 2004) в качестве метода “емкости вращающегося” (ingrowth bag method) или “керна вращающегося” (ingrowth core method). В этом случае прирост корней оценивается в режиме реального времени, но выборки закладываются в “псевдоестественных” условиях роста корней. Бурят скважины диаметром 5-10 см на глубину проникновения корней, в них закладывают цилиндрические пластиковые (нейлоновые) сетки с отверстиями 2 мм, в которые засыпают и утрамбовывают кварцевый песок либо почвогрунт, аналогичный изъятому при бурении, но без корней, и по прошествии заданного времени сетки извлекают и определяют массу корней, вросших в их объем.

Один из недостатков метода состоит в том, что при заглублении бура или шаблона-корнереза интактные корни перерезаются и начинают расти лишь спустя некоторое время после установки сетки с почвенным субстратом. Поэтому необходимо контролировать начало «вращения» корней путем периодических наблюдений за дублирующими емкостями. Кроме того, метод может дать искаженные значения $ЧПП_{tr}$, поскольку в этом случае корни внедряются в пространство почвы, полностью свободное от конкуренции (Hertel, Leuschner, 2002). Однако есть более простая методика, позволяющая оперативнее получать данные при минимальных повреждениях грунта (Hirano et al., 2009).

Второй метод реализуется путем взятия монолитов (monolith method) или кернов (core method) через определенный интервал времени с помощью шаблонов-корнерезов (**рис. 7 и 8**) с последующей оценкой годичного прироста массы тонких корней (Шалыт, 1960; Орлов, 1967; Колесников, 1972; Андреяшкина, Горчаковский, 1972; Алексеев и др.,

1973; Aber et al., 1985; Vogt, Persson, 1991; Helmisaari et al., 2002). Специальным исследованием (Makkonen, Helmisaari, 1999) установлено, что при оценке $ЧПП_{tr}$ сосны обыкновенной эти два метода дают примерно одинаковые результаты.

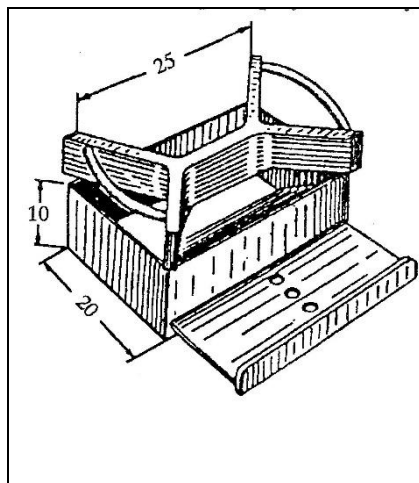


Рис. 7. Прямоугольный шаблон-корнерез для выемки почвенных монолитов с корнями (Рахтеенко, Якушев, 1968).

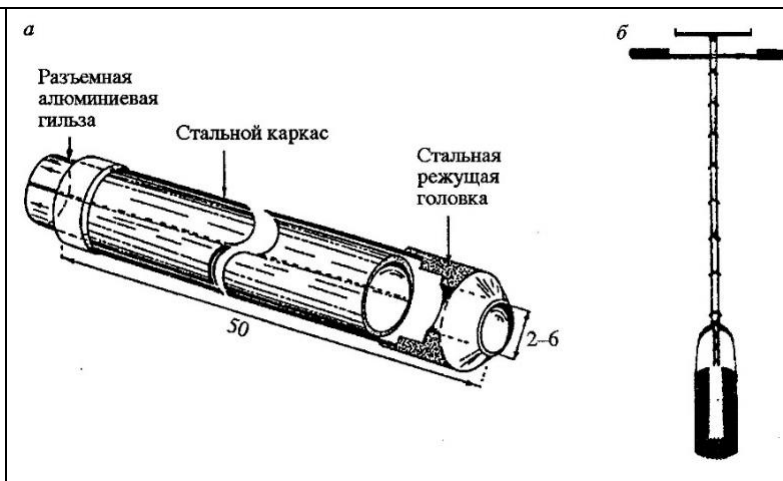


Рис. 8. Инструменты для взятия цилиндрических почвенных монолитов: *а* - пуансон для получения «кernов вдавливания» (Ford, Deans, 1977) и *б* – бур для получения «кernов вращения» (Böhm, 1979).

Однако точность оценок $ЧПП_{tr}$, получаемых названными двумя методами, остается под вопросом (Vogt et al., 1998). Оба метода несколько занижают действительную величину $ЧПП_{tr}$, поскольку не учитывают одновременный характер новообразования и отмирания корней между двумя последовательными замерами (Kurz, Kimmins, 1987; Hendrick, Pregitzer, 1993). По этой причине период наблюдения по методу “емкости вращающегося” не должен быть длительным (Vogt, Persson, 1991), но в то же время сокращение периода между учетами в еще большей степени занижает результат из-за замедленной “реколонизации”, т.е. освоения поврежденными при бурении корешками нового, каждый раз нарушаемого субстрата. Есть рекомендации производить определения $ЧПП_{tr}$ не в год закладки опыта, а лишь год спустя (Persson, 1979; Yin et al., 1989; Conlin, Lieffers, 1993; Messier, Puttonen, 1993), тем не менее, практикуется и оценка продукции корней сразу после закладки “емкости вращающегося” (Ergon et al., 1999). В последующем изложении приведены примеры расчета $ЧПП_{tr}$ с использованием названных двух методов (примеры с первого по пятый).

Осознание исследователями ненадежности имеющихся подходов к оценке $ЧПП_{tr}$ вылилось в интенсивную дискуссию по поводу преимуществ того или иного метода, а также его точности. Участники дискуссии были единодушны лишь в одном: имеются огромные неиспользованные возможности улучшений в методологии и технологии изучения корней (Singh et al., 1984; Fairley, Alexander, 1985; Fogel, 1985; Vogt et al., 1986a; Laurenroth et al., 1986; Santantonio, Grace, 1987; Raich, Nadelhoffer, 1989; Vogt, Vogt, 1989; Fogel, 1990; Dipesh, Schuler, 2013; Klimešová et al., 2018).

Один из вариантов реализации подобных возможностей и преодоления неопределенностей, связанных исключительно с физикой выборочного учета корней, реализован в **третьем методе** оценки $ЧПП_{tr}$, основанном на применении *миниризонотрона* (minirhizotron method). Миниризонотрон в данном случае выполняет роль своеобразного «шахтёрского фонарика», помогающего исследователю сориентироваться в мрачном пространстве подвала биосферы.

Прибор предназначен для прямого измерения роста и продолжительности жизни тонких корней в режиме реального времени (Hendrick, Pregitzer, 1992, 1993 1996; Poelman et al., 1996; Kubiske et al., 1998; López et al., 2001; Wan et al., 2004). Это специальная стеклянная или пластиковая труба-эндоскоп (ризоскоп) длиной 1-2 м и внутренним диаметром около 5 см, вставляемая в почву под углом 20-60° (рис. 9 и 10). Первоначально она нашла применение в медицине и в приборах контроля за качеством материалов. Труба с прозрачной стенкой совмещена с мини-видеокамерой и монитором, что позволяет следить за ростом соприкасающихся с трубой тонких корней. С помощью миниризотрона охватываются наблюдением одновременно несколько почвенных горизонтов и обеспечивается контроль с некоторыми интервалами за одними и теми же корневыми окончаниями, что при деструктивных методах (например, монолитов либо емкости вращающаяся труба

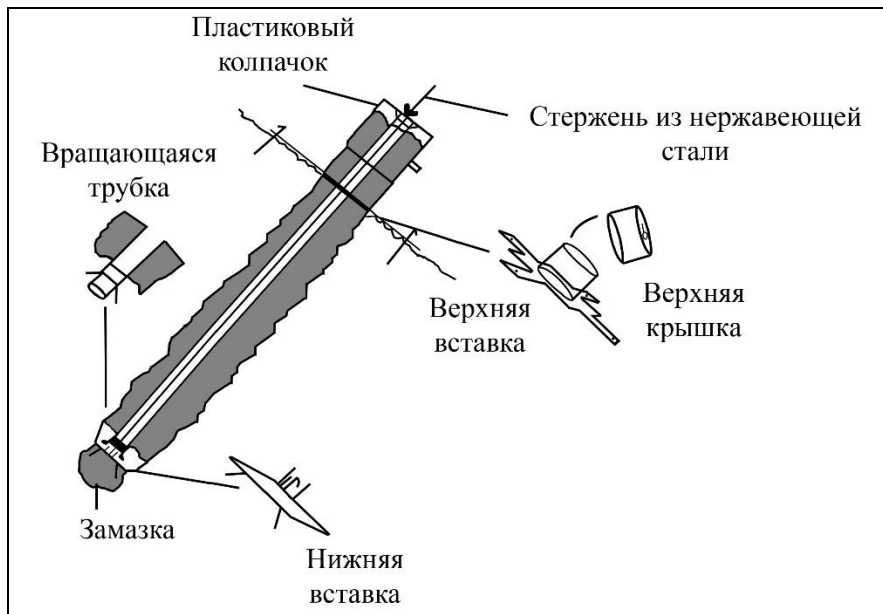


Рис. 9. Схема трубы миниризотрона Olympus OES Borescope японской фирмы Olympus Optical Co. Ltd.) (López et al., 1997).

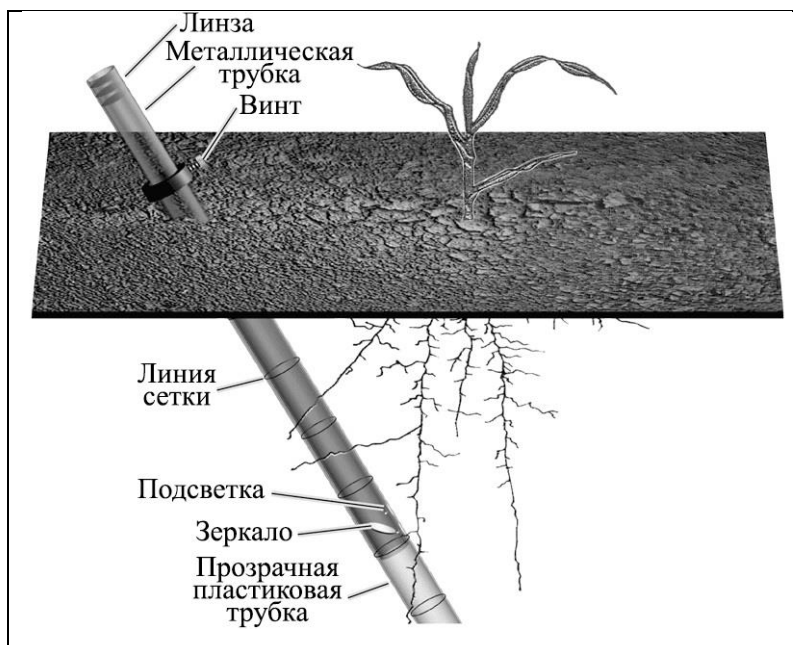


Рис. 10. Металлическая трубка миниризотрона скользит внутри прозрачной пластиковой трубки, удерживается с помощью винта и имеет оптику для просмотра корней, растущих вдоль поверхности пластиковой трубки. Решетка, нанесенная на поверхность пластиковой трубки, помогает позиционировать металлическую трубку. Оптика включает в себя объективы, зеркало, и подсветку. Во многих современных конфигурациях для получения изображения вместо линз используется миниатюрная телевизионная камера (Taiz et al., 2014).

Совмещенное с видеокамерой оцифровочное устройство на базе компьютера позволяет анализировать наблюдаемые процессы. Путем соответствующей обработки изображения отслеживаются такие параметры, как рост корешков в длину, их новообразование и продолжительность жизни. Обычно определяется так называемая «удельная длина корней» (root length density - RLD) т.е. суммарная длина корешков, отнесенная к наблюдаемой поверхности почвы ($\text{см}/\text{см}^2$) либо к прилегающему к трубе объему почвы ($\text{см}/\text{см}^3$) (Newman, 1966; Buckland et al., 1993; Mei et al., 2010).

Оборотной стороной возросших возможностей для наблюдения и регистрации тонких корней *in situ* при методе миниризотрона являются некоторые его недостатки:

1) чрезмерное обилие получаемого материала, на обработку и систематизацию которого требуется много времени (Volte et al., 2003);

2) метод (как и прочие методы прямого наблюдения) фактически не дает (на достаточно качественном уровне) количественной информации, репрезентативно учитывающей изменения в почве;

3) поскольку метод обеспечивает данными только о длине прирастающих и отмирающих корней, а не об их массе, необходимо дополнительное взятие проб деструктивным методом (корнерезов-монолитов либо кернов вращающегося вращающегося) для получения зависимости массы корней от их длины с последующим переводом единиц длины в единицы массы (Volte et al., 2003);

4) при применении миниризотрона происходит заиливание смотровых окон, что затрудняет наблюдение и регистрацию роста корней, а накопление конденсационной влаги между стенкой трубы и почвой провоцирует ускорение их роста (Wagner, 1994; De Ruijter et al., 1996; Hendrick, Pregitzer, 1996);

5) при установке трубы корни, как и при методе емкости вращающегося, повреждаются; это вызывает задержку их роста и, как следствие, занижение $ЧПП_{tr}$ (Clark et al., 2001; Volte et al., 2003);

6) оценки RLD могут быть смещены вследствие нарушения структуры почвы при установке трубы (Joslin, Wolfe, 1999), а также – вследствие уплотнения почвы у поверхности трубы либо, напротив, вследствие плохого контакта почвы с трубой (Parker et al., 1991; Volkmar, 1993). Однако специальным исследованием (Tierney, Fahey, 2001) установлено, что последнее опасение не оправданно, и труба не вносит каких-либо искажений в оценку RLD.

Несмотря на изложенные недостатки, миниризотрон представляет удобный портативный прибор с системой видеозаписи и пока идеальное средство для изучения роста и отпада корней в полевых условиях *in situ*. Метод определения $ЧПП_{tr}$ с помощью миниризотрона, как наиболее точный и доступный, в последние годы по мере совершенствования технологии и программного обеспечения используется для выявления более “тонких” закономерностей как в естественных условиях, так и в фитотронах при моделируемых (задаваемых) атмосферных и почвенных условиях (Joslin et al., 2000; Tingey et al., 2000; Nadelhoffer, 2000; Eissenstat et al., 2000; Wan et al., 2004), а также при выявлении реакции различных генотипов древесного вида на одновременное изменение доступного CO_2 в атмосфере и азота в почве (Kubiske et al., 1998), при оценке влияния лесохозяйственных мероприятий на динамику прироста и отпада тонких корней (Comas et al., 2000), при сравнительной оценке $ЧПП_{tr}$ искусственных, естественных и смешанных древостоев *Picea asperata* Mast. на Тибетском Плато (Liu et al., 2018) и т. д.

Влияние материала, из которого изготовлена труба миниризотрона (стекло, акрил, бутират и др.), на морфологию и фенологию тонких корней на примере яблони оказалось несущественным, но на динамику корней этот фактор влияет. В частности, $ЧПП_{tr}$ оказалась наибольшей при использовании стеклянной трубы, поскольку в этом случае продолжительность жизни корней больше, чем при использовании акрила или бутирата.

Стекло – материал, наиболее инертный, но в то же время наиболее хрупкий, вследствие чего в зимнее время значительная часть таких труб ломается (Withington et al., 2003).

Метод миниризотрона является, как и все остальные, выборочным и поэтому подлeжит статистической оценке. Кроме уже упоминаемых возможных систематических смещений, имеет место и случайная ошибка. Сара Стил с соавторами (Steele et al., 1997), исходя из величины варьирования полученных оценок длины корней методом миниризотрона, пришли к выводу, что для обеспечения 10-процентной точности в пределах 95-процентного доверительного интервала необходимо от 148 до 488 миниризотронов (повторностей). Поскольку обеспечить такое количество повторностей практически невозможно, они полагают возможным оценивать точность результата на уровне t_{01} , а не t_{05} , соответственно при существенно меньших повторностях. На практике применяются повторности $n = 15$ (Steele et al., 1997), $n = 10$ (Joslin et al., 2000), $n = 8$ (Comas et al., 2000), $n = 6$ (López et al., 2001) и $n = 4$ (Wan et al., 2004).

Поскольку, как уже отмечалось, миниризотрон не пригоден для прямого определения фитомассы и элементного состава корней, необходима комбинация прямых наблюдений на основе миниризотрона с традиционным деструктивным выборочным учетом (Hendrick, Pregitzer, 1993; Liu et al., 2018). В последующем изложении приведены примеры расчета $ЧПП_{lr}$ с использованием метода миниризотрона, совмещенного с деструктивным учетом (примеры с шестого по десятый).

5. Схемы комплектации миниризотронов

Применяются самые разнообразные схемы комплектации миниризотронов (Steele et al., 1997; Kubiske et al., 1998; Upchurch, Ritchie, 1983, 1984; Ferguson, Smucker, 1989; Box et al., 1989; Smucker et al., 1991; Hendrick, Pregitzer, 1993; Joslin et al., 2000; Wan et al., 2004; Satomura et al., 2006) и пакеты программ для оцифровки и обработки видеозаписи (López et al., 2001; Joslin et al., 2000; Wan et al., 2004; Satomura et al., 2006). Вот некоторые из вариантов комплектации миниризотронов.

1) Видеозапись осуществляется на ленту высокого разрешения мини-камерой CCD (Bartz Technology, Santa Barbara, CA, USA) с телевизором Sony Watchman LCD. Изображение фиксируется через каждые 1,3 см вдоль трубы миниризотрона на глубину 2 мм. Запись обрабатывается с использованием программы OPTIMAS (Bothwell, WA, USA) с видеокарты TARGA (Truevision, Inc., Indianapolis, IN, USA). Записываются длина и диаметр каждого корешка в окне 1,8×1,3 см, каждый идентифицируется по внешнему виду как древесный или травянистый и как живой или отмерший. Суммируется длина тонких корней каждой категории по слоям толщиной 5 см и рассчитывается средняя длина каждой категории для 15 миниризотронов на пробной площади (Steele et al., 1997).

2) Видеозапись производится на 8-миллиметровую ленту с шагом наблюдения вдоль трубы 1-2 см с помощью видеосистемы Olympus-KMI, KeyMed (8-mm video tape with an Olympus KMI Portable Video System PVS-2; Olympus-KMI, KeyMed; Medical & Industrial Equipment, Ltd., Southend-on-Sea, United Kingdom), совмещенной с керноскопом Olympus-OES (Olympus OES Borescope (Olympus Optical Co. Ltd., Tokyo, Japan) и галогенной подсветкой мощностью 100 Вт, обеспечиваемой системой Olympus KMF-5 (Olympus Multi-Function Light Source KMF-5 (Olympus Corporation, New York, USA)). Видеозапись оцифровывается и обрабатывается с помощью компьютерной программы IMAT, разработанной университетом в Барселоне (IMAT – an image treatment program developed by the Scientific Services of the University of Barcelona) (López et al., 2001).

3) Видеозапись осуществляется камерой ICAP (Bartz Technology, Santa Barbara, CA, USA) с оцифровкой изображений на базе пакета программ ARCOS (Graphics Equations Inc., Houston, Tex.) (Jones et al., 2003).

4) Видеозапись производится видеокамерой миниризотрона BTC-2 с управляющим устройством Смукера (Bartz Technology, Santa Barbara, CA, USA), совмещенной с трубой миниризотрона длиной 185 см и диаметром 5 см Корпорации “Бартц Технолоджи” (Bartz Technology, Santa Barbara, CA, USA). Видеоизображение (12,4 × 18,0 мм) оцифровывается с помощью программы ROOTS, разработанной Мичиганским университетом (Michigan State University, Lansing, MI, USA) (Wan et al., 2004).

5) Видеозапись осуществляется камерой Circon (Circon Inc., Santa Barbara, CA, USA) с оцифровкой изображений на базе пакета программ MSU-ROOTS, разработанного Мичиганским университетом (Michigan State University, Lansing, MI, USA) (Jones et al., 2003).

6) Видеозапись производится видеокамерой миниризотрона MR с управляющим устройством Смукера (Bartz Technology, Santa Barbara, CA, USA). Видеоизображение оцифровывается с помощью программы RooTracker, версия 2 (Duke University, National Phytotron, Durham, NC, USA) (Bernier et al., 2005).

7) Используется миниризотрон BTC-100X (Bartz Technology, Santa Barbara, Calif.) длиной 90 см с видеокамерой Videowalkman GV-D900 (Sony, Tokyo, Japan). Видеоизображение обрабатывается с помощью программы UTHSCSA Image Tool ver. 2,0 (The University of Texas Health Science Center at San Antonio, TX, USA; <http://ddsdx.uthscsa.edu/dig/itdesc.html>), позволяющей дифференцировать массооборот корней по почвенному профилю (Satomura et al., 2006).

б. О периодичности в формировании тонких корней

Более столетия назад в отношении динамики корневых систем были сформулированы следующие вопросы (Resa, 1878):

«1. Имеется ли периодичность в годичном приросте корней?

2. Если эта периодичность имеет место, то отличается ли она от периодичности прироста надземной фитомассы?

3. Каков годичный отпад тонких корней?» (с. 323).

Первый вопрос Ф. Реза - о периодичности роста корней был в центре внимания самых первых исследователей корневых систем деревьев, начиная с XVIII столетия. По-видимому, первым, кто обратил на это внимание, был Ст. Хейлс (Hales, 1748), установивший, что летом деревья растут «в высоту», а зимой – «в глубину». М. Дугамель ду Монсо (Duhamel du Monceau, 1760) при зимних раскопках корней деревьев обнаружил, что тонкие корни в условиях Западной Европы продолжают расти зимой и отмирают лишь при очень сильных морозах. Кроме того, он установил, что корни деревьев начинают расти весной до раскрытия почек и продолжают расти осенью после листопада.

В течение последующего столетия многие исследователи, применяя самые разные методы наблюдения за ростом корней, в общем подтверждали выводы Ст. Хейлса и М. Дугамель ду Монсо (Dieskau, 1776; Willdenow, 1798; Borkhausen, 1800; König, 1820; Loudon, 1823; Agardh, 1832; Treviranus, 1838; Dove, 1846; Mohl, 1862; Hartig, 1863a). В условиях более холодных зим России этот результат не подтвердился, и было установлено, что зимой деятельность камбия в корнях полностью прекращается (Гульбе, 1888).

В конце XIX – начале XX столетий было выявлено наличие двух пиков усиленного роста корней – весеннего и осеннего, соответственно до начала и после прекращения деятельности ассимилирующих органов, и двух минимумов – летнего и зимнего. Ф. Реза (Resa, 1878) пришел к такому выводу, раскапывая корневые системы у растущих деревьев 11 древесных пород Европы, причем, у хвойных снижение прироста между весенним и осенним максимумами было выражено в большей степени, чем у лиственных. Эти выводы позднее подтверждены опытами М. Бюсгена (Büsgen, 1897, 1901) и А. Энглера (Engler, 1903) на древесных растениях в питомниках соответственно в Германии и

Швейцарии. Результаты были получены на массовом материале, в частности, А. Энглером исследовано 16 древесных пород, по 300-400 экземпляров растений для каждой.

Ф. Реза (Resa, 1878) объяснял летний спад корневой деятельности усиленным ростом надземной части растений, М. Бюсген (Büsgen, 1897, 1901) уточнил это положение, дополнив действием повышенной температуры воздуха и почвы летом, а А. Энглер (Engler, 1903), отчасти разделяя взгляды предшественников, не ограничился объяснением влияния на рост корней только повышенной температуры, добавив также действие пониженной влажности почвы в разгар вегетационного периода.

Позднее бимодальность сезонной динамики роста корней была подтверждена в США в опытах на 4 деревьях сосны Банка (Kaufman, 1945), при этом максимумы прироста приходились примерно на минимумы эвапорации и наоборот (**рис. 11**).

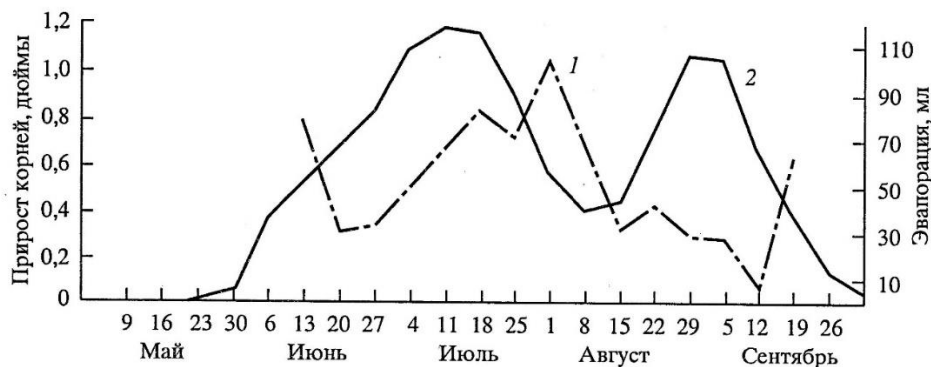


Рис. 11. Типичная бимодальная кривая сезонной динамики эвапорации (1) и прироста корней в длину (2), полученная для 24-летней сосны Банка на песчаных почвах в США (Kaufman, 1945).

В СССР подобные исследования были проведены И.Н. Рахтеенко (1960, 1963) и Л.И. Лахтановой (1971) на нескольких древесных породах – ели, сосне, лиственнице, дубе, липе, клене, акации желтой. И в этих случаях были выявлены два максимума роста корней (при одновременном минимальном отпаде) в течение вегетационного периода: весенне-летний и осенний. Первый они связывали с формированием листвы, а второй – с листопадом. Однако это происходило не одновременно: рост активных корней наступал за 3-5 недель до распускания почек и затухал значительно позднее листопада. Максимальное отмирание корней всегда наступало в период затухания роста (Рахтеенко, 1963; Лахтанова, 1971).

Аналогичные исследования проведены на корневых системах дуба, ясеня, липы, клена и лещины в Теллермановском лесничестве А.А. Молчановым (1954) по методу “стеклянной стенки” (glass wall method), впервые предложенному И. Заксом (Sachs, 1873). Была выявлена динамика роста активных корней, несколько отличная от закономерностей, установленных И.Н. Рахтеенко (1963) и Л.И. Лахтановой (1971) в Белоруссии. Сосущие корни, сформировавшиеся в прошлом году, отмирают в июне и частично в июле текущего года, и на смену им со второй половины июля нарастают новые, наибольшая масса которых накапливается к середине августа. Аналогичные закономерности с наличием одного лишь летнего пика установлены в других природных зонах: в зоне умеренных лесов шт. Мичиган в США (Hendrick, Pregitzer, 1993) в двух насаждениях клена сахарного (**рис. 12**), в условиях средиземноморского климата Испании (López et al., 2001) в насаждении дуба каменного (**рис. 13**) и в культурах эвкалипта в Эфиопии (Assefa et al., 2017). По А.А. Молчанову (1954), интенсивность роста тонких корней связана с сезонной динамикой температуры и влажности почвы и достигает наибольших темпов при оптимальном их сочетании.

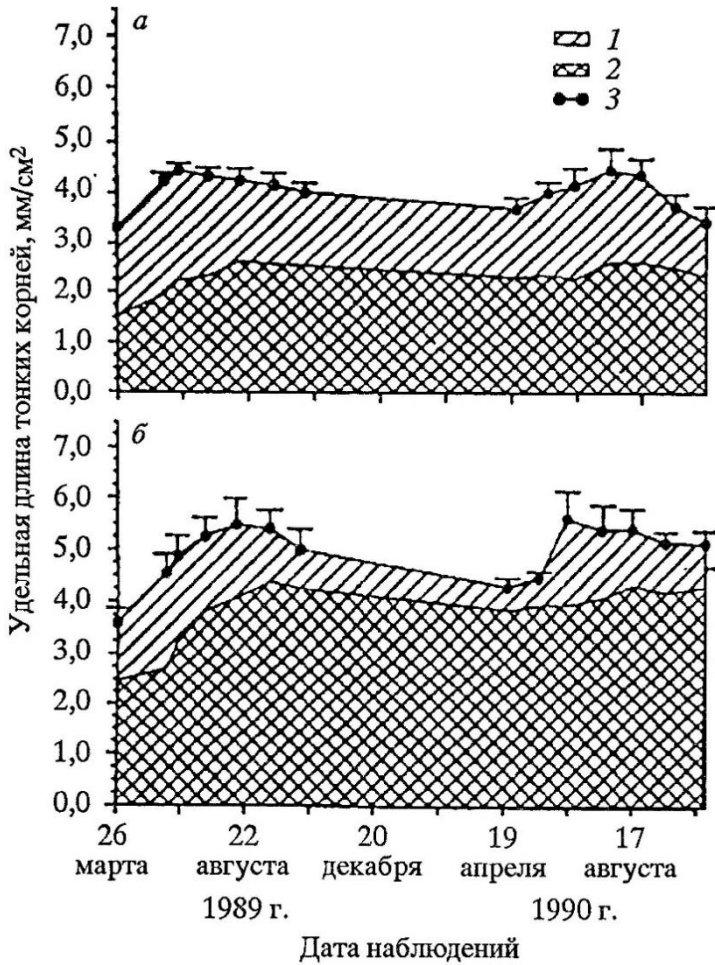


Рис. 12. Сезонная динамика удельной длины (длина в мм, приходящаяся на 1 см² поверхности миниризотрона) белой (1), коричневой (2) и суммарной (3) фракций тонких корней клена сахарного в возрасте 78 (а) и 74 (б) лет с апреля 1989 по октябрь 1990 гг. в штате Мичиган, США (Hendrick, Pregitzer, 1993).

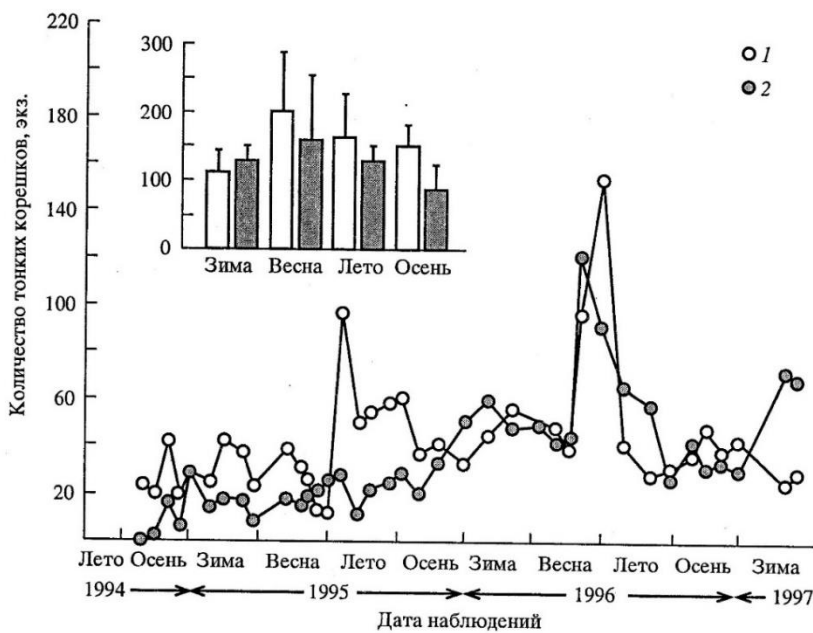


Рис. 13. Изменение количества появившихся (1) и исчезнувших (2) тонких корешков дуба каменного (Испания) на поверхности миниризотрона 1134 см² с лета 1994 по зиму 1997 гг.; во вставке показана усредненная сезонная динамика появившихся (1) и исчезнувших (2) тонких корней (López et al., 2001).

Подобным методом определяется сезонное изменение не только линейных размеров тонких корней, но и их массы. И в этом случае бимодальность сезонной динамики тонких корней была подтверждена многократно: у тюльпанного дерева и сосны ладанной в США (Harris et al., 1977), у сосны обыкновенной в центральной Швеции (Persson, 1978), у пихты миловидной в США (Grier et al., 1981) и др.

В тропическом дождевом лесу при круглогодичной вегетации различают два сезона роста: с декабря по март – относительно короткий период засухи, а все остальное время – сезон дождей. Поэтому максимальная масса тонких корней приходится на конец периода дождей (ноябрь), а минимальная – на конец засухи (апрель), после чего в течение двух месяцев она поднимается до некоторого среднегодового уровня, который поддерживается до сентября, а затем к ноябрю вновь достигает пика (Sundarapandian, Swamy, 1996).

Таким образом, наличие моно- либо бимодальности, а также степень выраженности распределения и сдвиг пиков во времени видоспецифичны и определяются комплексом погодных условий того или иного года. *Следовательно, на первый вопрос Ф. Реза (Resa, 1878) можно дать в целом положительный ответ.*

Второй вопрос Ф. Реза о соотношении приростов надземной и подземной фитомассы был в какой-то мере предупрежден Ст. Хейлсом (Hales, 1748), установившим противоположные тенденции в росте надземной и подземной частей растения летом и зимой. Детальное исследование названных соотношений было проведено Кл. Кауфманом (Kaufman, 1945) и установлено, что рост корней начинался одновременно с ростом верхушечного побега, но последний достигал пика примерно на месяц раньше первого максимума прироста корней, а к моменту первого пика прироста корней рост побега заканчивался (**рис. 14**).

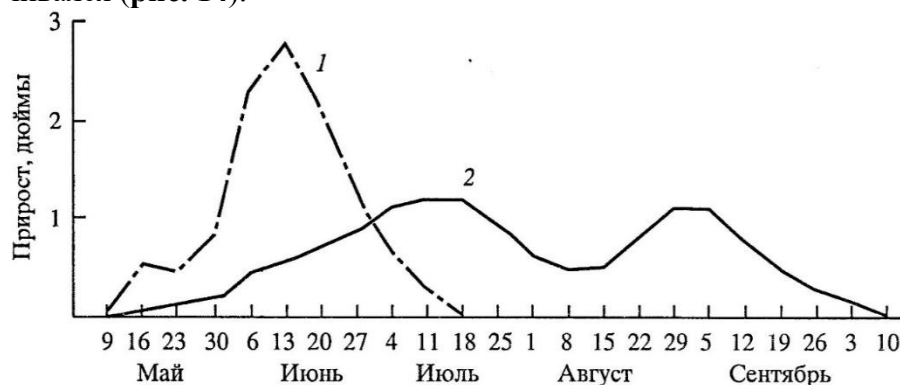


Рис. 14. Сезонная динамика прироста верхушечного побега (1) и корней (2) у 24-летней сосны Банкса (Kaufman, 1945).

Отсутствие взаимосвязи между приростами корней и побегов было подтверждено К. Ладефогедом (Ladefoged, 1939); более того, в опытах последнего корни пней спиленных деревьев лиственницы и пихты (т.е. при отсутствии каких-либо побегов) начинали расти одновременно с корнями соседних нетронутых деревьев. Одна из причин подобной диспропорции может состоять в том, что в отличие от роста апекса ствола, рост корневого апекса слабо связан с камбиальной активностью (Zimmermann, Brown, 1971). Таким образом, *на второй вопрос Ф. Реза (Resa, 1878) можно дать в целом положительный ответ.*

Резюмируя раздел «Периодичность прироста корней», М. Циммерман и К. Браун (Zimmermann, Brown, 1971) констатируют:

- не все корни дерева растут одновременно, и пока одна их часть растет, другая находится в покое;
- у многих древесных видов умеренной зоны имеется период максимальной интенсивности прироста корней весной, который может начаться раньше, одновременно

либо после начала роста побегов; затем следует снижение прироста в летний период как по интенсивности, так и по количеству продуктивных корней; осенью может наступить второй пик активности, и с наступлением зимних холодов основная масса корней переходит в состояние покоя;

- для отдельных корней присуща цикличность роста, обусловленная механизмом эндогенного контроля, однако последний может модифицироваться под влиянием изменений внешней среды.

7. О непрерывности процесса формирования-отпада тонких корней

Непрерывное отмирание и возобновление тонких корней (рис. 15) впервые установил М. Дугамель ду Монсо (Duhamel du Monceau, 1760) и позднее подтвердил Е. Гартиг (Hartig, 1863b). Сегодня признано, что этот феномен представляет собой естественный процесс в жизненном цикле древесных (Колесников, 1924, 1962; Виноград, 1941; Рахтеенко, 1959, 1963). В.А. Колесниковым (1924) установлено, что на месте отмершего корневого окончания формируется несколько новых, каждый из которых спустя некоторое время также отмирает с последующим ветвлением и т.д. В результате формируется мелкая разветвленная сетка тонких корней, обеспечивающая полный охват корнеобитаемой почвенной толщи. Интенсивность отмирания и новообразования, максимальная у корешков 1-го порядка, снижается до ничтожно малой величины у 6-8-го порядков. Процесс отмирания превалирует над новообразованием в базальной части корней, и это превалирование постепенно теряется в направлении апикальных частей корня. В результате мелкая питающая сетка со временем все более удаляется от основания дерева, постепенно приближаясь к тому пределу, при котором листва дерева начинает испытывать дефицит элементов питания и воды вследствие чрезмерных «транспортных затрат».

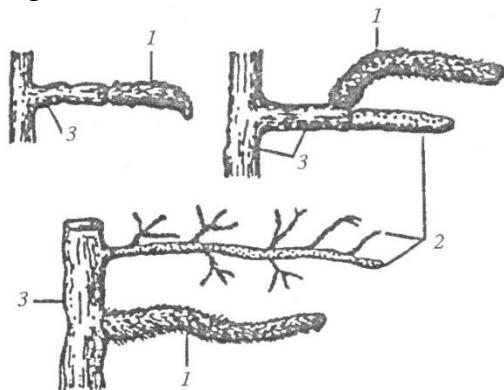


Рис. 15. Характер отмирания и новообразования тонких корней у яблони. 1, 2 и 3 – соответственно всасывающие, отмершие и проводящие корни (Колесников, 1962).

Основная часть сформировавшейся в течение сезона массы тонких корней идет в отпад, и лишь незначительная часть формирует их чистый прирост, который может быть как положительным, так и отрицательным (Grier et al., 1981; Santantonio, Hermann, 1985; Gholz et al., 1986). Сказанное подтверждается результатом, полученным Е.М. Борискиной (1959) в 50-летнем дубняке осоково-снытевом III класса бонитета по модифицированной методике А.Я. Орлова (1955) с тщательной выборкой всех живых корней < 0,3 мм из почвенного монолита сечением 100 см² с помощью препаровальных игл и бинокулярной лупы с 30-кратным увеличением. Монолиты брали на расстоянии 70 см от ствола модельного дерева, что соответствовало половине расстояния между ним и соседними деревьями, в пяти повторностях в июне, июле и августе между 14 и 21 числом месяца. Оказалось, что 90 % массы живых сосущих корней сосредоточено в верхних 5 см почвы (остальные 10 % - в слое 5-10 см), и их общая масса составила в июне от 0,6 до 1,0 (в среднем 0,8 т/га), в июле 0,8 и в августе 0,5 т/га. В итоге получен отрицательный прирост сосущих корней в течение сезона, составляющий –0,3 т/га.

Наличная масса живых и отмерших тонких корней представляет собой конечный продукт процессов формирования тех и других на данный момент времени. Определяя

продукцию тонких корней только по изменению их массы, мы не учитываем синхронные и компенсирующие процессы их продуцирования и отпада.

Таким образом, *если при исследовании биопродуктивности надземной части насаждения процедуры определения первичной продукции и годичного опада и отпада могут осуществляться (и осуществляются) отдельно, то при изучении подземной части определение годичной динамики живых и отмирающих тонких корней представляет собой единый процесс.*

Исследуя сезонную динамику роста тонких корней дуба, Е.М. Борискина (1959) констатирует: “Сосущие корни – постоянно обновляющийся аппарат, и за 50-летнюю жизнь дерева сменяется несколько десятков поколений их...” (с. 262). Продолжительность жизни тонких корней обычно исследуется в режиме реального времени по методу “стеклянной стенки” с использованием бинокулярной лупы (Орлов, 1955, 1957, 1967; Рахтеенко, 1963; Лахтанова, 1971; Бобкова, 2001). Наблюдения проводятся 2-4 раза в месяц.

Период жизни корней, по И. Н. Рахтеенко (1963), принимается с момента их появления до потемнения, т.е. до начала опробковения, когда первичная ткань превращается во вторичную, и корешки в значительной степени утрачивают физиологическую активность, сжимаются, приобретают ребристую форму. Часть сосущих корней превращается в проводящие, а часть отмирает, причем соотношение тех и других неизвестно (Moir, Bachelard, 1969). Непрерывность процесса роста сосущих корней с последующим их отмиранием и инициацией нового корня у основания предыдущего определяет их «эфемерный» статус (Zobel, 2016).

Обычно живые корни отличают от отмерших по морфологическим признакам – цвету, степени целостности и сцепления между корой и перидермой и т.д. (Колесников, 1962; Рахтеенко, 1963; Valiela et al., 1976; Ares, Peinemann, 1992). Живые корешки более эластичны, полупрозрачны, имеют цвет от белого до желтовато-коричневого. Отмершие корешки легко крошатся, тусклые, имеют цвет от серого до черного (McClagherty et al., 1982). Соответствие физиологического состояния корешка его внешним признакам проверяется с помощью калийно-йодистого раствора (Vogt et al., 1987) либо иных химикатов (Joslin, Henderson, 1984, 1987). Н. Макита с соавторами (Makita et al., 2012), показав связь интенсивности дыхания корней с их морфологическими показателями, дали количественную основу для отделения тонких корней от скелетных.

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

Продолжительность жизни сосущих корней изменяется в течение года. Весной и летом процесс обновления и отмирания происходит более интенсивно и длится от 2 до 5 недель. Осенью и зимой корневые окончания живут несколько месяцев. Функционирование ростовых корней обычно заканчивается значительно раньше сосущих – на 3-10-й день жизни, и в течение сезона меняется мало. При наличии микоризы срок жизни активных корней удлиняется в 2-3 раза по сравнению с корнями без нее. Дефицит влаги в пределах 15-20% от максимальной влагоемкости в течение 5-7 дней сокращает срок жизни активных корней примерно в два раза (Рахтеенко, 1959, 1963).

У большинства древесных пород активные корни обновляются в течение года 4-8 раз (Рахтеенко, 1959, 1963). Если численно выразить названное обновление как отношение суммарного прироста массы живых и отмерших тонких корней к среднему за год значению их массы, представляющее собой относительный массооборот (или индекс массооборота), то последний в данном случае равен 4-8. Это примерно соответствует данным М. Кэннела (Cannell, 1989) о наличии 2-5-кратного массооборота тонких корней

деревьев в течение вегетационного сезона. Последний феномен комментируется М. Кэннелом как одно из наиболее важных достижений лесной биологии последних десятилетий.

Но этот вывод противоречит результатам других исследователей. На основе базы данных для разных природных зон, составленной по 190 публикациям (Gill, Jackson, 2000), составлена диаграмма распределения массооборота тонких корней в зависимости от их толщины (рис. 16), согласно которой названный показатель даже для самой тонкой фракции не превышает 1,25. Согласно данным И. Янсенса с соавторами (Janssens et al., 2002), у 70-летней сосны обыкновенной массооборот корней толщиной <1мм составляет 0,80, а корней толщиной 1-2 мм – 0,30. Аналогичные показатели для сосны Эллиота составили соответственно 0,67 и 0,22 (Gholz et al., 1986). По данным Р. Татено с соавторами (Tateno et al., 2004) в девственном буково-дубовом насаждении Центральной Японии массооборот тонких (<2 мм) корней варьирует от 0,91 до 0,29 и составляет в среднем 0,5. На Тибетском Плато массооборот тонких (<0,25 мм) корней варьирует от 0,5 в культурах до 0,7 в естественных еловых древостоях (Liu et al., 2018). В еще большей степени выводы И.Н. Рахтеенко (1963) и М. Кэннела (Cannell, 1989) противоречат данным А. Я. Орлова (1967) и Н. В. Лобанова (1971) о массообороте сосущих (<0,6 мм) корней не выше 0,2-0,4.

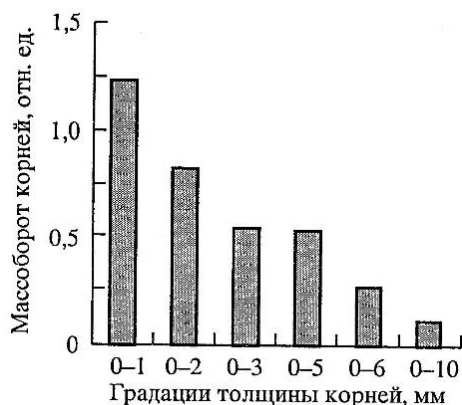


Рис. 16. Изменение массооборота тонких корней в связи с их диаметром (Gill, Jackson, 2000).

В этой связи можно отметить наличие двух взаимоисключающих зависимостей массооборота тонких корней от их наличной массы. Согласно первой из них, масса тонких корней и продолжительность их жизни возрастают при переходе от благоприятных к жестким условиям произрастания (Базилевич, Родин, 1968; Будаев, 1971; Усольцев, Крепкий, 1986), т. е. между массооборотом тонких корней и их наличной массой существует обратная зависимость.

Но это противоречит результатам Кристины Фогт с соавторами (Vogt et al., 1986b), установившим для хвойных лесов умеренной и бореальной зон положительную зависимость названных показателей (рис. 17).

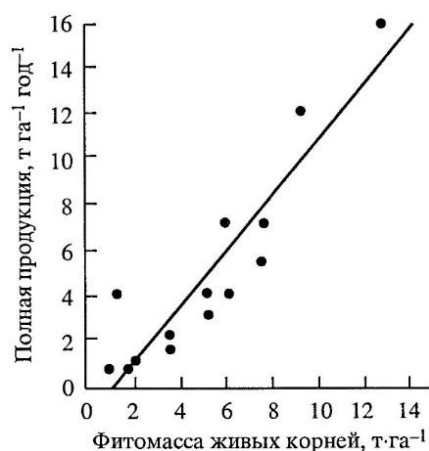


Рис. 17. Взаимосвязь между массооборотом всех тонких корней и фитомассой живой их фракции в хвойных насаждениях умеренной и бореальной зон, выражаемая зависимостью $Y = -1195 + 1,22X$; $R^2 = 0,86$ (Vogt et al., 1986b).

Вторая (методологическая) неопределенность связана с результатами А.Я. Орлова (1967) и И.Н. Рахтеенко (1960, 1963). Оба работали в пределах европейской части бывшего СССР с одними и теми же древесными видами, но получили совершенно несовместимые результаты. Первый дает $ЧПП_{lr}$, равную 0,2-0,4 от их наличной массы, а второй показывает $ЧПП_{lr}$, превышающую в 4-8 раз их наличную массу.

Имеющиеся на сегодня в мировой литературе результаты по $ЧПП_{lr}$, полученные на основе современных методик, в том числе с применением миниризотронов, свидетель-

ствуют, что *ЧПП* корней может превышать в несколько раз *ЧПП* надземной фитомассы и даже *ЧПП* листы. Наш анализ многочисленной мировой литературы последних лет по методам оценки *ЧПП* корней, в том числе с применением минири조트ронов, приводит к заключению, что все ранние оценки *ЧПП* корней, выполненные “деструктивными” методами были занижены, что *ЧПП* корней в действительности значительно выше *ЧПП* надземной фитомассы.

А.З. Швиденко, понимая, что результаты А.Я. Орлова идут вразрез с результатами, полученными на сегодняшний день по мировым лесам с использованием минири조트ронов, применил прием “экспертных” оценок, произвольно увеличив на 30 % имеющиеся по России результаты, в основном полученные по А.Я. Орлову (устное сообщение Д.Г. Щепаченко).

Ситуация выглядит патовой: остановить расчеты углеродного цикла лесов и публикацию их результатов по России нельзя ввиду их актуальности, но и продолжать давать некорректные оценки, занижая *ЧПП*, тоже нельзя.

Таким образом, *третий вопрос Ф. Реза (Resa, 1878) остается пока без ответа.*

8. Эколого-физиологические аспекты массооборота тонких корней

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

Кроме того, согласно “адаптивной стратегии” растения, интенсивный массооборот корней предполагает быстрое освоение новых пространств почвы вновь формируемыми корнями по мере исчерпания элементов питания и воды в сфере размещения отмирающих корней (Reynolds, 1975).

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

Поскольку для корней доступность ресурсов среды может стать лимитирующей на отдельных этапах вегетационного периода, оптимальная продолжительность жизни корней трудно предсказуема. Интенсивный массооборот корней соответствует лучшим условиям произрастания, в которых эффективность потребления ресурсов среды, по-видимому, максимизируется посредством сокращения продолжительности жизни корней. Одновременно возрастает эффективность потребления ресурсов и снижаются затраты по жизнеобеспечению корней. Напротив, повышенная продолжительность жизни корней более характерна в условиях жесткой конкуренции в бедных местообитаниях, когда необходимо избегать потерь элементов питания в результате отпада корней (Crick, Grime, 1987; Janssens et al., 2002). Увеличение массооборота корней установлено в направлении от бореальных к тропическим лесам (Gill, Jackson, 2000), по мере увеличения среднегодовых осадков в лесах Китая (Wang et al., 2017) и вследствие ирригационных мероприятий в альпийских долинах Швейцарии (Herzog et al., 2014). В буковых древостоях Европы на массооборот корней существенное влияние оказывает кислотность почвы (Richter et al., 2013).

Сказанное можно наглядно проиллюстрировать обобщенной положительной зависимостью годового массооборота тонких корней в лесах умеренной зоны от годового потребления азота (рис. 18) – элемента, дефицит которого в растительном сообществе обычен по той простой причине, что, за исключением углерода, это единственный элемент, который находится в газообразном состоянии и поэтому интенсивно улетучивается из экосистемы (Schlesinger, 1991).

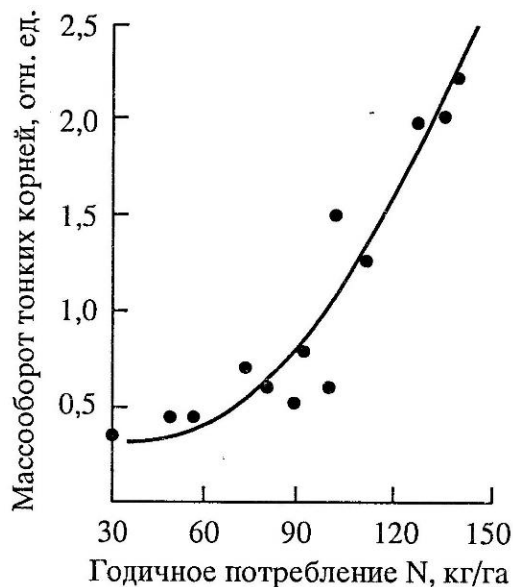


Рис. 18. Зависимость массооборота тонких корней деревьев от годового количества доступного азота в зоне умеренных лесов (Aber et al., 1985). Линия регрессии: $Y = 0,789 - 0,0191X + 0,000211X^2$; $R^2 = 0,95$.

Таким образом, по мере обострения дефицита азота в местообитании возрастает масса тонких корней у древесного растения, но снижается их массооборот в корнеобитаемой толще. Поскольку массооборот тонких корней характеризует одновременно круговорот двух наиболее представленных в массе корней элементов питания – углерода и азота, то круговороты этих двух элементов в абсолютных единицах должны быть взаимообусловлены, что и показано на

рис. 19, правда на более широком уровне – уровне полного почвенного обменного цикла того и другого элемента (Ågren, Bosatta, 1987).

Существует теоретическая зависимость между относительной скоростью роста и концентрацией азота в растении (Ågren, Bosatta, 1996; Nadelhoffer, 2000), согласно которой выделяются четыре характерных диапазона воздействия лимитирующего фактора, в данном случае азота: а) “безответный” или диапазон воздействия, недостаточного для роста, б) диапазон положительного отклика, в) диапазон стабилизации и г) диапазон интоксикации (рис. 20). Эта зависимость характерна для широкого круга различных приложений в координатах *доза – эффект* с применением гербицидов (растениеводство), инсектицидов (защита растений), антисептиков (защита древесины), лекарств (фармакология) и др. (Bliss, 1935; Гар, 1963; Беленький, 1963; Беленков, 1991).

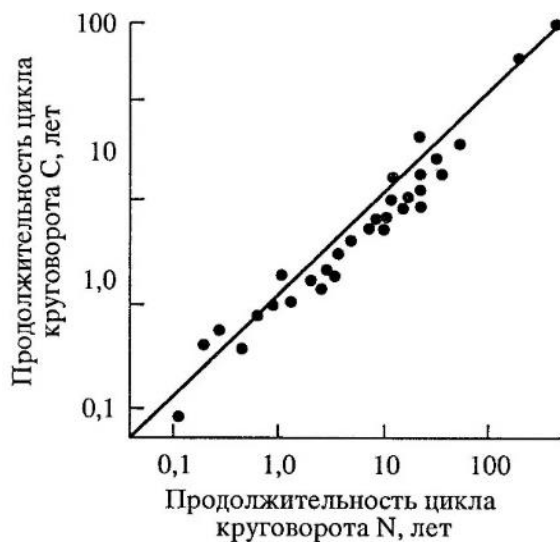


Рис. 19. Взаимосвязь циклов круговорота почвенного углерода и азота для совокупности наземных экосистем, характеризуемая коэффициентом корреляции 0,97 (Ågren, Bosatta, 1987). Используются опубликованные данные (Родин, Базилевич, 1965; Cole, Rapp, 1981).

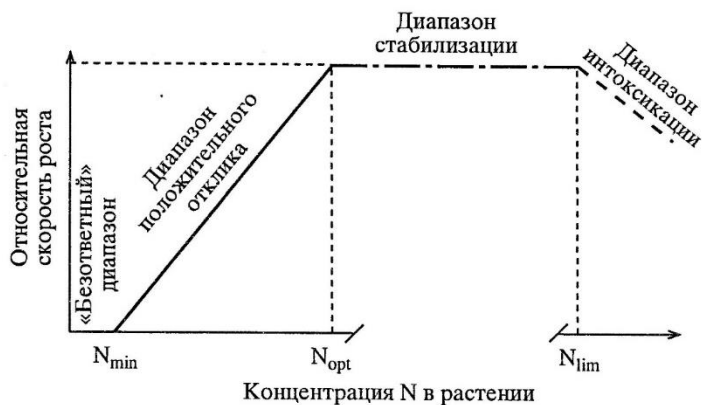


Рис. 20. Принципиальное соотношение между относительной скоростью роста и концентрацией азота в растении (Ågren, Bosatta, 1996). N_{min} , N_{opt} и N_{lim} — соответственно минимальная, оптимальная и предельная концентрации азота.

Более детально эта общая зависимость показана на **рис. 21**, где выделены потоки по массе листвы и корней, массообороту корней и освобождению NO_3 (Nadelhoffer, 2000). Логично сделать вывод, что возрастание массооборота тонких корней (или снижение продолжительности их жизни) по градиенту доступности азота в диапазоне положительного отклика (см. **рис. 18**) может обусловить увеличение продукции тонких корней, даже если учитывать, что их наличная фитомасса обычно снижается вдоль такого градиента (Aber et al., 1985; Nadelhoffer et al., 1985; Vogt et al., 1986b; Nadelhoffer, 2000).

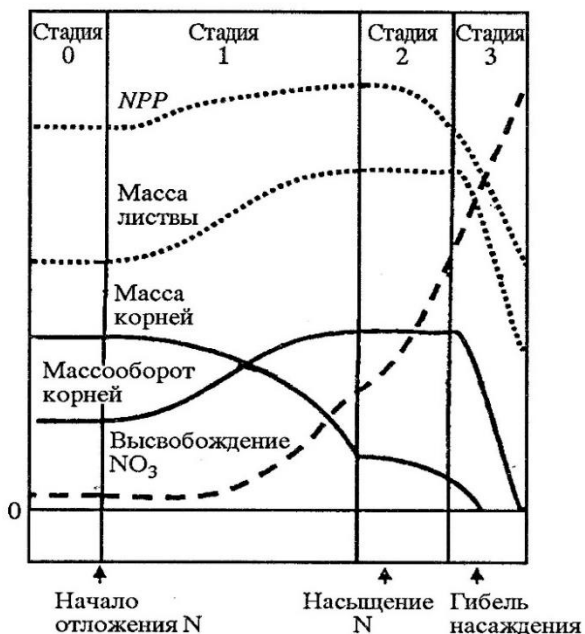


Рис. 21. Гипотетическая реакция лимитированной по азоту экосистемы (NPP, масса листвы, тонких корней, массооборот корней и высвобождение NO_3) на непрерывно возрастающее отложение азота (Nadelhoffer, 2000).

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

Согласно другим исследователям, по мере роста доступности азота возрастает лишь надземная продукция, а продуцирование тонких корней обратно пропорционально росту как надземной продукции, так и доступности азота (Grier et al., 1981; Vogt et al., 1986b; Gower et al., 1992).

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

Обсуждение эколого-физиологических аспектов и неопределенностей, связанных с динамикой продукции тонких корней, в том числе в связи с доступностью азота, Кнут Надельхоффер (Nadelhoffer, 2000) заканчивает следующими словами: “Большинство ис-

следователей природы взаимосвязи между продукцией тонких корней деревьев и доступностью азота сомневаются в наличии некой общей взаимосвязи между продукцией корней и наличием доступного азота в лесной почве. Однако ввиду недостаточной надежности оценок продукции тонких корней мы не можем безоговорочно принять нуль-гипотезу” (с. 152).

Нет единого мнения также в отношении возрастного изменения массооборота тонких корней: согласно одним данным названный показатель у сосны обыкновенной с возрастом снижается (Persson, 1983), а по другим данным – увеличивается (Helmisaari et al., 2002).

Остается открытым вопрос, чем обусловлены подобные противоречия в выводах – применением разных, недостаточно корректных методов, несопоставимостью условий среды или иными неучтенными факторами? Не проясняет сути проблемы и объяснение, выдвинутое американскими учеными (Joslin, Henderson, 1987): различия и противоположные оценки массооборота тонких корней связаны с видовой и эдафической спецификой количества энергии, затрачиваемой тем или иным насаждением на поддержание деятельности тонких корней.

По-видимому, прежде всего необходимо разрабатывать и применять адекватные методы определения первичной продукции тонких корней. Рассмотрим несколько конкретных примеров ее определения.

9. Примеры определения первичной продукции тонких корней

Пример 1. Как уже упоминалось, одним из способов определения ЧПП_т является последовательное взятие монолитов (5-10 повторностей в течение сезона) с последующим расчетом суммы положительных разностей между максимальным и минимальным значениями массы.

Сказанное можно пояснить на примере лириодендрона тюльпанного (рис. 22), тонкие корни которого учитывались в течение 1971-1973 гг. (Harris et al., 1977). Каждая точка на рис. 22 представляет среднее из четырех повторностей. Годичный прирост тонких корней Δp_r определен как сумма положительных разностей между “пиками” (экстремальными точками): первая разность – между январем и концом февраля $\Delta = +325$ г/м², вторая разность – между маем и сентябрем $\Delta = +580$ г/м²; годичный прирост $\Delta p_r = 325 + 580 = 905$ г/м². Годичный отпад Δp_{mort} определен как сумма отрицательных разностей между экстремальными точками: первая разность – между концом февраля и маем $\Delta = -500$ г/м², вторая разность – между сентябрем и декабрем $\Delta = -400$ г/м²; годичный отпад Δp_{mort} равен их алгебраической сумме $(-500) + (-400) = -900$ г/м².

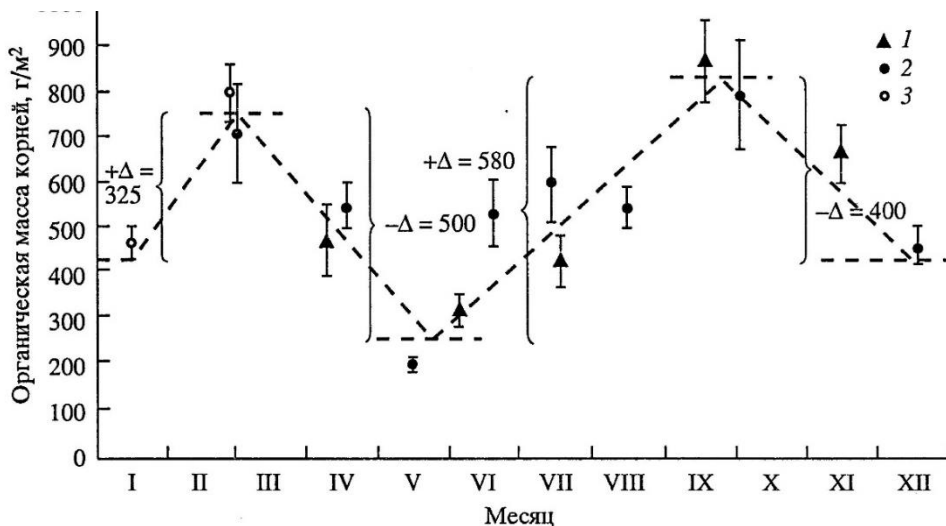


Рис. 22. Сезонная динамика тонких корней (<5 мм) у тюльпанного дерева (лириодендрона), полученная методом монолитов в течение 1971 (1), 1972 (2) и 1973 (3) годов (Harris et al., 1977). Пояснения см. в тексте.

Полученное значение 905 г/м^2 фактически представляет собой не $ЧПП_{tr}$, а текущий прирост, поскольку не учитывается отпад тонких корней. Например, предполагается, что показанные на **рис. 22** положительные разности 325 и 580 г/м^2 представляют собой чистый прирост тонких корней соответственно с января до конца февраля и с мая по сентябрь. В действительности же процесс отмирания тонких корней в результате исчерпания влаги и элементов питания, доступных в контактирующих с ними частицах почвогрунта, и в силу чисто физиологических причин происходит непрерывно (Колесников, 1962; Reynolds, 1975). И неизвестно, какое количество корней в течение двух названных промежутков времени отмерло и подверглось разложению.

Дополнительную неопределенность в проблему вносит несогласованность методов оценки. Одни определения основаны на разности значений массы только живых корней (Deans, 1981; Grier et al., 1981; McClaugherty et al., 1982; Scarascia-Mugnozza et al., 2000), другие – на суммарной разности живых и отмерших корней (Harris et al., 1977; Persson, 1978, 1979; Santantonio, 1980; Keyes, Grier, 1981; Failey, Alexander, 1985; Santantonio, Hermann, 1985; Gholz et al., 1986).

Пример 2. Е. Форд и Дж. Динс (Ford, Deans, 1977), не получив достоверной разницы между значениями концентрации тонких корней ($< 1,0 \text{ мм}$) в 11-летней плантации ели ситхинской в начале и конце вегетационного периода, приходят к заключению, что, несмотря на некоторый прирост корней в зимний период, система тонких корней достигла некоторой формы динамического равновесия, при котором среднее значение упомянутой концентрации остается неизменным.

Концепцию динамического равновесия в терминах массооборота тонких корней американские ученые (Joslin, Henderson, 1987) трактуют следующим образом: поскольку три самостоятельных процесса – продуцирование, отпад и разложение тонких корней находятся в динамическом равновесии, необходимо в идеальном варианте выполнять количественные определения каждого из них, и рассчитывать массооборот как среднюю величину трех полученных значений. Но исходя из того же равновесного статуса трех процессов, авторы полагают возможным определять лишь одну из трех составляющих, а именно скорость разложения тонких корней как наименее трудоемкую и наиболее точную операцию. Правда, у них подобная процедура в насаждении дуба белого дала оценку чистой продукции корней, заниженную на 10% по сравнению с величиной, полученной путем усреднения значений трех процессов.

Пример 3. Заслуживает внимания алгоритм определения $ЧПП_{tr}$, предложенный Д. Сантантонио (Santantonio, 1980) и успешно примененный его последователями (McClaugherty et al., 1982; Fairley, Alexander, 1985; Helmisaari et al., 2002). При этом исходят из предпосылки, что даже при ежемесячном учете тонких корней путем суммирования положительных разностей фактическая продукция теряется (занижается) вследствие непрерывного и интенсивного отмирания тонкой фракции. Поэтому определению подлежит не только суммарное приращение массы корней, но также их отпад и разложение, путем включения в расчет всех изменений наличной массы тонких корней, как живых, так и отмерших, как статистически достоверных, так и не достоверных, за период между двумя последовательными выборочными учетами.

Алгоритм представлен в виде четырех квадрантов «матрицы выбора» (**рис. 23**). Квадрант выбирается в зависимости от направления, в котором происходят изменения наличной массы живых и отмерших тонких корней за период между двумя выборками. Продукция, отпад и разложение в течение упомянутого периода рассчитываются с использованием уравнений, помещенных в выбранном квадранте. Если приходится делать выбор между какими-то двумя уравнениями, то предпочтение оказывается тому, которое дает более низкую оценку. Годичная оценка представляет собой сумму полученных значений за все периоды выборочного учета в течение года.

| | | | |
|----------------|------------|---|---|
| | | Живые корни | |
| | | Увеличение | Уменьшение |
| Отмершие корни | Увеличение | $p = \Delta p_{liv} + \Delta p_{mort}$ $p_{mort} = \Delta p_{mort}$ $p_{dec} = 0$ | $p = \Delta p_{liv} + \Delta p_{mort}$ или 0 $p_{mort} = \Delta p_{mort}$ или $-(\Delta p_{liv})$ $p_{dec} = (-\Delta p_{liv}) - \Delta p_{mort}$ или 0 |
| | Уменьшение | $p = \Delta p_{liv}$ $p_{mort} = \Delta p_{liv}$ $p_{dec} = (-\Delta p_{mort})$ | $p = 0$ $p_{mort} = (-\Delta p_{mort})$ $p_{dec} = (-\Delta p_{liv}) + (-\Delta p_{mort})$ |

Рис. 23. “Матрица выбора”, иллюстрирующая алгоритм оценки продукции, отпада и разложения тонких корней (McClougherty et al., 1982). Необходимый квадрант подбирается с учетом направления изменения наличных запасов живых и отмерших тонких корней, соответственно Δp_{liv} и Δp_{mort} , за период между двумя выборочными учетами. Величины продукции, отпада и разложения, соответственно p , p_{mort} и p_{dec} , за упомянутый период рассчитываются с применением уравнений выбранного квадранта.

Как уже упоминалось выше, при самых первых попытках определения первичной продукции тонких корней исходили из предположения, что в течение года есть лишь два пика массы тонких корней – один максимальный и один минимальный, и продукция определялась по их разности (max-min method) без учета отпада корней за промежутки времени между пиками. Покажем возможные расхождения в результатах оценки продукции тонких корней: а) с учетом лишь одного годового перепада их массы (max-min method) и б) с учетом ежемесячных перепадов, суммируемых в течение года без оценки их статистической достоверности (метод «матрицы выбора») на примере двух насаждений – 53-летней плантации сосны смолистой и 80-летнего смешанного твердолиственного древостоя (McClougherty et al., 1982) (табл. 1).

Таблица 1

Результаты определения ЧПП очень тонких (<0,5 мм) и тонких (0,5-3,0 мм) корней (т/га) в твердолиственном насаждении и плантации сосны смолистой, шт. Массачусетс, США (McClougherty et al., 1982)

| Почвенный горизонт | Твердолиственный древостой | | | | Плантация сосны смолистой | | | |
|--------------------|----------------------------|-----|------|-----|---------------------------|-----|------|-----|
| | I | | II | | I | | II | |
| | * | ** | * | ** | * | ** | * | ** |
| Подстилка | 1,7 | 1,0 | 3,3 | 2,8 | 1,0 | 0,3 | 2,5 | 1,0 |
| 0-15 см | 0,7 | 1,0 | 1,9 | 2,1 | 1,0 | 0,9 | 3,4 | 2,3 |
| >15 см | 0,2 | 0,8 | 0,6 | 0,7 | 0,2 | 0,7 | 0,5 | 1,2 |
| Итого | 2,6 | 2,8 | 5,8 | 5,6 | 2,2 | 1,9 | 6,4 | 4,5 |
| Всего | 5,4 | | 11,4 | | 4,1 | | 10,9 | |

Примечания: I – метод max-min; II – метод «матрицы выбора»;

* - диаметр корней <0,5 мм; ** - диаметр корней 0,5-3,0 мм.

Результаты сравнения показали, что: 1) обе выделенные фракции (<0,5 и 0,5-3,0 мм) имеют примерно равные вклады в общую продукцию тонких корней и 2) метод max-min по сравнению с методом “матрицы выбора” дал оценку продукции, меньшую в 2,1 – 2,7 раза. Однако нельзя сказать, какой из них дает истинную величину продукции: или недоучитывается отпад корней в первом случае, и тогда приоритет за вторым методом, или завышается оценка во втором случае вследствие чувствительности второго метода к ошибке выборки (Nadelhoffer, Raich, 1992), и тогда приоритет за первым методом.

Пример 4. С целью обеспечить более надежные результаты по ЧПП_т предлагают применять статистические методы. Исследуемый период времени A₂-A₁ (сезон или год) разбивается на периоды (например, 2-недельные) выборочного учета тонких корней

с выемкой монолитов либо кернов, и размер выборки должен обеспечивать статистически значимые величины как наличной массы тонких корней, так и их прироста за период времени между двумя последовательными выборками. В зависимости от принятого уровня значимости размер выборки может варьировать от 13 до 976 определений (монолитов). При взятии 25 монолитов, равномерно распределенных по площади елового древостоя, точность определения массы тонких корней находится в пределах 10 % (Абражко, 1983). При определении количества сосущих корней липы достоверная оценка на уровне t_{01} была обеспечена при 4 повторностях (Колесников, 1962). При использовании бура диаметром 7 см необходимо взятие не менее 5 почвенных кернов, но при малой интенсивности и выраженной неравномерности заполнения ризосферы корнями количество повторностей должно быть увеличено (Vöhm, 1979).

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

Порядок определения $ЧПП_{tr}$ с учетом их массооборота путем суммирования статистически значимых приростов можно показать на примере двух пробных площадей, заложенных в ходе выполнения трансевропейского проекта NIPHYS/CANIF на востоке Франции (Обэр) в насаждениях соответственно бука лесного и ели европейской (Stober et al., 2000). Тонкие корни (<1 мм) были взяты с помощью цилиндрического бура диаметром 4,5 см послойно, до глубины проникновения корней (40 см) с мая 1996 г. по май 1997 г. Выполнено шесть выборочных учетов, каждый в 20-кратной повторности. Результаты приведены в табл. 2.

Таблица 2

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

| Дата выборочного учета | Масса тонких корней в абсолютно сухом состоянии, г/м ² | | | | Отношение масс корней <i>живые:</i> <i>отмершие</i> | |
|------------------------|---|----------|-------------|--|---|------|
| | Живые | Отмершие | Итого общая | Положительная разность общей массы между двумя учетами | | |
| 1. Бук лесной | | | | | | |
| Май 1996 | 94 | 75 | 169 | } 137 | 2,13 | |
| Июль 1996 | 43 | 139 | 183 | | 14 | 0,37 |
| Сентябрь 1996 | 120 | 111 | 231 | | 48 | 1,30 |
| Октябрь 1996 | 79 | 74 | 154 | | | 1,10 |
| Май 1997 | 77 | 151 | 229 | | 75 | 0,63 |
| В среднем | 83 | 110 | | | | |
| 2. Ель европейская | | | | | | |
| Май 1996 | 70 | 45 | 115 | } 78 | 3,01 | |
| Июль 1996 | 63 | 64 | 127 | | | 1,13 |
| Сентябрь 1996 | 56 | 38 | 93 | | | 1,76 |
| Октябрь 1996 | 40 | 37 | 77 | | | 2,46 |
| Май 1997 | 57 | 97 | 155 | | 78 | 0,91 |
| В среднем | 57 | 56 | | | | |

$ЧПП_{tr}$ рассчитана (с мая 1996 по май 1997 г.) как сумма положительных разностей общей массы (живых + отмерших) корней между каждыми двумя последовательными выборочными учетами: у бука 137 г/м^2 ($14+48+75$) и у ели 78 г/м^2 . Аналогичным образом получены значения накопленной за год массы отмерших корней (некромассы): у бука 141 г/м^2 ($64+77$) и у ели 60 г/м^2 . При суммировании принимались в расчет лишь статистически достоверные положительные разности. У ели между первыми двумя выборочными учетами (в мае и июле 1996 г.) положительные разности составили по общей массе 12 ($127-115$) и по некромассе 19 ($64-45$) г/м^2 . Поскольку эти разности относительно невелики и соответственно статистически недостоверны, то они исключены из расчета. Результаты расчета средних за год показателей массы корней, их годичной продукции, накопленной за год некромассы и значений индекса массооборота приведены в табл. 3.

Таблица 3

Средние за год значения массы живых и отмерших тонких корней, их годичная продукция, накопленная за год некромасса и значения индекса массооборота (Stober et al., 2000)

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

При расчете индекса массооборота тонких корней в его числитель К. Стобер с соавторами (Stober et al., 2000) включили не только годичную продукцию общей массы (живых + отмерших) корней, но и положительную разность общей массы между последним (май 1997 г.) и первым (май 1996 г.) выборочными учетами. Эта последняя положительная разность составила для бука 60 ($229-169$) и для ели 40 ($155-115$) г/м^2 . Таким образом, индексы массооборота тонких корней рассчитаны для бука и ели соответственно как: $(137+60): 83 = 2,4$ и $(78+40): 57 = 2,1$ (см. табл. 3).

Пример 5. Под влиянием дискуссии, развернутой в 1980-х гг. по проблеме оценки $ЧПП_{tr}$, индийские ученые (Sundarapandian, Swamy, 1996) провели специальное исследование с целью сопоставить на одних и тех же восьми объектах тропического дождевого леса результаты определений продукции тонких корней по четырем методам, три из которых выполнены посредством периодического (1 раз в месяц) взятия почвенных монолитов, случайно распределенных по площади (размер выборки $n = 10$). Затем рассчитана продукция тонких ($<1 \text{ мм}$) корней путем:

- суммирования всех положительных изменений массы корней между двумя последовательными учетами (Fairley, Alexander, 1985),
- суммирования лишь статистически значимых положительных изменений массы корней (Lauenroth et al., 1986),
- нахождения разности между максимальным и минимальным значениями массы корней за весь период наблюдений – max-min method (McClagherty et al., 1982).

Четвертый вариант определения продукции корней ($<2 \text{ мм}$) выполнен по методу «емкости вращающегося», представляющей собой монолит размером $15 \times 15 \times 25 \text{ см}$, периодически (раз в 2 месяца) выкапываемый из почвы в фиксированной точке ($n = 10$). После тщательного просеивания через сито с отверстиями 2 мм почва возвращалась на прежнее место и утрамбовывалась.

В табл. 4 приведены результаты определений лишь по трем методам, поскольку все положительные разности между двумя последовательными учетами тонких корней оказались статистически не значимыми на уровне t_{05} .

Таблица 4

Годичная продукция (г/м²) тонких корней, определенная по трем методам (Sundarapandian, Swamy, 1996)

| № | Метод выборочного учета | Листопад-ный лес | | Лес смешанного типа | | Вечнозеленый лес I | | Вечнозеленый лес II | |
|---|--|------------------|------|---------------------|------|--------------------|------|---------------------|------|
| | | I | II | I | II | I | II | I | II |
| 1 | Суммирование положительных приращений (<1 мм) | 662 | 541 | 580 | 604 | 566 | 607 | 472 | 530 |
| 2 | Разность между максимальным и минимальным значениями (<1 мм) | 371 | 302 | 301 | 286 | 269 | 323 | 246 | 258 |
| | В долях к (1) | 0,56 | 0,56 | 0,52 | 0,47 | 0,48 | 0,53 | 0,52 | 0,49 |
| 3 | Метод “емкости вращаения” (<2 мм) | 262 | 178 | 186 | 210 | 188 | 226 | 175 | 224 |
| | В долях к (1) | 0,40 | 0,33 | 0,32 | 0,35 | 0,33 | 0,37 | 0,37 | 0,42 |
| | В долях к (2) | 0,71 | 0,59 | 0,62 | 0,73 | 0,70 | 0,70 | 0,71 | 0,87 |

Примечание: I- редина, II – сомкнутый полог.

Второй из приведенных в табл. 4 метод (max-min) авторы считают наиболее приемлемым для этих условий, поскольку есть лишь один максимум (в конце периода дождей) и один минимум (в конце засушливого периода) за весь год. Первый метод имеет тенденцию к завышению результата вследствие его чувствительности к ошибке выборки (Nadelhoffer, Raich, 1992), особенно при неравномерном распределении корней по площади (Kurz, Kimmins, 1987), что и подтвердилось в данном случае с почти двукратным завышением результата по отношению ко второму методу.

Метод “емкости вращаения” занижает результат по сравнению со вторым методом в среднем на 30 % вследствие, как уже отмечалось, замедленного освоения поврежденными корешками нового, каждый раз нарушаемого почвенного субстрата. Авторы пришли к заключению, что метод “емкости вращаения” нельзя применять для определения продукции корней (Sundarapandian, Swamy, 1996).

Пример 6. Выше упомянутое совмещение традиционного деструктивного метода оценки ЧПП_г с современным методом использования минири조트рона может быть осуществлено несколькими путями. Один из вариантов применен Р. Хендриком и К. Прегитцером (Hendrick, Pregitzer, 1993) на примере клена сахарного в США. В начале вегетационного сезона (в данном случае в апреле) определена масса тонких (<2 мм) корней (6,89 т/га) путем взятия почвенных кернов диаметром 5,08 см и длиной 30 см, случайным образом распределенных по пробной площади.

Одновременно с помощью минири조트рона определена длина всех взятых на учет и закодированных корневых окончаний (мм) и путем ее деления на площадь сканирования минири조트рона (см²) рассчитана удельная длина тонких корней (3,60 мм/см²). Далее путем последовательных записей (всего 14) роста (новообразования) всех тонких корней в течение года определяется их годовая удельная длина (3,83 мм/см²) и рассчитывается показатель относительной годичной удельной длины путем деления второй величины на первую (3,83: 3,60 = 1,06). Умножением полученной относительной цифры (1,06) на массу тонких корней в начале периода наблюдения (6,89 т/га) получили годовую продукцию живых тонких корней (7,30 т/га).

Годичный отпад тонких корней определяется одновременно с их приростом и включает в себя суммарную длину всех взятых на учет корневых окончаний, которые отмерли или исчезли вследствие разложения в течение года. В данном случае годовая

удельная длина отмерших тонких корней составила 2,56 мм/см². Ее относительная величина рассчитана путем деления последней на удельную длину живых тонких корней в апреле, т.е. $2,56: 3,60 = 0,71$. Тогда масса годичного отпада тонких корней равняется $6,89 \times 0,71 = 4,89$ т/га, полная годичная продукция тонких корней $7,30 + 4,89 = 12,19$ т/га, а их годичный массооборот равен $12,19: 6,89 = 1,77$.

Достоинства изложенного метода определения $ЧПП_{tr}$ очевидны: прежде всего, метод существенно менее трудозатратен; он обеспечивает круглогодичное фиксирование всех корневых окончаний, находящихся в обзоре видеокамеры и исключает какой-либо недоучет прироста, отпада и разложения массы корней в промежутках между периодическими выборочными оценками с помощью традиционных почвенных кернов. Например, Сара Стил с соавторами (Steele et al., 1997) установили в насаждениях ели черной и сосны Банка 2-4-кратное занижение результатов, полученных по «кернам вращаения», по отношению к данным миниризотронов.

Далее, метод снимает проблему завышения либо занижения продукции корней при суммировании только статистически значимых разностей, либо всех положительных разностей между периодическими учетами и, наконец, снимает проблему учета временного сдвига между процессами продуцирования, отпада и разложения тонких корней, особенно актуальную при имитационных экспериментах, и может внести большую ясность в понимание периодичности прироста тонких корней и ее причин.

Последнее получает наглядное подтверждение при сопоставлении сезонной динамики $ЧПП_{tr}$ на рис. 12 и 24, полученной на одном и том же объекте (Hendrick, Pregitzer, 1993). Выше в подразделе «О периодичности в формировании тонких корней» приводились многочисленные примеры наличия двух максимумов роста корней – весеннего и осеннего, что некоторыми исследованиями не подтверждалось и констатировался лишь один летний максимум. Примером последнего утверждения служила закономерность, показанная на рис. 11.

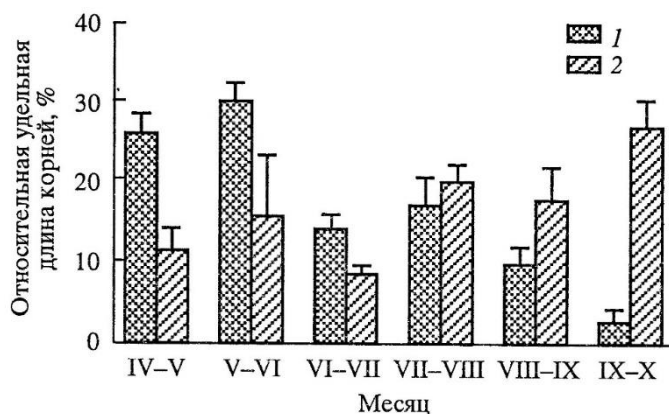


Рис. 24. Сезонная динамика новообразования (1) и отпада (2) тонких корней (<2 мм) в относительных единицах их длины в 74-летнем насаждении клена сахарного (Hendrick, Pregitzer, 1993). Очевиден бимодальный характер сезонного распределения общей продукции (массооборота) тонких корней, обусловленный сложением двух мономодальных распределений продукции живых и отмерших корней соответственно с весенним и осенним пиками.

Однако непрерывное видеонаблюдение за фиксированными корневыми окончаниями позволило в режиме реального времени проанализировать динамику как новообразования, так и отпада тонких корней, что в совокупности и определяет их первичную продукцию (см. рис. 24). Оказывается, бимодальность сезонной динамики первичной продукции есть следствие сложения двух мономодальных распределений, пики которых сдвинуты во времени: первый (весенний) пик относится к новообразованию тонких корней, а второй (осенний) – к их отпаду, и никакого противоречия или отступления от концепции бимодальности фактически нет.

Конечно, этот вывод не претендует на всеобщность феномена, и это видно на рис. 13, где тоже показана раздельная динамика вновь образовавшихся и исчезнувших тонких корней, полученная посредством миниризотрона: смещение их пиков очевидно лишь для 1995 года наблюдения и совершенно не очевидно для 1996 года.

Пример 7. Иной способ совмещения данных традиционного деструктивного определения $ЧПП_{tr}$ с результатами их круглогодичного видеонаблюдения с помощью миниризотрона осуществлен Ш. Ваном с соавторами (Wan et al., 2004). Труба миниризотрона вставляется в почву под углом 60° к вертикали, ее верхний конец закрывается резиновой пробкой, и сверху вся конструкция накрывается светоизоляционной пластиной из черного пенопласта.

Вначале по данным видеонаблюдений определяются длина и толщина каждого корневого окончания, и регистрируются их приросты, отмирание и разложение (исчезновение изображения). Тонкие корни регистрируются по шести категориям: вновь появившиеся, белые, коричневые, отмершие, исчезнувшие и видимые, но недоступные для измерения вследствие плохого качества изображения.

Чтобы почва и тонкие корни восстановились после их повреждения при установке миниризотрона, эта операция производится за 3-6 месяцев до начала наблюдений. Продукция тонких корней за истекший период рассчитывается как общая длина живых корней на момент окончания наблюдений за минусом общей длины живых корней на момент начала наблюдений. Отпад тонких корней за тот же период рассчитывается как общая длина отмерших или исчезнувших корней в течение периода наблюдений, без учета отмерших и исчезнувших корней за предыдущий период. Выборки корней взвешиваются, затем помещаются между стеклами, производится их видеосъемка, результаты оцифровываются и с использованием компьютерной программы ROOTS определяется их общая длина. Общая зарегистрированная длина корней (м) суммарно по 90 последовательным записям с площадью каждого видеоизображения 223 мм^2 ($12,4 \times 18,0 \text{ мм}$) пересчитывается на единицу площади видеоизображения (м^2), т.е. определяется удельная длина корней. Для перевода полученных значений удельной длины корней в единицы массы рядом с трубой миниризотрона извлекаются почвенные керны, корни которых сортируются по толщине и для тонкой фракции рассчитывается удельная масса корней (г/м). Умножением полученных значений удельной массы корней на общую длину вновь образовавшихся и отпавших корней получили первичную продукцию тех и других и рассчитали общую первичную продукцию тонких корней на 1 га.

Далее было выполнено сравнение значений $ЧПП_{tr}$, определенной с помощью миниризотрона и традиционным методом с периодическим взятием почвенных кернов. Для этого приняли толщину сканируемого слоя почвы вдоль трубы миниризотрона, равной 0,2 см (Merrill, Upchurch, 1994), и путем деления на толщину слоя удельной длины корней (мм/см^2) получили длину корней в единице объема почвенного керна (мм/см^3), а после умножения последней на глубину взятия кернов получили первичную продукцию тонких корней, т/га. Несмотря на некоторые допущения, результаты, полученные по двум разным методам, оказались очень близкими.

Сарой Стил с соавторами (Steele et al., 1997) переход от удельной длины вновь образовавшихся и отмерших корней к их массе был упрощен в результате использования ими значений удельной массы корней, полученных для ели черной, сосны Банка и тополя осинообразного другими авторами.

В любом случае, совмещение метода миниризотрона с традиционным деструктивным дает несколько большую совокупную ошибку выборки, равную произведению ошибок оценки по каждому из составляющих методов. Дебора Кларк с соавторами (Clark et al., 2001) полагают, что наиболее перспективно совмещение метода миниризотрона с использованием «матрицы выбора» по четырем квадрантам (см. **рис. 23**).

Пример 8. Дж. Эфрат с соавторами (Ephrath et al., 1999) исследовали возможности калибровки данных удельной длины корней акации и пшеницы, т.е. суммарной длины корней, приходящейся на единицу почвенного объема (RLD, см/см^3), полученных методом миниризотрона, по результатам взятия почвенных кернов. Установлено, что различия названного показателя, полученного по двум методам, несущественные, и что

угол установки трубы миниризотрона (вертикально или под 45°), а также повреждения почвы и корней при установке трубы миниризотрона не влияют на точность оценки.

Пример 9. Г. Тирней и Т. Фахей (Tierney, Fahey, 2001) при определении $ЧПП_{tr}$ методом миниризотрона исходили из того, что если средняя годовичная фитомасса тонких корней достаточно стабильна, то $ЧПП_{tr}$ (г/м² в год) может быть рассчитана как отношение их фитомассы (г/м²) к средней продолжительности жизни (лет), т.е. к величине, обратной массообороту (1/год). Подобный расчет допустим лишь в том случае, если массооборот длины тонких корней, определяемый с помощью миниризотрона, адекватен массообороту их фитомассы. Поскольку отношение массы к длине корня зависит от диаметра последнего, то путем взятия серии почвенных монолитов сечением 4×4 см авторы определили фракционную структуру фитомассы тонких корней (табл. 5), а продолжительность жизни каждой фракции установили с помощью миниризотрона. $ЧПП_{tr}$ каждой фракции рассчитана как отношение ее фитомассы к продолжительности жизни, а общая $ЧПП_{tr}$ - как суммарная величина, взвешенная по доле участия каждой фракции в общей массе тонких корней (см. табл. 5).

Таблица 5

Определение $ЧПП_{tr}$ по фракционной структуре фитомассы корней и продолжительности жизни каждой фракции в напочвенном покрове твердолиственного насаждения в шт. Нью Гемпшир, США (Tierney, Fahey, 2001)

| Диаметр фракции, мм | Доля фракции в общей фитомассе | Средняя продолжительность жизни корней, лет | $ЧПП_{tr}$, г/м ² в год |
|---------------------|--------------------------------|---|-------------------------------------|
| <0,3 | 0,10 | 0,65 | 40 |
| 0,3-0,4 | 0,21 | 0,76 | 72 |
| 0,4-0,6 | 0,39 | 1,03 | 99 |
| 0,6-1,0 | 0,30 | 0,95 | 82 |
| Итого | - | - | 293 |

Позднее эти же авторы модифицировали метод миниризотрона и сопоставили его результаты с результатами, полученными радиоуглеродным методом (Tierney, Fahey, 2002). Корни делили на четыре градации толщины, но в более узком диапазоне – от 0,2 до 0,5мм, и поскольку распределение корней по возрасту оказалось не симметричным, а скошенным влево, авторы отказались от прежнего подхода и рассчитали $ЧПП_{tr}$ регрессионным методом, приняв в качестве независимых переменных прирост длины и градацию толщины корня. Результат оказался на 24-37% ниже, чем дал немодифицированный метод миниризотрона, но на 22% выше, чем дал радиоуглеродный метод.

Пример 10. Р. Джонс с соавторами (Jones et al., 2003) в сосновом насаждении прибрежного района шт. Джорджия (США) использовали миниризотроны, погруженные на глубину 40 см под углом 45°. Ежедневные наблюдения выполнялись круглый год, всего было 55. Учитывались длина и диаметр каждого корня диаметром от 0,1 до 2,0 мм, попадающего в поле обзора. Живые корни при первом учете регистрировались как вновь образованные. Корни считались отмершими, если они исчезали из окна обзора или изменяли цвет на темный. Продолжительность жизни измерялась для каждого корня, отмершего в течение периода наблюдений. Продукция определялась как сумма всех приращений длин корней в каждом микросайте за весь период наблюдений, включая вновь образованные корни. Отпад тонких корней определен как сумма всех сокращений их длин. Устанавливалось среднее значение длин корней для каждой трубы и рассчитывался массооборот путем суммирования общей продукции и отпада за весь период с последующим делением на среднее значение. Пересчет на продукцию фитомассы выполнен по данным деструктивного выборочного учета методом ядер вращающегося диска.

10. О некоторых альтернативных методах оценки первичной продукции тонких корней

Проанализировав опубликованные методы определения $ЧПП_{tr}$, Ганс Перссон (Persson, 1983) пришел к выводу, что тем или иным из них свойственны следующие недостатки:

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

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

Д. Сантантонио и Дж. Грейс (Santantonio, Grace, 1987) предложили “поточно-блочную” модель (compartment-flow model), имитирующую процессы продуцирования, отпада и разложения тонких корней с месячным разрешением (т.е. с шагом имитации в 1 месяц). Модель включает в себя два блока и три потока (**рис. 25**). Блоки представляют переменные модели, характеризующие состояние системы, а именно – наличные запасы живых и отмерших тонких корней. Потоки характеризуют динамику трех процессов – продуцирования, отпада и разложения корней.

Скорость разложения корней определяется как функция температуры почвы на глубине 10 см по соответствующему эмпирическому уравнению. Хотя факторы, контролирующие продукцию и отпад корней, неизвестны, по расчетной скорости разложения, известным уровням заполнения емкостей (см. **рис. 25**) и первым производным от их значений по времени модель дает скорости двух остальных потоков. Предполагается, что тонкие корни, отмершие в течение данного временного интервала, начинают разлагаться лишь в начале следующего. Суммирование ежемесячных трех потоков дает годовые продукцию, отпад и разложение. Лучший результат моделирования получен в предположении, что процессы продуцирования и отпада тонких корней в течение сезона протекают синхронно, но процесс разложения корней сдвинут на более поздние месяцы.

Поточно-блочная модель финских исследователей (Mäkelä, Vanninen, 2000) основана на предположении, что отношение некромассы тонких корней к их фитомассе связано со специфичными скоростями разложения, отпада и чистого прироста. При известных значениях скорости разложения и динамики чистого прироста, полученной посредством периодических учетов, могут быть определены отпад и общий прирост. Результаты моделирования проверены на фактических данных, полученных последовательным взятием почвенных монолитов в семи древостоях сосны обыкновенной разного возраста и типа леса, и показали хорошее приближение.

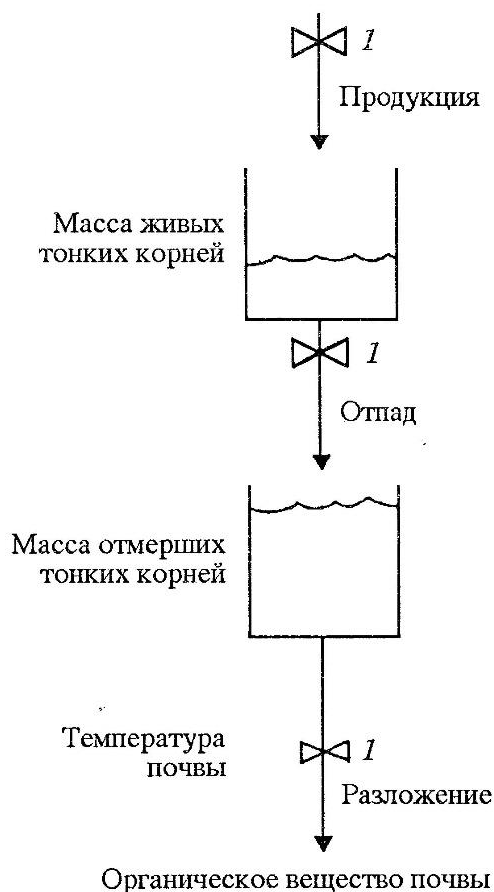


Рис. 25. Схема “поточно-блочной” модели первичной продукции тонких корней, представленная тремя потоками (продукция, отпад и разложение), на стыках которых имеются два блока. Блоки представлены в виде емкостей, соответствующих массе живых тонких корней и массе отмерших тонких корней. 1 – “клапаны”, регулирующие соответствующие потоки (Santantonio, Grace, 1987)

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

На точность оценок $ЧПП_{tr}$ влияет также величина шага имитации. Сократить его, например, до недели технически трудно, поскольку многократно возрастают затраты на определение наличной массы живых и отмерших тонких корней в реальном насаждении. К тому же, по мнению Кристины Фогт с соавторами (Vogt et al., 1986a), если не обеспечивается статистически достоверная оценка первичной продукции корней в каком-то принятом временном интервале, то более частый выборочный учет, т.е. сокращение этого интервала, ничего не дает для повышения точности оценки. Увеличение же шага имитации до одного года занижает оценки продукции и отпада корней на 17 % по сравнению с оценками, полученными с разрешением в один месяц (Santantonio, 1989).

Процесс формирования и отпада тонких корней протекает, хотя и непрерывно, но неравномерно, периодически изменяясь в течение сезона сообразно с погодными и почвенными факторами (Рахтеенко, 1963; Овингтон, Маррей, 1968; Ford, Deans, 1977; Vogt et al., 1986a) и волнообразно (Рахтеенко, 1963; Дальман, 1968) либо циклично (Колесников, 1968) в корнеобитаемом пространстве, и эта неопределенность возрастает при переходе от одновидового к многовидовому сообществу.

Имитационная же модель описывает процесс дискретно, с жестко установленным шагом, никак не согласуясь, например, с выявленными Е. Фордом и Дж. Динсом (Ford, Deans, 1977) в течение вегетационного периода четырьмя последовательными фазами с преобладанием в каждой либо новообразования корней, либо их отмирания, либо утолщения и перехода в категорию проводящих (скелетных), либо изменения концентрации крахмала и растворимых углеводов. Поэтому одна из основных проблем при имитационном моделировании продукции тонких корней состоит в сложности верификации его результатов на фактических данных, варьирование которых предполагается случайным.

Для осуществления имитационных экспериментов требуются знания механизмов, контролирующих формирование и отпад тонких корней. В соответствии с уровнем этих

знаний имитационные эксперименты предваряются системой априорных предпосылок и условностей, а для верификации результатов имитаций требуются методически выверенные, корректные и статистически достоверные данные о динамике запасов живых и отмерших тонких корней в течение сезона роста.

Учитывая множественные неопределенности, связанные с размером выборки и ошибкой выборочного учета, выбором временного интервала между минимальным и максимальным значениями в сезонной динамике запасов живых и отмерших тонких корней и с собственно методом учета продукции и отпада тонких корней (McClagherty et al., 1982; Fairley, Alexander, 1985; Vogt et al., 1986a), многие исследователи сходятся на том, что необходимы новые методы оценки $ЧПП_{tr}$, основанные не только на данных о их фитомассе (Singh et al., 1984; Vogt et al., 1986a; Santantonio, Grace, 1987). Практикуются, например, оценки текущей продукции тонких корней и индекса их массооборота по изменению содержания крахмала и температуры почвы (Marshall, Waring, 1985). Установлено, однако (Ford, Deans, 1977), что колебания массы тонких корней и концентрации крахмала у ели ситхинской в течение сезона не являются синхронными.

К косвенным методам можно отнести и оценку $ЧПП_{tr}$ по бюджету доступного азота, когда массооборот тонких корней принимается пропорциональным доле азота тонких корней в общем (надземном и подземном) депонировании азота (McClagherty et al., 1982; Aber et al., 1985; Nadelhoffer et al., 1985; Raich, Nadelhoffer, 1989). Метод дает оценки, отличные от метода max-min, в диапазоне отклонений от 10-кратного завышения до 2-кратного занижения (Aber et al., 1985). Подобные опосредованные методы в дальнейшем не рассматриваются.

11. О некоторых сомнительных упрощениях при оценке первичной продукции тонких корней

Вследствие упомянутых трудностей с определением $ЧПП_{tr}$ исследователями биопродуктивности по молчаливому согласию принимаются некоторые довольно сомнительные упрощения.

Чрезмерно и неоправданно упрощенными являются расчетные методы определения $ЧПП$ корневой системы в целом. В частности, оценивают первичную подземную продукцию по известной надземной, исходя из эмпирически установленного отношения подземной продукции к надземной ($ЧПП_{tr}/ЧПП_{abo}$), которое, например, у сосны Эллиота во Флориде в возрасте 9 и 27 лет составило соответственно 1,0 и 0,5 (Gholz et al., 1986). В 70-летних древостоях сосны скрученной в Канаде названное отношение в сухих условиях составляет 1,2–1,9, а в свежих 0,6–0,9 (Comeau, Kimmins, 1989). Однако для зоны широколиственных лесов Западной Европы Дж. Брэй (Bray, 1963) дает гораздо более низкие значения этого соотношения: для сосны обыкновенной 0,17, ели европейской 0,18, бука лесного 0,19 и березы повислой 0,32, и выводит средний для всех видов показатель, равный 0,21. Для бореальной зоны в целом этот показатель составил у вечнозеленых видов 0,56 и у листопадных 0,23 (Gower et al., 2001).

Гораздо более широкий диапазон $ЧПП_{tr}/ЧПП_{abo}$ (от 0,03 до 2,64) показан на глобальном уровне по материалам 101 определения, в зональном плане от бореальных лесов до тропиков, однако не выявлено связи этого показателя ни с климатической зоной, ни с типом растительности, ни с типом почв (Vogt et al., 1996).

Не менее вариабелен также вклад $ЧПП_{tr}$ в общую продукцию корней $ЧПП_r$ (всех корней вместе с комлем): величина $ЧПП_{tr}/ЧПП_r$ в сосняках Финляндии равна 0,93–0,95 в молодом возрасте и 0,88 в спелом (Helmisaari et al., 2002). Вклад $ЧПП_{tr}$ в $ЧПП$ всего древостоя ($ЧПП_{tot}$) составляет на глобальном уровне 0,33 (Jackson et al., 1997), а в конкретных насаждениях от 0,08 у дугласии (Keyes, Grier, 1981) до 0,60 у сосны обыкновенной

(Helmisaari et al., 2002), 0,73 у пихты миловидной (Grier et al., 1981) и 0,75 у пихты замечательной (Vogt et al., 1982). По-видимому, столь большой диапазон оценок (от 8 до 75%) может быть связан с влиянием не только биоэкологических факторов, но и разных методов, применяемых авторами.

Для лесов России диапазон оценок относительной $ЧПП$ корней существенно меньше. А.З. Швиденко с соавторами (2001) выводят по материалам Н.И. Базилевич и применяют для лесной зоны России среднее значение отношения $ЧПП$ всех (скелетных и тонких) корней ($ЧПП_r$) к общей (надземной и подземной) $ЧПП_{tot}$, равное 0,16, а Э.Ф. Ведрова (2005) в 25-летних культурах красноярской лесостепи экспериментально установила следующие величины $ЧПП_r/ЧПП_{tot}$: для кедра сибирского 0,39, для сосны обыкновенной 0,23, для лиственницы 0,29, для ели 0,42, для осины 0,32 и для березы 0,25.

При расчетных методах определения $ЧПП_r$ предполагается пропорциональность относительных приростов надземной и подземной фитомассы (Harris et al., 1977; Козловская и др., 1978):

$$ЧПП_{abo}/P_{abo} = K (ЧПП_r/P_r), \quad (3)$$

где $ЧПП_{abo}$ и P_{abo} – соответственно первичная продукция и наличное количество надземной фитомассы; $ЧПП_r$ и P_r – соответственно первичная продукция и наличное количество фитомассы корней дерева; K – коэффициент пропорциональности.

Поскольку величина K обычно неизвестна, она принимается равной 1,0 и тем самым *предполагаемая пропорциональность относительных приростов превращается в их равенство* (Whittaker, 1962; Tadaki et al., 1970; Newbould, 1970; Whittaker, Woodwell, 1971; Программа и методика..., 1974; Whittaker, Marks, 1975; Ogawa, 1977; Прохоров, Горчаковский, 1986).

Если принять равенство относительных приростов скелетных фракций подземной и надземной фитомассы более или менее биологически обоснованным, то на соотношение относительных приростов (массооборотов) ассимилирующих фракций (тонких корней и листвы) подобное равенство переносить нет никаких оснований. Например, Р. Уиттекер и П. Маркс (Whittaker, Marks, 1975) утверждают, что если в левую часть уравнения (3) не включать листву, то уравнение будет занижать продукцию корней; если же включить листву, то получаем завышенное значение продукции корней. Авторы полагают, что истинное значение находится где-то посередине.

Это положение может соответствовать действительности при условии, что продукция (массооборот) листвы превышает таковую тонких корней в соответствии с результатами А.Я. Орлова (1967), а также Н.И. Казимирова и Р.М. Морозовой (1973). Если же принять во внимание прямо противоположные результаты по соотношению массооборотов тонких корней и листвы, т.е. 2-6-кратное превышение первого над вторым (Harris et al., 1977; Santantonio, 1980; Cannell, 1989), то существенное занижение продукции тонких корней при использовании уравнения (3) получим в любом случае.

Расчетные методы привлекательны благодаря их низкой трудоемкости, и поэтому они получили массовое распространение. Например, в Китае для определения фитомассы и первичной продукции лесных экосистем заложено более 1000 пробных площадей (Jiang et al., 1999b) с использованием “стандартной методики” Р. Уиттекера и П. Маркса (Whittaker, Marks, 1975), согласно которой масса и первичная продукция корней оцениваются косвенными методами, с использованием аллометрических уравнений и принципа равенства относительных приростов надземной и подземной фитомассы.

Еще один вариант, предложенный Н.И. Казимировым и Р.М. Морозовой (1973), предполагает выполнять оценку первичной продукции корневой системы (включая пень) по формуле:

$$ЧПП_r = P_r [(ЧПП_{st}/P_{st}) + K], \quad (4)$$

где $ЧПП_{st}$ и P_{st} – соответственно годичный прирост массы ствола и его наличная масса. При этом предполагается равенство относительных приростов скелетных корней и ствола дерева, т.е. $ЧПП_r/P_r = ЧПП_{st}/P_{st}$. Для учета массооборота тонких корней вводится поправочный коэффициент K , который для ельников Карелии Н.И. Казимиров и Р.М. Морозова (1973), предлагают принимать в зависимости от возраста дерева: для 20, 40, 60, 80 и 100 лет коэффициент K равен соответственно 0,051; 0,045; 0,036; 0,029 и 0,025.

Формула 4(2.18) содержит по крайней мере два спорных положения. Во-первых, предполагается снижение массооборота тонких корней с возрастом древостоя, что не всегда правомерно: как уже упоминалось, для сосны в пределах одного региона в одном случае эта закономерность подтверждается (Persson, 1983), а в другом случае - нет (Helmisaari et al., 2002). Во-вторых, величина коэффициента K (0,025-0,051 к приросту скелетных корней) скорее всего занижена, поскольку, например, в сосняках отношение первичной продукции тонких корней к продукции скелетных составляет 0,88-0,95 (Helmisaari et al., 2002).

Названное упрощение (равенство относительных приростов надземной и подземной фитомассы) с оценки первичной продукции общей корневой системы $ЧПП_r$ переносится на оценку первичной продукции тонких корней $ЧПП_{tr}$, исходя из предположения функционального равновесия (the theory of functional equilibrium) между активностью листы, фиксирующей углерод атмосферы, и активностью тонких корней, извлекающих элементы питания и влагу из почвы (Davidson, 1969; Meng et al., 2018). При благоприятных условиях роста соотношение *корни* ~ *листва* относительно стабильно. Сказанное иллюстрируется экспериментальными данными, полученными в 16 насаждениях хвойных пород разных континентов (**рис. 26а**). Причем положение точек вдоль линий регрессии видоспецифично, и в направлении от начала координат оно смещается в последовательности: сосна, дугласия, ель, пихта. Очевидно, что в худших условиях произрастания на единицу массы листы приходится масса тонких корней, многократно превышающая аналогичный показатель в лучших условиях (Santantonio, 1989). У сосны обыкновенной в возрасте от 18 до 112 лет в Финляндии (Vanninen et al., 1996) соотношение *корни* ~ *листва* повторяет обобщенную зависимость Д. Сантантио для насаждений низшей производительности (зависимость 1 на **рис. 26а**), но не является линейным (**рис. 26б**).

Отношение масс *тонкие корни: листва* составляет 0,29 в горах Большого Хингана на севере Китая у деревьев лиственницы Гмелина диаметром в диапазоне от 5 до 41 см (Meng et al., 2018), в условиях Канады у сосны скрученной в возрасте 70 лет в сухих условиях от 3,3 до 4,9 и в свежих – от 1,3 до 2,5 (Comeau, Kimmins, 1989), а в условиях Финляндии у сосны обыкновенной при увеличении возраста с 18 до 212 лет возрастает от 0,10 до 0,45 (Vanninen et al., 1996). В условиях сухой степи Северного Казахстана (250 мм осадков) отношение масс *тонкие корни: листва* колеблется у сосны обыкновенной в диапазоне от 1,6 до 8,4 (табл. 6), причем значения от 6,2 до 8,4 приходятся на непригодные даже для сосны местообитания: при недостаточных осадках (250 мм) уровень грунтовых вод недоступен для корней, вследствие либо слишком глубокого их залегания (от 6 до 8 м), либо наличия карбонатных прослоев на глинах и суглинках (темнокаштановые почвы) при сравнительно близком залегании грунтовых вод. В первом случае деревья формируют в песчаном горизонте главную ось корня, аналогичную главной оси ствола и уходящую на глубину более 5 м при отсутствии горизонтальных и якорных корней; хвоя же формируется лишь по периферии верхней части кроны. Во втором случае на тяжелых почвах с мощным гумусовым горизонтом корни не проникают глубже 2-4 м, и основная масса корней формируется в поверхностном слое.

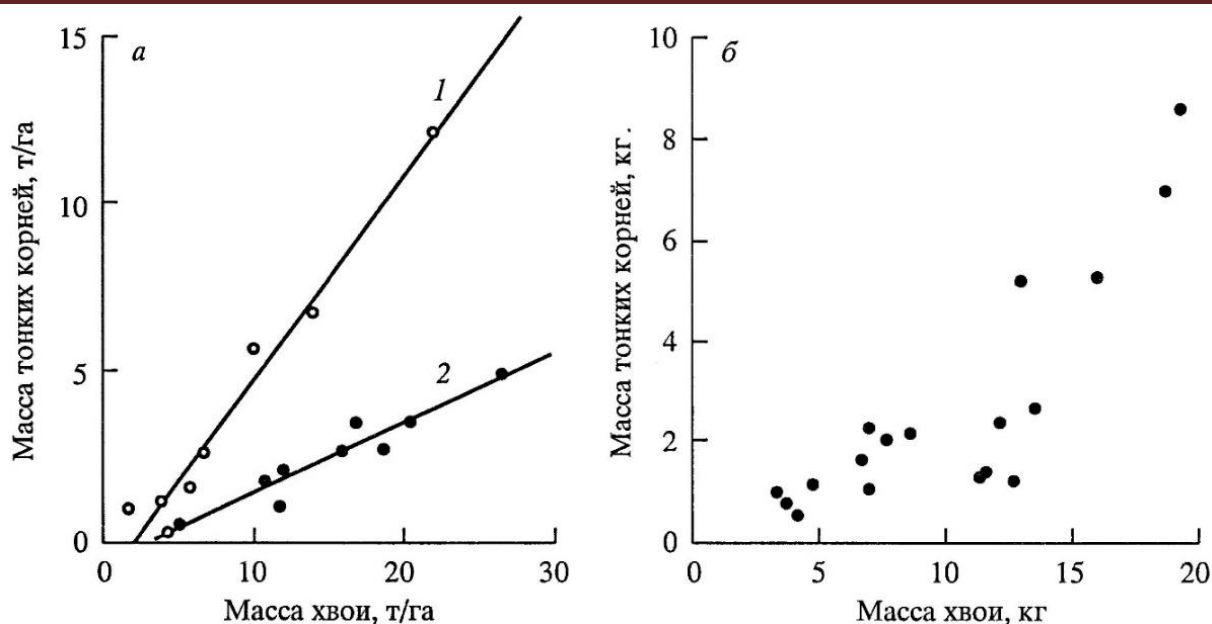


Рис. 26. Взаимосвязь массы тонких корней и массы хвои: (а) по данным 16 хвойных насаждений разных пород, различных природных зон и континентов в худших (1) и лучших (2) условиях произрастания (Santantonio, 1989) и (б) по данным 18 деревьев сосны обыкновенной в Финляндии, взятых в двух типах леса в возрасте от 18 до 212 лет (Vanninen et al., 1996).

Эти данные подтверждают вывод М. Кэннела (Cannell, 1989), что в условиях дефицита эдафических факторов ассимиляты откладываются в корнях в большей степени, чем в листе и побегах, а в условиях, лимитирующих фотосинтез, – наоборот.

Сотрудники Института лесоведения РАН (Молчанов, 1983; Цельникер и др., 1993; Цельникер, Молчанов, 2005), исследуя газообмен и продукцию в 40-летнем сосняке Ia бонитета в Ярославской области, установили, что отношение масс *тонкие корни: листва* составляет 0,61, а отношение CO_2 , выделенного при дыхании тонких корней (<2 мм), к CO_2 , поглощенному при фотосинтезе, равно 0,22. Согласно уже упомянутому выше мнению Ю.Л. Цельникер, при отношении масс *тонкие корни: листва*, равном 6-8 (см. табл. б), дерево не может давать прироста и обречено на гибель. Аналогичной точки зрения придерживается А.А. Титлянова: при 6-8-кратном превышении массы тонких корней по отношению к хвое, последняя не в состоянии обеспечить дыхание многократно превышающей массы тонких корней; последние имеют такое же содержание азота и белков, как и фотосинтезирующие органы, и следовательно – соответствующую интенсивность дыхания.

Но при этом не учитывается фактор почвенной углекислоты, которая является не только элементом корневого питания, но наряду с атмосферной углекислотой активно участвует в фотосинтезе, что впервые было установлено швейцарским ученым Теодором де Соссюром (Saussure, 1804). Исследуя особенности корневого питания растений, академик А.Л. Курсанов (1954) пришёл к заключению, что «роль листа как органа, отвечающего за все важнейшие синтезы в растении, была преувеличена старой физиологией растений и что в действительности система обмена веществ в растении распределена по отдельным органам, из которых на долю корневой системы приходится весьма ответственная часть» (С. 30). В частности, было установлено «важное явление в жизни растений, а именно способность их усваивать через корни углекислоту и карбонаты, которые быстро передвигаются по тканям растений к листьям и могут быть использованы там для фотосинтеза наравне с углекислотой, поступающей из воздуха» (Там же. С. 25-26).

Таблица 6

Соотношение массы всех корней и тонкой их фракции, полученной методом раскопки и отмытки в культурах и естественных насаждениях сосны обыкновенной Тургайского прогиба (Усольцев, 2007)

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

* К – культуры, Е – естественные сосняки

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

Согласно результатам Чень Иня (1961), поглощение корнями CO_2 из внешней среды усиливает приток в них ассимилятов из листьев, образование акцепторов азота, улучшает азотное питание и через него – фотосинтез. Усвоение углекислоты корнями происходит как из карбонатов почвенных растворов (Курсанов и др., 1951), так и из воздуха почвы, содержание CO_2 в котором в 100 раз выше, чем в атмосфере (Курсанов, 1955). Соотношение углекислоты, усвоенной корнями из почвенных газов и углекислоты, и усвоенной листьями из воздуха, составляет примерно 1:4 (Курсанов и др., 1952).

Возможно, в том числе и поэтому М. Кэннел (Cannell, 1989) констатирует превышение $ЧПП_{tr}$ по отношению к годичной продукции листвы ($ЧПП_f$) в 2-5 раз в зависимости от условий произрастания. Д. Сантантонио (Santantonio, 1980) показал, что в спелом насаждении дугласии годичный отпад корней и хвои составляет соответственно 12 и 2-3 т/га, а это означает, что при условии равновесного состояния (равенства прироста и отпада) отношение $ЧПП_{tr} / ЧПП_f$ равно 4-6. Для вечнозеленых видов США Чарльз Грайер с соавторами (Grier et al., 1981) установили экстремально высокие значения названного показателя, от 9,4 до 11,9. Для клена сахарного в США величина $ЧПП_{tr} / ЧПП_f$ составила

1,8-1,9 (Hendrick, Pregitzer, 1993) и такое же значение (1,9) получено при глобальном анализе (Raich, Nadelhoffer, 1989).

Перечисленные исследования относятся в основном к зоне умеренных лесов, но это не означает, что столь высокие значения для нее характерны. По крайней мере, в сводке М. Кэннела (Cannell, 1982) по мировым лесам отношение $ЧПП_{tr} / ЧПП_f$ для зоны умеренных лесов в большинстве случаев не превышает 1,0.

Конечно, большую роль играет видоспецифичность соотношения $ЧПП_{tr} / ЧПП_f$, обусловленная биологией вида, но есть примеры контрастных, совершенно необъяснимых расхождений в оценках для одной и той же древесной породы в пределах одной зоны. Например, для лириодендрона тюльпанного В. Харрис с соавторами в одной работе приводят значение $ЧПП_{tr} / ЧПП_f$, равное 2,8 (Harris et al., 1977), а в другой (Harris et al., 1973) 0,22.

В тропическом дождевом лесу на юге Индии в трех случаях отношение $ЧПП_{tr} / ЧПП_f$ составило от 1,7 до 2,3, а в четвертом лишь 1,04. Причем продукция тонких корней превысила таковую надземной древесной части в 6-10 раз (Sundarapandian, Swamy, 1996).

Столь же противоречивые оценки отношения приростов $ЧПП_{tr} / ЧПП_f$ имеются и в пределах бореальной зоны, зачастую для одной и той же древесной породы в одном экорегионе. Например, для сосны обыкновенной в Фенноскандии они колеблются от 0,5 до 3,1 и для ели на Аляске - от 0,8 до 3,5 (Gower et al., 2001).

Но даже при столь широком диапазоне оценок $ЧПП_{tr} / ЧПП_f$ в разных природных зонах результаты А.Я. Орлова (1967) находятся далеко за его пределами (0,05 для ели и 0,10 для сосны обыкновенной). Поэтому неудивительно, что попытки вывести какие-то географические закономерности в динамике относительного показателя $ЧПП_{tr} / ЧПП_f$ пока не увенчались успехом (Cairns et al., 1997). Возможно, во всей этой неопределенности основную роль играет закон лимитирующего фактора Либиха, а его действие в глобальном масштабе пока непредсказуемо.

Годичную продукцию $ЧПП_r$ (как и наличный запас P_r) подземной фитомассы (по крайней мере, их нижние пределы) иногда определяют *расчетным аллометрическим методом* (Кира, Огава, 1968; Harris et al., 1977; Grier, Logan, 1977) с использованием аллометрической зависимости

$$P_r = a X^b, \quad (5)$$

где X – диаметр ствола на высоте груди, либо произведение квадрата диаметра на высоту, либо масса ствола. Т. Кира и Х. Огава (1968), понимая, что константы a и b уравнения (5) варьируют от насаждения к насаждению, тем не менее, предполагают, что для данного насаждения в течение небольшого периода времени, например 5-10 лет, эти константы могут оставаться неизменными. Исходя из подобной установки, они ввели показатели годичного прироста корней ΔP_r и годичного прироста одного из упомянутых размеров ствола ΔX в уравнение (5) и получили соотношение:

$$P_r + \Delta P_r = a (X + \Delta X)^b, \quad (6)$$

или
$$\Delta P_r = a (X + \Delta X)^b - P_r. \quad (7)$$

Т. Кира и Х. Огава (1968) выполнили сравнительный анализ трех вариантов определения годичного прироста корней бука по уравнению (7), принимая в каждом варианте в качестве X один из упомянутых выше размеров ствола (диаметр, видовой цилиндр и масса ствола), и получили расхождения оценок от 14-32 % у мелких деревьев до 480 % - у крупных.

В подобных случаях аллометрический метод не только дает существенные расхождения в оценке $ЧПП_r$ в зависимости от принятого размерного параметра ствола, но и

существенно занижает искомый показатель, поскольку учитывает лишь чистое изменение массы корней за определенный период времени. Вторая составляющая годичной продукции корней – их отпад (массооборот) остается неучтенным. Поэтому Т. Кира и Х. Огава (1968) рекомендуют отпад корней учитывать отдельно.

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

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

В. Курц с соавторами (Kurz et al., 1996) отмечают, что чистый годичный прирост тонких корней (т.е. разность их значений в конце и начале сезона) составляет незначительную долю от полной чистой продукции, включающей массооборот. Однако упомянутый массооборот, в отличие от данных М. Кэннела (Cannell, 1989), в условиях Канады составляет лишь 73 % от массы тонких корней (рис. 27). Аналогичный показатель массооборота тонких корней (<2 мм) у сосны обыкновенной составил 74 % (Janssens et al., 2002), а обобщенный показатель для лесов мира 80 % (Gill, Jackson, 2000). По другим оценкам эта цифра у хвойных варьирует в пределах 30-86 % (Fogel, 1983).

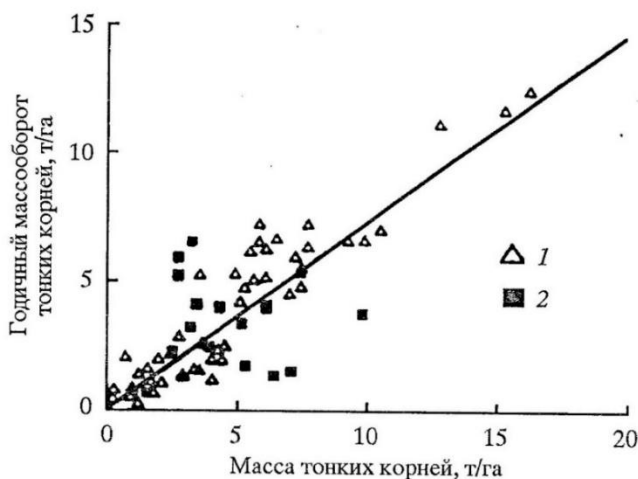


Рис. 27. Зависимость полного годового массооборота тонких корней (ΔP_{turn}) от общей массы тонких корней (P_{tr}) в условиях лесного сектора Канады, общая для мягколиственных (1) и твердолиственных (2) пород, описываемая уравнением $\Delta P_{turn} = 0,735P_{tr}$ (Kurz et al., 1996).

Возможно, подобное расхождение с утверждением М. Кэннела вызвано занижением экспериментальных определений массооборота тонких корней по причине использования выше упомянутого метода *max-min*. Другая причина расхождений может состоять в том, что не унифицирован метод расчета индекса массооборота: одни исследователи делят суммарную продукцию живых и отмерших корней на среднее значение массы только живых корней (Stober et al., 2000), другие – на среднее значение суммарной массы живых и отмерших корней (Persson, 1983). В зависимости от этого можно получить совершенно разные результаты. Г. Перссон (Persson, 1983) для молодняка сосны обыкновенной в Швеции приводит следующие данные о тонких корнях (< 2 мм): абсолютно сухая масса живых, отмерших корней, их суммарная масса и суммарная годовая продукция живых и отмерших корней составили соответственно $26,1 \pm 1,2$; $67,6 \pm 2,2$; 94 ± 3 и

183 ± 16 г/м². Г. Перссон рассчитал относительный массооборот по второму из упомянутых двух вариантов и получил значение 2,0 (183:94). Если же рассчитать его по первому варианту (Stober et al., 2000), то получаем значение 7,0 (183 : 26,1), т.е. в 3,5 раза бóльшее.

Таким образом, в отношении методов определения первичной продукции корней, в особенности тонких, имеется множество противоречий и неопределенностей, касающихся установления соотношений подземной и надземной продукции, определения доли тонких корней в общей их массе, оценки общей массы тонких корней и их первичной продукции с учетом массооборота, познания механизмов, контролирующих формирование, отпад и разложение тонких корней, а также степень относительного смещения этих трех процессов во времени. При использовании традиционных методов обычно не учитывается изменение массооборота тонких корней по почвенному профилю, а это изменение при изучении процесса с помощью миниризатора оказывается довольно существенным (Satomura et al., 2006). Отдельная нерешённая проблема связана с ролью корневых волосков и микоризы в продукционном процессе и с их вкладом в упомянутые неопределенности.

У. Практические предложения

Поскольку величину «истинной» $ЧПП_{tr}$ никто не знает, то и достоверная оценка величины ЧПП всей корневой системы ($ЧПП_r$), в которой доля $ЧПП_{tr}$ варьирует от 10 до 90 %, лишена смысла (Lauenroth et al., 1986). ЧПП надземной фитомассы ($ЧПП_{abo}$) также варьирует в широких пределах, но благодаря корректным количественным методам это варьирование получает объяснение, и её оценки могут быть воспроизводимыми. Поэтому для практических оценок $ЧПП_r$ её можно лишь «привязать» к ЧПП надземной в виде отношения ($ЧПП_r: ЧПП_{abo}$), а вследствие исключительного варьирования первой составляющей можно предложить лишь диапазоны варьирования величины ($ЧПП_r: ЧПП_{abo}$).

Анализ имеющейся базы данных о структуре надземной и подземной ЧПП (Усольцев, 2010) показывает, что последняя обычно представлена массой тонких корней, предельная толщина которых варьирует от 0,2 до 5 мм, и по молчаливому согласию большинства исследователей предполагается, что эта масса тонких корней ежегодно отмирает и воспроизводится. Поэтому, принимая во внимание упомянутые допущения, в относительном показателе $ЧПП_r: ЧПП_{abo}$, получаемом из материалов базы данных (Усольцев, 2010), величина $ЧПП_r$ представляет лишь «чистый» годичный прирост массы корней, без учёта массооборота. Её значение составило для хвойных 0,50 и для лиственных 0,20, что близко к средним значениям для бореальной зоны С. Гоуэра с соавторами (Gower et al., 2001) для вечнозелёных и листопадных, соответственно 0,56 и 0,23.

Вследствие чрезвычайно высокой изменчивости массооборота тонких корней, с одной стороны, невозможно выявить статистически значимые средние значения, в лучшем случае – лишь на 10%-м уровне (Steele et al., 1997), а с другой – все попытки установить какие-либо закономерности в этой изменчивости пока безуспешны как на локальном, так и на глобальном уровнях (Vogt et al., 1996). Массооборот тонких корней варьирует в широком диапазоне и составляет по разным источникам от 4 до 8 (Рахтеенко, 1963), от 4 до 6 (Santantonio, 1980) и от 2 до 5 (Cannell, 1989), и этот феномен, как уже упоминалось, был оценён М. Кэннелом в качестве одного из наиболее важных достижений лесной биологии последних десятилетий.

Предлагаемые практические придержки (табл. 7), по-видимому, не имеют отношения к лесам на многолетней мерзлоте: как упоминалось выше, сосущие корни лиственницы на Камчатке функционируют всего две недели в году, и их ЧПП и массооборот неизвестны даже в самом грубом приближении – это та самая, пока совершенно неуловимая «черная кошка в тёмной комнате».

Таблица 7

Примерные диапазоны отношения подземной ЧПП к надземной для практического применения в расчётах углеродного цикла лесных экосистем

| | «Чистая» $ЧПП_r:ЧПП_{abo}$ | Массооборот (Cannell, 1989) | Полная $ЧПП_r:ЧПП_{abo}$ |
|------------|-------------------------------|--------------------------------|-----------------------------|
| Хвойные | 0,50 | 2,0-5,0 | 1,0-2,5 |
| Лиственные | 0,20 | 2,0-5,0 | 0,4-1,0 |

Сегодня факт занижения существующих оценок первичной продукции корневых систем уже никем не оспаривается. Но вопрос о величине этого занижения и соответственно о корректности оценок приходной части углеродного цикла лесов остается открытым.

Список использованной литературы

- Абражко М.А.* Пространственное распределение и динамика био-массы корней ели // Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука, 1983. С. 89-97.
- Алексеев В.А.* Главнейшие компоненты годичной продукции веществ // Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л.: Наука, 1973. С. 119-125.
- Андреяшкина Н.И., Горчаковский П.Л.* Продуктивность кустарниковых, кустарничковых и травяных сообществ лесотундры и методика ее оценки // Экология. 1972. № 3. С. 5-12.
- Антонов Г.* Некоторые дополнения к методу определения годичного прироста биомассы в культурах сосны обыкновенной // Горскостопанска наука. 1980. Т. 17. № 2. С. 16-28 (болг.).
- Базилевич Н.И., Родин Л.Е.* Запасы органического вещества в подземной сфере растительных сообществ суши Земли // Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы (Международный симпозиум СССР). Л.: Наука, 1968. С. 15-23.
- Беленков Д.А.* Вероятностный метод исследования антисептиков для древесины. Свердловск: Изд-во УрГУ, 1991. 177 с.
- Беленький М.Л.* Элементы количественной оценки фармакологического эффекта. Л.: Медгиз, 1963. 152 с.
- Бобкова К.С.* Еловые леса // Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера. СПб.: Наука, 2001. С. 52-68.
- Борискина Е.М.* Взаимодействие корневых систем дуба и сосны с почвой // Труды Воронежского государственного заповедника. 1959. Вып. 8. С. 255-263.
- Брук М.С.* Подвалы биосферы. М.: Наука, 1987. 176 с.
- Будаев Х.Р.* Рост и формирование корневой системы сосны в зависимости от типов лесорастительных условий песков // Ветровая эрозия почв и меры борьбы с ней. Улан-Удэ: Бурятский ин-т естественных наук, 1971. С. 156-180 (Труды Бурятского института естественных наук. Вып. 9).
- Ведрова Э.Ф.* Деструкционные процессы в углеродном цикле лесных экосистем Енисейского меридиана: Дисс. в виде научн. докл...д.б.н. Красноярск: Ин-т леса им. В.Н. Сукачева, 2005. 60 с.
- Веселкин Д.В.* Оценка объёмной доли грибного симбионта в эктомикоризных окончаниях *Picea obovata* Ledeb., *Abies sibirica* Ledeb., и *Pinus sylvestris* L. // Труды Института биоресурсов и прикладной экологии (Оренбург). 2004. Вып. 4. С. 5-11.
- Виноград Д.И.* Рост всасывающей корневой системы абрикоса // Труды Дагестанского СХИ. Махачкала, 1941. Т. 3. С. 231-250.

Гар К.А. Методы испытания токсичности и эффективности инсектицидов. М.: Сельхозгиз, 1963. 86 с.

Гордеев А.В. Продовольственная безопасность - проблема XXI века // Продовольственная безопасность России / Сборник докладов Международной конференции, 12–14 марта 2002 г. М.: «Росинформатех», 2002. С. 11–40.

Гульбе Л.Е. О периодической деятельности камбия в корнях наших деревьев // Ежегодник Санкт-Петербургского лесного института. Вып. 3. 1888. 232 с.

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

Дылис Н.В. Основы биогеоценологии. М.: Изд-во МГУ, 1978. 152 с.

Заде Л.А. Основы нового подхода к анализу сложных систем и процессов принятия решений // Математика сегодня (сборник переводных статей). М.: Знание, 1974. С. 5-49.

Иванов Л.А. К вопросу о взаимодействии листьев и корней у многолетних растений // Доклады АН СССР. Т. LXXXVIII, № 3. 1953а. С. 567-570.

Иванов Л.А. О сосущем аппарате корня древесных пород Советского Союза // Доклады АН СССР. Т. XCIII, № 4. 1953б. С. 713-716.

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

Кира Т., Огава Х. Косвенный метод оценки прироста биомассы корней у деревьев // Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы (Международный симпозиум СССР). Л.: Наука, Ленинградское отд-ние, 1968. С. 97-103.

Козловская Л.С., Медведева В.М., Пьявченко Н.И. Динамика органического вещества в процессе торфообразования. Л.: Наука, 1978. 172 с.

Колесников В.А. Вопросы отмирания в корневых системах древесных пород (плодовых) // Научно-агрономический журнал. 1924. № 11. С. 684-694.

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

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

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

Крамер П.Д., Козловский Т.Т. Физиология древесных растений. М.: Лесная пром-сть, 1983. 464 с.

Курсанов А.Л. Усвоение растениями углекислоты через корневую систему // Труды Института физиологии растений им. К. А. Тимирязева. Т. 10. 1955. С. 150-155.

Курсанов А.Л. Физиология растений и ее роль в развитии растениеводства // Природа. 1954. № 7. С. 21-34.

Курсанов А.Л., Крюкова Н.Н., Вартапетян Б.Б. Движение по растению углекислоты, поступающей через корни // Доклады АН СССР. 1952. Т. 85. № 4. С. 913-916.

Курсанов А.Л., Кузин А.М., Мамуль Я.В. О возможности ассимиляции растением карбонатов, поступающих с почвенным раствором // Доклады АН СССР. 1951. Т. 79. № 4. С. 685-687.

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

Лобанов Н.В. Микотрофность древесных растений. М.: Лесн. пром-сть, 1971. 216 с.

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

Молчанов А.Г. Экофизиологическое изучение продуктивности древостоев. М.: Наука, 1983. 136 с.

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

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

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

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

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

Программа и методика биогеоценологических исследований (Ред. Н.В. Дылис). М.: Наука, 1974. 403 с.

Прохоров Ю.А., Горчаковский П.Л. Прирост фитомассы сосняков // Вестник сельскохозяйственной науки Казахстана. 1986. № 4. С. 70-72.

Рахтеенко И.Н. О продолжительности жизни активных корней древесных пород // Сб. научных работ / Белорусское отделение ВБО. Вып. 1. Минск: Изд-во АН БССР, 1959. С. 130-137.

Рахтеенко И.Н. Сезонный цикл роста активных корней древесных пород // Лесное хоз-во. 1960. № 9. С. 25-26.

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

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

Родин Л.Е., Базилевич Н.И. Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара. М.; Л.: Наука, 1965. 253 с.

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

Розенберг Г.С. Математическое моделирование фитоценологических систем // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85. Вып. 2. С. 79-88.

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

Усольцев В.А. Рост и структура фитомассы древостоев. Новосибирск: Наука, 1988. 253 с. (<http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3352>).

Усольцев В.А. Биоэкологические аспекты таксации фитомассы деревьев. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 1997. 216 с. (<http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3376>).

Усольцев В.А. Биологическая продуктивность лесов Северной Евразии: методы, база данных и ее приложения. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 636 с. (<http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3281>).

Усольцев В.А. Фитомасса и первичная продукция лесов Евразии. Екатеринбург: УрО РАН, 2010. 570 с. (<http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/2606>).

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

Харвей Д. Научное объяснение в географии. М.: Прогресс, 1974. 502 с. (пер. с англ.: Harvey D. Explanation in Geography. London, 1969).

Цельникер Ю.Л. Дыхание корней и его роль в углеродном балансе древостоя // Лесоведение. 2005. № 6. С. 11-18.

Цельникер Ю.Л., Малкина И.С., Ковалев А.Г., Чмора С.Н., Мамаев В.В., Молчанов А.Г. Рост и газообмен CO₂ у лесных деревьев. М.: Наука, 1993. 256 с.

Цельникер Ю.Л., Молчанов А.Г. Соотношение нетто- иgrossпродукции и газообмен CO₂ в высокопродуктивных сосняках и березняках // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. 20. С.-Пб: Гидрометеиздат, 2005. С.174-190.

Чень Инь. Фотосинтез и поглощающая деятельность корневой системы растений: Автореф. дисс.... канд. биол. наук. М.: Ин-т физиологии растений, 1961. 18 с.

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

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

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

Aerts R., Bakker C., De Caluwe H. Root turnover as determinant of the cycling of C, N and P in a dry heathland ecosystem // Biogeochemistry. 1992. Vol. 15. P. 175-190.

Agardh C.A. von. Allgemeine Biologie der Pflanzen. Verlag der Gyldendalschen Buchh., 1832. 479 S.

Ågren G.I., Bosatta E. Theoretical analysis of the long-term dynamics of carbon and nitrogen in soils // Ecology. 1987. Vol. 68. P. 1181-1189.

Ågren G.I., Bosatta E. Theoretical ecosystem ecology: Understanding element cycles. Cambridge: University Press, 1996. 234 p.

Ares A., Peinemann N. Fine-root distribution of coniferous plantations in relation to site in southern Buenos Aires, Argentina // Canadian Journal of Forest Research. 1992. Vol. 22. P. 1575-1582.

Assefa D., Rewald B., Sandén H., Godbol D.L. Fine root dynamics in Afromontane Forest and adjacent land uses in the Northwest Ethiopian Highlands // Forests. 2017. Vol. 8, 249 (doi:10.3390/f8070249).

Bernier P.Y., Robitaille G., Rioux D. Estimating the mass density of pine roots of trees for minirhizotron-based estimates of productivity // Canadian Journal of Forest Research. 2005. Vol. 35. No. 7. P. 1708-1713.

Bliss C.J. The calculation of the dosage-mortality curve // Annals of Applied Biology. 1935. Vol. 22. No. 1. P. 134.

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

Bolte A, Hertel D, Ammer Ch, Schmid I, Nörr R, Kuhr M, Redde N. Freilandmethoden zur Untersuchung von Baumwurzeln // Forstarchiv. 2003. Bd. 74. S. 240-262.

Borkhausen M.B. Theoretisches-praktisches Handbuch der Forstbotanik und Forsttechnologie. Giessen und Darmstadt: Heyer, 1800. 866 S.

Box J.E.Jr., Smucker A.J.M., Ritchie J.T. Minirhizotron installation techniques for investigating root responses to drought and oxygen stresses // Soil Science Society of America Journal. 1989. Vol. 53. P. 115-118.

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

Buckland S.T., Campbell C.D., Mackie-Dawson L.A., Horgan G.W., Duff E.I. A method for counting roots observed in minirhizotrons and their theoretical conversion to root length density // Plant and Soil. 1993. Vol. 153. P. 1-9.

Büsgen M. Bau und Leben unserer Waldbaüme. Jena, 1897. 164 S.

Büsgen M. Einiges über Gestalt und Wachstumsweise der Baumwurzeln // Allgemeine Forst- und Jagdzeitung. 1901. Bd. 72. S. 273-278.

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

Cannell M.G.R. World forest biomass and primary production data. London: Academic Press, 1982. 391 p.

Cannell M.G.R. Physiological basis of wood production: a review // Scandinavian Journal of Forest Research. 1989. Vol. 4. No. 4. P. 459-490.

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

Cole D.W., Rapp M. Elementar cycling in forest ecosystems // Reichle D. E. (ed.). Dynamic properties of forest ecosystems. IBP-23. Cambridge: Univ. Press, 1981. P. 341-409.

Comas L.H., Eissenstat D.M., Lakso A.N. Assessing root death and root system dynamics in a study of grape canopy pruning // New Phytologist. 2000. Vol. 147. P. 171-178.

Comeau P.G., Kimmins J.P. Above- and below-ground biomass and production of lodgepole pine on sites with differing soil moisture regimes // Canadian Journal of Forest Research. 1989. Vol. 19. P. 447-454.

Conlin T.S., Lieffers V.J. Seasonal growth of black spruce and tamarack roots in an Alberta peatland // Canadian Journal of Botany. 1993. Vol. 71. P. 359-360.

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

Davidson R.L. Effect of root/leaf temperature differentials on root/shoot ratios in some pasture grasses and clover // Annals of Botany. 1969. Vol. 33. No. 131. P. 561-569.

De Ruijter F.J., Veen B.W., Van Oijen M. A comparison of soil core sampling and minirhizotrons to quantify root development of field-grown potatoes // Plant and Soil. 1996. Vol. 182. P. 301-312.

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

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

Dieskau C.J.F. von. Das regelmäßige Versetzen der Bäume in Wäldern und Gärten. Verlegts Joh. Gottfried Hanisch, 1776. 167 S.

Dipesh K.C., Schuler J.L. Fine-root production and aboveground development for loblolly pine, silver maple, and cottonwood // Communications in Soil Science and Plant Analysis. 2013. Vol. 44. P. 2207-2218 (DOI: 10.1080/00103624.2013.794822).

Dove H.W. von. Über den Zusammenhang der Wärmeänderung der Atmosphäre mit der Entwicklung der Pflanzen. Abhandlungen der Königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin. 1846. 69 S.

Duhamel du Monceau H. Des semis et plantations des arbres, et de leur culture. Paris: Guerin Delatour, 1760. 383 p.

Eissenstat D.M., Wells C.E., Yanai R.D., Whitbeck J.L. Building roots in a changing environment: implications for root longevity // *New Phytologist*. 2000. Vol. 147. P. 33-42.

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

Engler A. Untersuchungen über das Wurzelwachstum der Holzarten // *Mitteilungen der schweizerischen Centralanstalt für das forstliche Versuchswesen*. 1903. Bd. VII. S. 247-317.

Ephrath J.E., Silberbush M., Berliner P.R. Calibration of minirhizotron readings against root length density data obtained from soil cores // *Plant and Soil*. 1999. Vol. 209. P. 201-208.

Epron D., Farque L., Lucot E., Badot P.-M. Soil CO₂ efflux in a beech forest: the contribution of root respiration // *Annals of Forest Science*. 1999. Vol. 56. P. 289-295.

Fairley R.I., Alexander I.J. Methods of calculating fine root production in forests // (A. Fitter et al., eds.). *Ecological interactions in soil*. Vol. 4. Special Publication of the British Ecological Society, Oxford, 1985. P. 37-42.

Fatichi S., Pappas C., Zscheischler J., Leuzinger S. Modelling carbon sources and sinks in terrestrial vegetation // *New Phytologist*. 2018. P. 1-17. DOI: 10.1111/nph.15451.

Ferguson J.C., Smucker A.J.M. Modification of the minirhizotron video camera systems for measuring spatial and temporal root dynamics // *Soil Science Society of America Journal*. 1989. Vol. 53. P. 1601-1605.

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

Fogel R. Roots as primary producers in belowground ecosystems // (A. Fitter et al., eds.). *Ecological interactions in soil*. Vol. 4. Special Publication of the British Ecological Society, Oxford, 1985. P. 23-36.

Fogel R. Root turnover and production in forest trees // *HortScience*. 1990. Vol. 25. P. 270-273.

Fogel R., Hunt G. Fungal and arboreal biomass in a western Oregon Douglas-fir ecosystem: distribution patterns and turnover // *Canadian Journal of Forest Research*. 1979. Vol. 9. P. 245-256.

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

Gholz H.L., Hendry L.C., Cropper W.P.J. Organic matter dynamics of fine roots in plantations of slash pine (*Pinus elliottii*) in north Florida // *Canadian Journal of Forest Research*. 1986. Vol. 16. P. 529-538.

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

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

Gower S.T., Krankina O., Olson R.J., Apps M., Linder S., Wang C. Net primary production and carbon allocation patterns of boreal forest ecosystems // *Ecological Applications*. 2001. Vol. 11, No. 5. P. 1395-1411.

Grier C.C., Logan R.S. Old-growth *Pseudotsuga menziesii* communities of a western Oregon watershed: biomass distribution and production budget // *Ecological Monographs*. 1977. Vol. 47. P. 373-400.

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

Hales S. Die Statik der Gewächse, oder angestellte Versuche mit dem Saft in Pflanzen. Halle, 1748.

Harris W.F., Goldstein R.A., Henderson G.S. Analysis of forest biomass pools, annual primary production and turnover of biomass for a mixed deciduous forest watershed // Young H.E. (ed.) IUFRO biomass studies. Orono: University of Maine, USA, 1973. P. 43-64.

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

Hartig Th. Über die Zeit des Zuwachses der Baumwurzeln // *Botanische Zeitung*. 1863a. Bd. 21. S. 288-289.

Hartig Th. Über das sogenannte Absterben der Haarwurzeln (racines chevelues Duham.) // *Botanische Zeitung*. 1863b. Bd. 21. S. 289.

Helmisaari H.-S., Makkonen K., Kellomäki S., Valtonen E., Mälkönen E. Below- and aboveground biomass, production and nitrogen use in Scots pine stands in eastern Finland // *Forest Ecology and Management*. 2002. Vol. 165. No. 1. P. 317-326.

Hendrick R.L., Pregitzer K.S. Spatial variation in tree root distribution and growth associated with minirhizotrons // *Plant and Soil*. 1992. Vol. 143. P. 283-288.

Hendrick R.L., Pregitzer K.S. The dynamics of fine root length, biomass, and nitrogen content in two northern hardwood ecosystems // *Canadian Journal of Forest Research*. 1993. Vol. 23. P. 2507-2520.

Hendrick R.L., Pregitzer K.S. Applications of minirhizotrons to understand root function in forests and other natural ecosystems // *Plant and Soil*. 1996. Vol. 185. P. 293-304.

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

Hertel D., Leuschner C. A comparison of four different fine root production estimates with ecosystem carbon balance data in a *Fagus-Quercus* mixed forest // *Plant and Soil*. 2002. Vol. 239. P. 237-251.

Herzog C., Steffen J., Graf Pannatier E., Hajdas I., Brunner I. Nine years of irrigation cause vegetation and fine root shifts in a water-limited pine forest // *PLoS ONE*. 2014. Vol. 9(5): e96321 (doi:10.1371/journal.pone.0096321).

Hirano Y., Noguchi K., Ohashi M., Hishi T., Makita N., Fujii S., Finér L. A new method for placing and lifting root meshes for estimating fine root production in forest ecosystems // *Plant Root*. 2009. Vol. 3. P. 26-31 (doi:10.3117/plantroot.3.26).

Jackson R.B., Mooney H.A., Schulze E.D. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 1997. Vol. 94. P. 7362-7366.

Janssens I.A., Sampson D.A., Curiel-Yuste J., Carrara A., Ceulemans R. The carbon cost of fine root turnover in a Scots pine forest // *Forest Ecology and Management*. 2002. Vol. 168. P. 231-240.

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

Jones R.H., Mitchell R.J., Stevens G.N., Pecot S.D. Controls of fine root dynamics across a gradient of gap sizes in a pine woodland // *Oecologia*. 2003. Vol. 134. P. 132-143.

Joslin J.D., Henderson G.S. The determination of percentages of living tissue in woody fine root samples using triphenyltetrazolium chloride // *Forest Science*. 1984. Vol. 30. P. 965-970.

Joslin J.D., Henderson G.S. Organic matter and nutrients associated with fine root turnover in a white oak stand // *Forest Science*. 1987. Vol. 33. No. 2. P. 330-346.

Joslin J.D., Wolfe M.H. Disturbances during minirhizotron installation can affect root observation data // *Soil Science Society of America Journal*. 1999. Vol. 63. P. 218-221.

Joslin J.D., Wolfe M.H., Hanson P.J. Effects of altered water regimes on forest root systems // *New Phytologist*. 2000. Vol. 147. P. 117-129.

Kaufman C.M. Root growth of Jack pine on several sites in the Cloquet forest, Minnesota // *Ecology*. 1945. Vol. 26. No. 1. P. 10-23.

Keyes M.R., Grier C.C. Above- and belowground net production in 40-year-old Douglas-fir stands on low and high productivity sites // *Canadian Journal of Forest Research*. 1981. Vol. 11. P. 599-605.

Klimešová J., Martínková J., Ottaviani G. Belowground plant functional ecology: Towards an integrated perspective // *Functional Ecology*. 2018. Vol. 32. P. 2115–2126 (DOI: 10.1111/1365-2435.13145).

König I. Sammlungen praktischer Erfahrungen aus der Forstwissenschaft. Hartmann, 1820. 96 p.

Kubiske M.E., Pregitzer K.S., Zak D.R., Mikan C.J. Growth and C allocation of *Populus tremuloides* genotypes in response to atmospheric CO₂ and soil N availability // *New Phytologist*. 1998. Vol. 140. P. 251-260.

Kurz W.A., Beukema S.J., Apps M.J. Estimation of root biomass and dynamics for the carbon budget model of the Canadian forest sector // *Canadian Journal of Forest Research*. 1996. Vol. 26. P. 1973-1979.

Kurz W.A., Kimmins J.P. Analysis of some sources of error in methods used to determine fine root production in forest ecosystems: a simulation approach // *Canadian Journal of Forest Research*. 1987. Vol. 17. P. 909-912.

Ladefoged K. Untersuchungen über die Periodizität im Ausbruch und Längenwachstum der Wurzeln // *Det forstlige forsøgsvaesen i Danmark*. 1939. Vol. 16. P. 1-256.

Lang C., Finkeldey R., Polle A. Spatial patterns of ectomycorrhizal assemblages in a monospecific forest in relation to host tree genotype // *Frontiers in Plant Science*. 2013. Vol. 4:103 (doi: 10.3389/fpls.2013.00103).

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

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

Liu S., Luo Da, Yang H., Shi Z., Liu Q., Zhang Li, Kang Y. Fine root dynamics in three forest types with different origins in a subalpine region of the eastern Qinghai-Tibetan Plateau // *Forests*. 2018. Vol. 9, 517 (doi:10.3390/f9090517).

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

López B., Sabaté S., Gracia C. Fine-root longevity of *Quercus ilex* // *New Phytologist*. 2001. Vol. 151. P. 437-441.

Loudon J.C. von. Eine Encyclopaedie des Gartenwesens; enthaltend die Theorie und Praxis des Gemüsebaues, der Blumenzucht, Baumzucht und der Landschaftsgärtnerei, mit Inbegriff der neuesten Entdeckungen und Verbesserungen. Band 1. Weimar, 1823.

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

Mäkelä A., Vanninen P. Estimation of fine root mortality and growth from simple measurements: a method based on system dynamics // *Trees*. 2000. Vol. 14. P. 316-323.

Makita N., Kosugi Y., Dannoura M., Takanashi S., Niiyama K., Kassim A.R., Nik A.R. Patterns of root respiration rates and morphological traits in 13 tree species in a tropical forest // *Tree Physiology*. 2012. Vol. 32. P. 303–312 (doi:10.1093/treephys/tps008).

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

Marshall J.D., Waring R.H. Predicting fine root production and turnover by monitoring root sarch and soil temperature // Canadian Journal of Forest Research. 1985. Vol. 15. P. 791-800.

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

McCormack M.L., Guo D., Iversen C.M., Chen W., Eissenstat D.M., Fernandez C.W., Li L., Ma C., Ma Z., Poorter H., Reich P.B., Zadworny M., Zanne A. Building a better foundation: improving root-trait measurements to understand and model plant and ecosystem processes // New Phytologist. 2017. Vol. 215(1). P. 27-37 (doi: 10.1111/nph.14459).

Mei Li, Gu J., Zhang Z., Wang Z. Responses of fine root mass, length, production and turnover to soil nitrogen fertilization in *Larix gmelinii* and *Fraxinus mandshurica* forests in Northeastern China // Journal of Forest Research. 2010. Vol. 15. P.194–201 (DOI 10.1007/s10310-009-0176-y).

Meng S., Jia Q., Zhou G., Zhou H., Liu Q., Yu J. Fine root biomass and its relationship with aboveground traits of *Larix gmelinii* trees in northeastern China // Forests. 2018. Vol. 9, 35 (doi:10.3390/f9010035).

Merrill S.D., Upchurch D.R. Converting root numbers observed at minirhizotrons to equivalent root length density // Soil Science Society of America Journal. 1994. Vol. 58. P. 1061-1067.

Messier C., Puttonen P. Coniferous and non-coniferous fine-root and rhizome production in Scots pine stands using the ingrowth bag method // Silva Fennica. 1993. Vol. 27. P. 209-217.

Mohl H. Einige anatomische und physiologische Bemerkungen über das Holz der Baumwurzeln // Botanische Zeitung. 1862. Bd. 20, No. 39. S. 313-319; No. 40. S. 321-327.

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

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

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

Nadelhoffer K.J. The potential effects of nitrogen deposition on fine-root production in forest ecosystems // New Phytologist. 2000. Vol. 147. P. 131-139.

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

Nadelhoffer K.J., Raich J.W. Fine root production estimates and belowground carbon allocation in forest ecosystems // Ecology. 1992. Vol. 73. P. 1139-1147.

Neill C. Comparison of soil and ingrowth methods for measuring belowground production // Ecology. 1992. Vol. 73. P. 1918-1921.

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

Newman E.I. A method of estimating the total length of root in a sample // Journal of Applied Ecology. 1966. Vol. 3. P. 139-145.

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

Parker C.J., Carr M.K.V., Jarvis N.J., Puplampu B.O., Lee V.H. An evaluation of the minirhizotron technique for estimating root distribution in potatoes // Journal of Agricultural Science. 1991. Vol. 116. P. 341-350.

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

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

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

Poelman G., Van der Koppel J., Brouwer G. A telescopic method for photographing within 8×8 cm minirhizotrons // *Plant and Soil*. 1996. Vol. 185. P. 163-167.

Raich J.W., Nadelhoffer K.J. Belowground carbon allocation in forest ecosystems: global trends // *Ecology*. 1989. Vol. 70. P. 1346-1354.

Resa F. Untersuchungen über die Periode der Wurzelbildung insbesondere bei den Holzwächsen // *Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen*. 1878. Bd. 15. H. 11. S. 321-331.

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

Richter A.K., Hajdas I., Frossard E., Brunner I. Soil acidity affects fine root turnover of European beech // *Plant Biosystems*. 2013. Vol. 147. No. 1. P. 50-59 (<http://dx.doi.org/10.1080/11263504.2012.742471>).

Sachs J. Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln // *Arbeiten des Botanischen Instituts in Würzburg*. 1873. Bd. 3. S. 395-477, 584-634.

Santantonio D. Seasonal dynamics of fine-roots in a mature stands of Douglas-fir of different water regimes: a preliminary report // *Proceedings of the IUFRO symposium "Root physiology and symbiosis"*. Nancy, 11-15 September, 1978. (A. Riedacker and J. Gagnaire-Michard, eds.). Centre Nationale de Recherches Forestieres. Nancy, 1980. P. 190-203.

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

Santantonio D., Grace J.C. Estimating fine-root production and turnover from biomass and decomposition data: a compartment-flow model // *Canadian Journal of Forest Research*. 1987. Vol. 17. P. 900-908.

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

Santantonio D., Santantonio E. Effect of thinning on production and mortality of fine roots in a *Pinus radiata* plantation on a fertile site in New Zealand // *Canadian Journal of Forest Research*. 1987. Vol. 17. P. 919-928.

Satomura T., Hashimoto Y., Koizumi H., Nakane K., Horikoshi T. Seasonal patterns of fine root demography in a cool-temperate deciduous forest in central Japan // *Ecological Research*. 2006. Vol. 21 (5). P. 741-753.

Saussure Theod. *Chemische Untersuchungen über die Vegetation*. Paris, 1804 (Übersetzt von A. Wieler in: *Ostwald's Klassiker der exakten Wissenschaften*. Leipzig, 1890. No. 15. 96 S.; No. 16. 114 S.).

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

Schlesinger W.H. *Biogeochemistry: an analysis of global change*. San Diego: Academic Press, 1991. P. 161-165.

Schoettle A.W., Fahey T.J. Foliage and fine root longevity of pines // *Ecological Bulletins*. 1994. Vol. 43. P. 136-153.

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

Smucker A.J.M., Nunez-Barrios A., Ritchie J.T. Root dynamics in drying soil environments // *Belowground Ecology*. 1991. Vol. 2. No. 1. P. 4-5.

Solly E.F., Djukic I., Moiseev P.A., Andreyashkina N.I., Devi N.M., Göransson H., Mazepa V.S., Shiyatov S.G., Trubina M.R., Schweingruber F.H., Wilmking M., Hagedorn F. Treeline advances and associated shifts in the ground vegetation alter fine root dynamics and mycelia production in the South and Polar Urals // *Oecologia*. 2017. Vol. 183. P. 571–586 (DOI 10.1007/s00442-016-3785-0).

Steele S.J., Gower S.T., Vogel J.G., Norman J.M. Root mass, net primary production and turnover in aspen, jack pine and black spruce forests in Saskatchewan and Manitoba, Canada // *Tree Physiology*. 1997. Vol. 17. P. 577-587.

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

Sundarapandian S.M., Swamy P.S. Fine root biomass distribution and productivity patterns under open and closed canopies of tropical forest ecosystems at Kodayar in Western Ghats, South India // *Forest Ecology and Management*. 1996. Vol. 86. P. 181-192.

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

Taiz L., Zeiger E., Møller I.M., Murphy A. (eds.). *Plant Physiology and Development*. 6th Edition. Sinauer Associates, 2014. 761 p. (<http://6e.plantphys.net/ch/05/wt05.02/wt0502a.png>).

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

Tierney G.L., Fahey T.J. Evaluating minirhizotron estimates of fine root longevity and production in the forest floor of a temperate broadleaf forest // *Plant and Soil*. 2001. Vol. 229. P. 167-176.

Tierney G.L., Fahey T.J. Fine root turnover in a northern hardwood forest: a direct comparison of the radiocarbon and minirhizotron methods // *Canadian Journal of Forest Research*. 2002. Vol. 32. P. 1692-1697.

Tingey D.T., Phillips D.L., Johnson M.G. Elevated CO₂ and conifer roots: effects on growth, life span and turnover // *New Phytologist*. 2000. Vol. 147. P. 87-103.

Trevisanus L.C. von. *Physiologie der Gewächse*. Bd. 2. A. Marcus, 1838. 490 S.

Upchurch D.R., Ritchie J.T. Root observations using a video recording systems in minirhizotrons // *Agronomy Journal*. 1983. Vol. 75. P. 1009-1015.

Upchurch D.R., Ritchie J.T. Battery-operated color video camera for root observations in minirhizotrons // *Agronomy Journal*. 1984. Vol. 76. P. 1015-1017.

Valiela I., Teal J.M., Persson N.Y. Production and dynamics of experimentally enriched salt marsh vegetation: belowground biomass // *Limnology and Oceanography*. 1976. Vol. 21. P. 245-252.

Vanninen P., Ylitalo H., Sievänen R., Mäkelä A. Effects of age and site quality on the distribution of biomass in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) // *Trees*. 1996. Vol. 10. P. 231-238.

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

Vogt K.A., Grier C.C., Meier C.E., Edmonds R.L. Mycorrhizal role in net primary production and nutrient cycling in *Abies amabilis* ecosystems in Western Washington // *Ecology*. 1982. Vol. 63. No. 2. P. 370-380.

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

Vogt K.A., Vogt D.J., Moore E.E., Fatuga B.A., Redlin M.R., Edmonds R.L. Conifer and angiosperm fine-root biomass in relation to stand age and site productivity in Douglas-fir forests // *Journal of Ecology*. 1987. Vol. 75. P. 857-870.

Vogt K.A., Vogt D.J., Palmiotto P.A., Boon P., O'Hara J., Asbjornsen H. Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species // *Plant and Soil*. 1996. Vol. 187. P. 159-219.

Vogt K.A., Vogt D.J., Bloomfield J. Analysis of some direct and indirect methods for estimating root biomass and production of forests at an ecosystem level // *Plant and Soil*. 1998. Vol. 200. P. 71-89.

Vogt K.A., Persson H. Measuring growth and development of roots / Lassoie J.P., Hinckley T.M. (eds.). *Techniques and approaches in forest tree ecophysiology*. Boca Raton: CRC Press, FL, 1991. P. 477-501.

Vogt K.A., Vogt D.J. Methodological considerations in measuring biomass, production, respiration and nutrient resorption for tree roots in natural ecosystems // Torrey J., Winship L. (eds.). *Applications of continuous and steady-state methods to root biology*. Netherlands, Dordrecht: Kluwer, 1989. P. 217-232.

Volkmar K.M. A comparison of minirhizotron techniques for estimating root length density in soil of different bulk density // *Plant and Soil*. 1993. Vol. 157. P. 239-245.

Wagner S. Die Rhizoscopie – Erfahrungen mit der störungsarmen Wurzelbeobachtung // *Forst und Holz*. 1994. Bd. 49. S. 270-273.

Wan S., Norby R.J., Pregitzer K.S., Ledford J., O'Neill E.G. CO₂ enrichment and warming of the atmosphere enhance both productivity and mortality of maple tree fine roots // *New Phytologist*. 2004. Vol. 162. P. 437-446.

Wang S., Wang Z., Gu J. Variation patterns of fine root biomass, production and turnover in Chinese forests // *Journal of Forest Research*. 2017. Vol. 28(6). P. 1185–1194 (DOI 10.1007/s11676-017-0386-7).

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

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

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

Willdenow O.L. Grundriss der Kräuterkunde zu Vorlesungen. Berlin, 1798. 298 S.

Withington J.M., Elkin A.D., Bulaj B., Olesiński J, Tracy K.N., Bouma T.J., Oleksyn J., Anderson L.J., Modrzyński J., Reich P.B., Eissenstat D.M. The impact of material used for minirhizotron tubes for root research // *New Phytologist*. 2003. Vol. 160. No.3. P. 533-544.

Yin X., Perry J.A., Dixon R.K. Fine-root dynamics and biomass distribution in a *Quercus* ecosystem following harvesting // *Forest Ecology and Management*. 1989. Vol. 27. P. 159-177.

Zimmermann M.H., Brown C.L. *Trees: structure and function*. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag, 1971. 336 p.

Zobel R.W. Fine roots – functional definition expanded to crop species? Comments on McCormack et al. (2015) 'Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes' // *New Phytologist*. 2016. Vol. 212. P. 310–312.

Работа выполнена в рамках Государственного задания Ботанического сада УрО РАН.

Рецензент статьи: доктор сельскохозяйственных наук, профессор С.В. Залесов.