

УДК 630*52:630*174.754

*В.А. Усольцев^{1,2}, И.С. Цепордей², А.А. Осмирко¹, В.П. Часовских¹*¹ Уральский государственный лесотехнический университет, г. Екатеринбург² Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург**ОТНОСИТЕЛЬНЫЕ (БЕЗРАЗМЕРНЫЕ) ПОКАЗАТЕЛИ ФИТОМАССЫ ДВУХВОЙНЫХ СОСЕН В КЛИМАТИЧЕСКИХ ГРАДИЕНТАХ ЕВРАЗИИ**

Ключевые слова: *двухвойные сосны, фитомасса древостоев, безразмерные показатели, биологическая продуктивность, среднегодовая температура января, среднегодовые осадки.*

Выполненный анализ литературных источников по относительным (безразмерным) показателям фитомассы деревьев и древостоев выявил большое варьирование и неопределённость результатов их моделирования по различным эндо- и экзогенным факторам. В работе впервые проанализированы закономерности изменения относительных показателей фитомассы (отношения: ЧПП к фитомассе, ЧПП к массе хвои, подземной фитомассы к надземной и фитомассы нижнего яруса к общей фитомассе древесного) по трансконтинентальным градиентам средней январской температуры и среднегодовых осадков. Получены новые результаты, частично корреспондирующие с ранее полученными, а частично – противоположные им. Сделан вывод, что в зависимости от выбора того или иного климатического показателя можно получить прямо противоположные закономерности динамики продукционных характеристик древостоев в трансконтинентальных климатических градиентах.

V.A. Usoltsev, I.S. Tsepordey, A.A. Osmirko, V.P. Chasovskikh

THE RELATIVE (DIMENSIONLESS) BIOMASS INDICES FOR TWO-NEEDED PINES IN THE CLIMATIC GRADIENTS OF EURASIA

Key words: *two-needled pines, forest biomass, dimensionless indices, biological productivity, January mean temperature, annual mean precipitation.*

The analysis of literature sources related to dimensionless indices of tree and forest stand biomass revealed a large variation and uncertainty of the results of modeling using various endo- and exogenous factors. For the first time the regularities of changes in the relative (dimensionless) indices of biomass (the ratios of: NPP to biomass, NPP to foliage biomass, underground biomass to aboveground one and understory biomass to total stand one) according to transcontinental gradients of January mean temperature and mean annual precipitation are analyzed in this paper. Some new results have been revealed, partially corresponding to the previously obtained, and partially opposite. It is concluded that, depending on the choice of a climatic index, one can obtain directly opposite patterns of the dynamics of the production characteristics of stands in transcontinental climatic gradients.

Введение. Анализ состояния проблемы

В теоретической биологии в качестве перспективного метода количественной характеристики развития организмов рассматривается применение безразмерных крите-

риев, к достоинствам которого относится «...уменьшение числа переменных, подлежащих изучению, более чёткое выражение внутренних связей процессов, получение для некоторого множества случаев обобщённых характеристик, позволяющих выяснить общие закономерности для этого множества и представить их в конечном счёте в количественной форме» (Т.А. и А.А. Детлаф, 1982. С. 27). Согласно Р. Риклефсу (1979), мерой внутренней устойчивости биологической системы служит её способность противостоять факторам воздействия, а саму устойчивость он определяет как отношение между изменчивостью в среде и изменчивостью в самой системе. Снижение некоторых характерных соотношений биомассы (прироста к общей биомассе, площади поверхности к объёму и др.) Р. Риклефс рассматривает скорее как фактор повышения устойчивости растительного сообщества, нежели эволюционной приспособленности отдельного организма.

Понятие *биологическая продуктивность* обычно связывают с двумя составляющими: фитомассой лесного насаждения, включающей массу живых фракций (ствол, хвоя-листва, ветви, корни, нижний ярус) в абсолютно сухом состоянии, выраженную в тоннах на 1 га, и чистой первичной продукцией (ЧПП), или *net primary production (NPP)* - количеством фитомассы, произведенной насаждением на единице площади в единицу времени.

Но есть ещё несколько относительных (безразмерных) показателей биопроductивности, производных от двух выше названных, а именно: (1) удельная чистая первичная продукция (УдЧПП) как отношение ЧПП к величине фитомассы (Базилевич и др., 1986; Уткин и др., 2004; Базилевич, Титлянова, 2008; Гульбе и др., 2010), (2) продуктивность ассимиляционного аппарата (ПАА), определяемая величиной ЧПП, приходящейся на единицу массы ассимиляционного аппарата (Burger, 1929, 1935, 1937, 1945, 1947, 1948, 1940, 1941, 1942, 1950, 1951, 1952, 1953; Санников, 1965; Габеев, 1990), (3) отношение подземной фитомассы к надземной (ОПН), или *root: shoot ratio*, и (4) отношение фитомасс нижнего и древесного ярусов (ОНД).

В литературных источниках сегодня наиболее представлены материалы по фитомассе (биомассе) растительного покрова, а также результаты моделирования динамики фитомассы в возрастном, эколого-ценотическом и биогеографическом аспектах. В меньшей степени по сравнению с фитомассой представлены соответствующие данные о ЧПП и результатах ее моделирования в различных аспектах. Информация об УдЧПП, ППА, ОПН и ОНД имеется в ограниченном объеме, в основном, применительно к локальным условиям, реже – к региональным, а закономерности их динамики в трансконтинентальных климатических градиентах практически неизвестны.

1. Удельная чистая первичная продукция (УдЧПП)

УдЧПП представляет удельную скорость продукционного процесса и показывает, как быстро «работает» (фотосинтез, дыхание) или «превращается» (минерализация, гумификация) единица массы органического вещества (Базилевич, Титлянова, 2008). УдЧПП – это одна из важнейших характеристик функционирования лесных экосистем, а ее обратная величина (отношение фитомассы к ЧПП) показывает, за какое время поток ЧПП создает наличный запас фитомассы (Одум, 1975; Keeling, Phillips, 2007; Базилевич, Титлянова, 2008). УдЧПП, в отличие от ЧПП, представляет собой относительный показатель, а таковые, как уже упоминалось, иногда предпочтительнее использовать в целях всесторонней характеристики лесных сообществ. Они обычно более стабильны, чем абсолютные, и по сравнению с последними позволяют выявить общие или видоспецифичные закономерности продукционного процесса в возрастной динамике лесных экосистем (Гульбе и др., 2010).

Известно, что отсутствие количественных критериев при установлении типа леса обуславливает трудности с его идентификацией, а также субъективность при выделении

того или иного типа леса. Под количественной оценкой типа леса понимается «построение информативной системы из минимального количества их признаков, которые репрезентативно и численно отражают закономерности формирования типов леса» (Чернявский, 1985). Анализ сходства 50 типов леса, выполненный Н.В. Чернявским, показал, что их надежное диагностирование возможно по нескольким числовым показателям, одним из которых является относительный прирост фитомассы, т.е. УдЧПП.

Методические основы определения и аналитического описания УдЧПП восходят к традиционной лесной таксации, использующей понятие процента текущего прироста стволовой древесины, который представляет собой частное от деления текущего объемного прироста древостоя на его запас и выражается в процентах (Pressler, 1865; Турский, 1925; Орлов, 1928, 1929; Анучин, 1952). Если известны запас древостоя и процент его текущего прироста, то можно приближенно, без рубки деревьев определить текущий прирост запаса древостоя по формуле

$$Z_M = (M \times Z_{отн})/100, \quad (1)$$

где Z_M - текущий годичный прирост запаса древостоя, м³/га; M - запас древостоя, м³/га; $Z_{проц}$ - процент текущего прироста запаса древостоя.

Исследуя в ельниках Прибалтики показатель (Z_V/V) как отношение годичного объемного прироста Z_V (м³) дерева к его объему V (м³), Л.А. Кайрюкштис (1969) установил, что этот показатель довольно изменчив и зависит от многих параметров: от объема ствола, класса развития дерева, класса бонитета и других условий местопроизрастания. Математическое выражение зависимости процента текущего прироста по запасу от возраста и полноты сосновых древостоев Казахского мелкосопочника предложено В.К. Хлюстовым и А.А. Макаренко (1983).

Зависимость относительного объемного прироста, или его процента, от возраста выражается обычно гиперболической зависимостью, либо функцией Гомпертца, либо иной, близкой по биологическому смыслу, убывающей нелинейной функцией (Науменко, 1946; Кайрюкштис, 1969; Wenk, 1973a,b; Антанайтис, Загреев, 1981; Бузыкин и др., 1991).

Немецким исследователем Р. Наке (цит. по: Wenk et al., 1990) было проанализировано 16 функций относительного прироста. В частности, М. Проданом (Prodan, 1951) для определения процента текущего прироста древостоя предложена одна из наиболее известных и имеющих большое практическое значение зависимость:

$$Z_{проц} = f(D, Z_r), \quad (2)$$

где D - средний диаметр древостоя, см; Z_r - текущий годичный радиальный прирост, мм. На этой основе были разработаны таблицы процента текущего прироста для хвойных и лиственных пород, широко используемые в лесохозяйственной практике Германии.

В.В. Антанайтис и В.В. Загреев (1981) для нескольких древесных пород конкретизировали уравнение (2), в частности, для 50-летних осинников ими предложена зависимость (рис. 1):

$$Z_{проц} = 0,838 + 0,043 Z_r + 1,265/D + 37,937 Z_r/D, \quad (3)$$

обеспечивающая точность аппроксимации 0,3-0,5%.

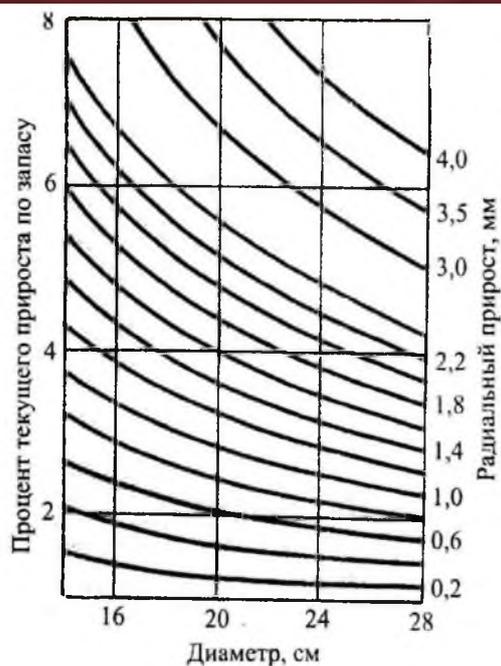


Рис. 1. Зависимость процента текущего прироста по запасу от среднего диаметра древостоя и радиального прироста согласно уравнению (3).

Путём введения в (3) возраста древостоя как третьей независимой переменной авторы показали универсальный характер модифицированной зависимости, которая стала приемлемой для основных лесообразующих пород.

Гюнтер Венк (Wenk, 1969, 1973a,b) предложил понятие относительного прироста $Z_{отн}$, или относительной скорости роста (relative Wachstumsgeschwindigkeit) древостоя по запасу как отношение текущего объемного прироста к запасу древостоя и использовал его для прогнозирования роста на основе модифицированной им функции Гомпертца (Backman, 1938)

$$Z_{отн} = \exp[-c_1 A(1 - \exp[-c_2 A(1 - \exp[-c_3 A])])], \quad (4)$$

где A – здесь и далее возраст древостоя, лет. Константа c_1 в формуле (4) является наиболее важным параметром, видоспецифичным и зависящим от условий произрастания. Она изменяется в диапазоне от 0,15 до 0,40; константа c_2 варьирует в пределах от 0,5 до 5,0 и константа c_3 , характеризующая скорость роста в первые годы жизни древостоя, изменяется в пределах от 0,15 до 1,0. Значения названных констант подбираются эмпирическим путем. Их влияние на характер возрастного изменения относительного прироста показано на рис. 2 и 3.

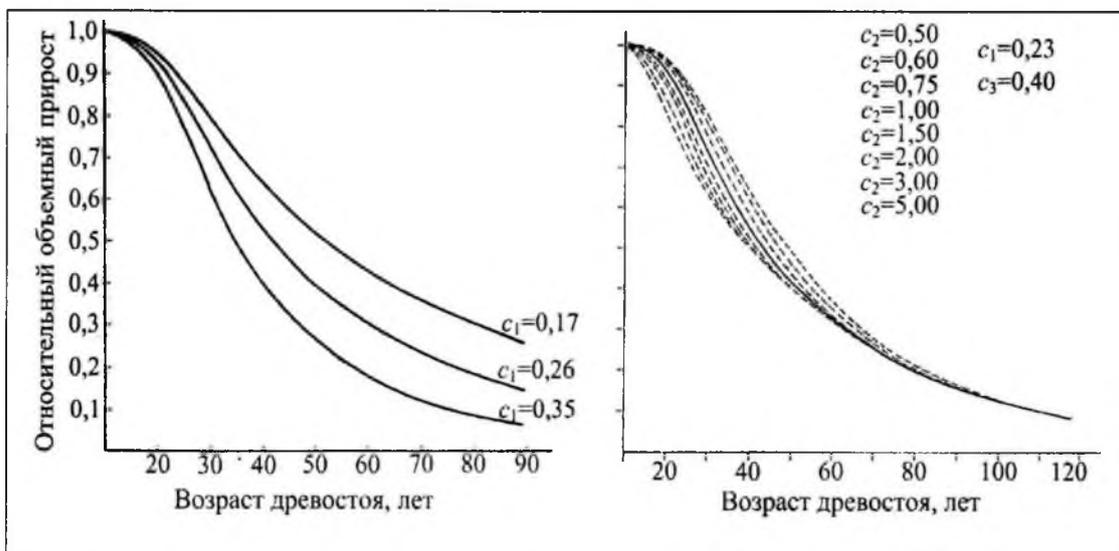


Рис. 2. Изменение относительного объемного прироста при различных значениях константы c_1 и неизменных значениях c_2 и c_3 в уравнении (4) (Wenk, 1973a).

Рис. 3. Изменение относительного объемного прироста при различных значениях константы c_2 и при постоянной величине $c_1 = 0,23$ и $c_3 = 0,40$ в уравнении (4) (Wenk et al., 1990). Сплошная линия соответствует значению $c_2 = 1,0$.

А.И. Бузыкин с соавторами (1991) отношение объемного прироста к запасу древостоя ($\text{м}^3/\text{м}^3$) назвали удельной продуктивностью и на примере сосняков и лиственничников разнотравно-зеленомошных в Приангарье показали монотонно убывающий характер зависимости названного показателя от возраста древостоя (рис. 4). Авторами сделан вывод: «В пределах фиксированного возраста деревьев и древостоев независимо от их параметров удельную продуктивность можно считать относительно стабильным показателем продукционного процесса» (с. 24).

Результатом исследования, выполненного на уровне древостоев (Колтунова, 2004), было утверждение, что относительные показатели фитомассы остаются стабильными при изменении лесорастительных условий. К аналогичному выводу пришла И.В. Паламарчук (2013), проанализировав данные таблиц биологической продуктивности сосняков Северной Евразии, составленных В.А. Усольцевым (2002) путем совмещения регрессионных многофакторных моделей фитомассы с традиционными таблицами хода роста сосняков разных классов бонитета в разных экорегионах. По упомянутым таблицам ею рассчитано относительное текущее изменение фитомассы разных фракций как частное от деления разности ее запасов за текущие 20 лет к запасу в данном возрасте. Проанализировав возрастную динамику полученных относительных показателей в диапазоне использованных таблиц биопроductивности, И.В. Паламарчук установила, что эта динамика имеет общий характер, т.е. на статистически значимом уровне не зависит ни от класса бонитета древостоев, ни от района их произрастания (рис. 5).

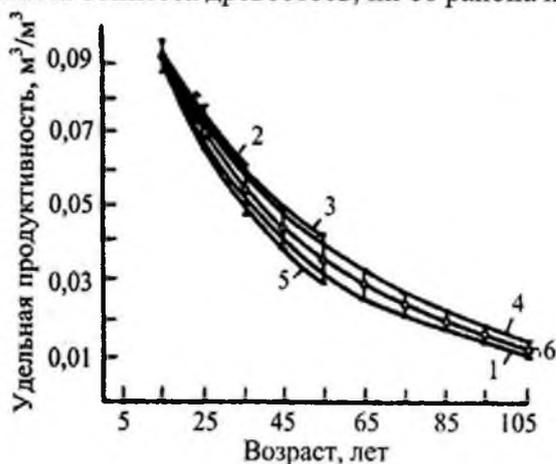


Рис. 4. Изменение удельной продуктивности древостоев с возрастом: 1-3 – лиственничные; 4-5 – сосновые и 6 – усредненные данные (Бузыкин и др., 1991).

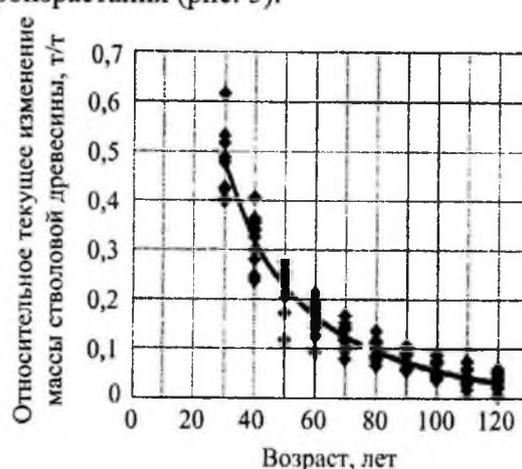


Рис. 5. Возрастная динамика относительного текущего изменения фитомассы стволов разных классов бонитета в разных районах произрастания сосняков (Паламарчук, 2013).

Таким образом, в традиционной лесной таксации при моделировании удельной продуктивности (процента прироста по запасу) древостоев возраст учитывался как необходимая переменная, объясняющая изменчивость искомого показателя. Однако при первых оценках удельной чистой продукции (УдЧПП) возраст не стал учитываться, и это породило некоторые неопределенности. В частности, УдЧПП по мере увеличения ЧПП может увеличиваться, оставаться постоянной или снижаться у разных древесных пород в разных условиях (Harris et al., 1973; O'Neill, DeAngelis, 1981; Fang et al., 1996). Х. Килинг и О. Филипс (Keeling, Phillips, 2007) снижение фитомассы и соответствующее увеличение УдЧПП при высоких значениях ЧПП в тропических лесах объясняют ускоренным круговоротом веществ и некоторыми эдафическими факторами, отмечая, тем не менее, наличие неопределенностей в исследуемом продукционном процессе и необходимость дальнейших углубленных исследований.

Я.И. Гульбе с соавторами (2010) провели анализ УдЧПП в зависимости от возраста по аналогии с процентом текущего прироста по запасу, или относительным текущим изменением фитомассы (см. рис. 2 - 5). На основе базы данных пробных площадей по надземной фитомассе и ЧПП в количестве 208 древостоев для сосны обыкновенной, 74 – ели, 24 – дуба, 47 - березы, 18 – осины и 20 – ольхи серой они предложили серию уравнений

$$\ln(Z_{abol}/P_{abo}) = a_0 - a_1 \ln(A). \quad (5)$$

Выражение (5) описывает монотонно убывающую закономерность изменения УдЧПП с возрастом древостоя. R^2 уравнений для разных пород варьирует в диапазоне от 0,754 до 0,968. Путем табулирования уравнений (5) по задаваемым значениям возраста древостоя получена табл. 1, показывающая, что у всех пород УдЧПП резко снижается с возрастом примерно до 100 лет, после чего снижение незначительно.

Таблица 1. Зависимость надземной УдЧПП (кг/кг) древостоев лесообразующих пород от возраста (Гульбе и др., 2010)

Возраст, лет	Древесная порода					
	Сосна	Ель	Дуб	Береза	Осина	Ольха
10	0,317	0,258	0,322	0,319	0,261	0,232
20	0,150	0,139	0,161	0,155	0,145	0,126
30	0,097	0,096	0,108	0,101	0,103	0,088
40	0,071	0,074	0,081	0,075	0,080	0,068
50	0,056	0,061	0,065	0,059	0,066	0,056
60	0,046	0,052	0,054	0,049	0,057	0,048
70	0,039	0,045	0,046	0,042	0,050	-
80	0,033	0,040	0,040	0,036	0,045	-
90	0,029	0,036	0,036	0,032	-	-
100	0,026	0,033	0,032	0,029	-	-
110	0,024	0,030	0,029	0,026	-	-
120	0,022	0,028	0,027	-	-	-
130	0,020	0,026	0,025	-	-	-
140	0,018	0,024	0,023	-	-	-
150	0,017	-	0,022	-	-	-

Показатели УдЧПП по регионам и древесным породам различаются существенно: относительная продуктивность сосняков и лиственничников Приангарья (Иркутская область) и лесообразующих пород России на порядок ниже аналогичного показателя для древостоев ели, пихты и бука Центральной Европы; для лесов Башкирии по данным Р.Ш. Кашапова (2002) УдЧПП составила 4,0, а по данным В.А. Усольцева с соавторами (2009) 6,8%; для подзоны южной тайги в Бурятии этот показатель установлен на уровне 1,1 (Тулохонов и др., 2006), а для основных лесных формаций Китая 12,0 % (Fang et al., 1996).

Таким образом, относительная стабильность возрастного тренда удельной продуктивности древостоев (см. рис. 4) имеет региональный характер, однако, даже в пределах одного экорегиона названный показатель может различаться в несколько раз. Кроме того, эта видимая стабильность не подтверждена статистически и не обоснована методологически. Унифицированный характер относительного изменения фитомассы сосняков (см. рис. 5) можно объяснить тем, что в данном случае не учтен ежегодный отпад фракций фитомассы, который может различаться в сосняках разных типов леса и в разных климатически специфичных экорегионах. Поэтому данный показатель должен исследоваться на основе многофакторного регрессионного моделирования в географическом аспекте, в аспекте биогеографии.

Биогеография представляет науку на стыке биологии и географии, которая изучает закономерности распространения и распределения животных, растений и микроорганизмов в географических градиентах (Dansereau, 1957; Воронов, 1963; Второв, Дроздов, 2001; Lomolino et al., 2006). «В наиболее общем виде биогеография изучает распределение биологических объектов по Земле, - пишет Елена Наймарк (2009). - Но если задуматься, то это не столько предмет, сколько задача этой науки – обрисовать и объяснить закономерности пространственного распределения биологических объектов. А предметом в этом случае должны быть сами живые объекты и их специфические свойства, относящиеся к пространству: то есть, ареал, фауна, экосистема, таксоценоз и еще некоторые другие свойства живых организмов и их группировок. В зависимости от выбора предмета биогеографии меняется методология и масштаб исследований – временной и пространственный» (с. 311). Иными словами, нет четкого определения предмета, изучаемого биогеографией.

До сих пор не сложилось также единого мнения и в отношении статуса биогеографии как науки. Например, А.И. Кафанов (2009) разделяет биологическую и географическую части биогеографии, мотивируя тем, что каждая из них имеет свой предмет, свои задачи и масштаб исследований: география занимается описанием местностей в терминах таксономии или экологии, а биология - выяснением происхождения видов того или иного района и динамики их пространственного распределения.

Марк Ломолино с соавторами (Lomolino et al., 2006) уходят от обсуждения подобных вопросов и сосредотачивают внимание на коренных отличиях биогеографии как науки от биологии и других, близких по своему статусу наук. Они полагают, что биогеография является не экспериментальной, а сравнительной и «наблюдательной» (observational) наукой, поскольку обычно изучает объекты в пространственно-временных шкалах, где экспериментировать невозможно. Другое отличие состоит в том, что биогеография имеет дело с данными, полученными многими исследователями, работавшими в разных областях и в течение продолжительного времени. И, наконец, биогеография является типичной синтетической наукой, объединяющей не только фактические данные, но и теории различных дисциплин.

В подтверждение изложенной концепции Марк Ломолино с соавторами (Lomolino et al., 2006) на обложку своей книги вынесли карту глобального распределения чистой первичной продукции (ЧПП) растительного покрова, составленную по данным на 2002 год. И это не случайно. М. Хастон и С. Волвертон (Huston, Wolverton, 2009) пишут: «Картина глобального распределения фитомассы и ЧПП является тем лекалом, по которому происходит эволюция жизни на Земле. Представлениями о глобальной модели биологической продуктивности сформированы многие аспекты экологической и эволюционной теории, особенно те, которые касаются биологического разнообразия, видообразования, динамики популяций, их устойчивости, реликтовых видов и их сохранения».

Необходимо отметить, что текущие попытки количественного географического анализа глобального распределения ЧПП лесного покрова сводятся к её анализу только по широтному градиенту, причем в состоянии, обезличенном по видовому составу, возрасту и морфологии (Anderson et al., 2006; Keeling, Phillips, 2007; Huston, Wolverton, 2009). Однако еще столетие назад русским учёным В.Л. Комаровым (1921) было разработано учение о меридиональной зональности растительного покрова, которая дополняет широтную зональность и должна учитываться при выделении биогеографических областей. В.Л. Комаров различает на крупных континентах два типа флор: приокеанские, вытянутые полосой вдоль побережий, и континентальные, развивающиеся в отдалении от первых. Пересекаясь с известными семью широтными поясами, они дают на пространствах Старого и Нового Света 42 флористических округа, каждый со своим климатом, почвой, своим эндемизмом растений и преобладающим типом растительного покрова.

В течение нескольких последних лет разработан методический подход, на основе которого выполнен количественный анализ распределения фитомассы, ЧПП и других показателей биологической продуктивности каждого из основных семи лесообразующих видокарпирующих видов (родов) Евразии по двум климатически обусловленным географическим градиентам – природной (широтной) зональности и континентальности климата в направлении от тихоокеанского и атлантического побережий к полюсу континентальности в Якутии (Усольцев, 2016). Получены результаты, в том числе по УдЧПП.

На начальном этапе географически ориентированных исследований УдЧПП регрессионные модели для ее исходных составляющих (фитомассы и ЧПП лесообразующих пород Евразии) рассчитывались отдельно по соответствующим исходным массивам фактических данных, при этом первые по объему обычно в несколько раз превышали вторые, включающие показатели не только ЧПП, но и фитомассы, полученные одновременно на одной и той же пробной площади (Усольцев и др., 2014, 2015а; Usoltsev et al., 2014).

При расчете моделей использовался рекурсивный принцип: уравнения для фитомассы строили по большему (более репрезентативному) массиву и табулировали их по задаваемым (возраст) и расчетным (густота, запас и др.) показателям, а уравнения для ЧПП рассчитывали по меньшему (менее репрезентативному) массиву, и в них, кроме выше упомянутых независимых переменных включались показатели фитомассы. Тем самым, и соответствующие модели имели разную степень репрезентативности. Но когда результаты расчета ЧПП по уравнениям накладывались на результаты расчета фитомассы по соответствующим уравнениям с использованием рекурсивного принципа, то тем самым репрезентативность полученных значений ЧПП поднималась до уровня репрезентативности расчетных значений фитомассы.

По изложенному алгоритму была выполнена оценка годичного депонирования углерода лесами Уральского региона на лесопокрытой площади 106 млн. га (Усольцев, 2007; Усольцев и др., 2010). Иной метод использовали А.З. Швиденко с соавторами (2007): они оценивали ЧПП (и депонируемый углерод) как производную от полной производительности фитомассы (включая отпад и опад) по соответствующим таксационным нормативам. Оценку фотосинтетического стока углерода по методу хлорофиллового индекса выполнили П.Ю. Воронин с соавторами (2004). Поскольку расхождения результатов, полученных названными тремя альтернативными методами, находились в пределах 8%, можно считать, что каждый из них адекватен и дает воспроизводимые результаты.

Иная ситуация складывалась при оценке УдЧПП по расчетным значениям фитомассы и ЧПП. В этом случае значения ЧПП, полученные по соответствующим регрессионным моделям (меньший массив), делили на значения фитомассы, полученные по регрессионным моделям, рассчитанным по исходным данным, 70-80% которых охватывают совсем другие пробные площади из разных экорегионов (большой массив). В результате возможны смещения, обусловленные тем, что числитель и знаменатель УдЧПП представлены несопоставимыми исходными данными разной репрезентативности, и поэтому применение подобного алгоритма оценки УдЧПП в трансконтинентальных климатических градиентах березняков (Норицина, 2009; Усольцев и др., 2015а), ельников (Usoltsev et al., 2014), лиственничников (Усольцев и др., 2014; Usoltsev et al., 2015) и сосняков (Усольцев и др., 2015б) дало противоречивые результаты. Некоторые неопределённости могли быть обусловлены и тем, что исходные данные позиционировались по разным картам-схемам: по зональному градиенту - как карта распределения суммы эффективных температур S . Тукканена для Северной Евразии (Tuhkanen, 1984), так и карта-схема зональных поясов всей Евразии (Алисов, Полтараус, 1974), а по градиенту континентальности климата использовались различные карты изоконт, составленные, в частности, А.А. Борисовым (1967) по формуле В. Ценкера, С.П. Хромовым (1957) и Л.Г. Полозовой (1954).

На следующем этапе исследований УдЧПП была предпринята попытка проанализировать географические аспекты УдЧПП лесообразующих древесных пород на основе унифицированного алгоритма (Усольцев, 2016), т.е. были использованы материалы только тех пробных площадей, на которых были определены показатели как фитомассы, так и ЧПП, позиционированные в трансконтинентальных градиентах по одним и тем же картам-схемам (Хромов, 1957; Алисов, Полтараус, 1974). В основу исследования УдЧПП был положен метод регрессионных многофакторных моделей по укрупнённым показателям фитомассы: надземной (листва, ветви и стволы), подземной и нижнего яруса, включающего живой напочвенный покров, подлесок и подрост.

На основе сформированной базы данных о ЧПП и фитомассе лесообразующих пород Евразии в количестве 2592 определений ЧПП и фитомассы (Усольцев, 2010; Usoltsev, 2013), в том числе: для двухвойных сосен (подрод *Pinus*) 920 определений на пробных площадях, в том числе 690 (75%) в естественных насаждениях и 230 (25%) в культурах; для елово-пихтовых насаждений (*Picea* Dietr. и *Abies* Mill.) 480, для лиственниц (*Larix* Mill.) 116, для березняков (*Betula* L.) 230, для осинников и тополельников (*Populus* L.) 166 и для дубовых насаждений (*Quercus* L.) 280 определений. Выполнен многофакторный регрессионный анализ климатически обусловленной (географической) ординации запаса стволовой древесины и УдЧПП лесных экосистем согласно рекурсивной системе уравнений (стрелкой показана последовательность расчетов):

$$M = f(A, Zon, IC) \rightarrow RZ_i = f(A, M, Zon, ICKh), \quad (6)$$

где A – возраст древостоя, лет; M – запас древесины, м³/га; RZ_i – УдЧПП i -й фракции (RZ_a , RZ_r и RZ_u , соответственно: надземной, подземной и нижнего яруса), %; Zon – порядковый номер зонального пояса (Алисов, Полтараус, 1974); $ICKh$ – индекс континентальности климата, по Хромову (1957), %. В уравнениях (6), за редким исключением, все регрессионные коэффициенты при независимых переменных значимы на уровне вероятности P_{95} , что свидетельствует об их адекватности и воспроизводимости результата.

Путем их последовательного табулирования получены возрастные тренды искомых величин для каждого зонального пояса (от 1 до 5 в направлении с севера на юг) и в зональных поясах – для индексов континентальности климата в пределах от 55 (атлантическое и тихоокеанское побережья) до 95 (центральная Сибирь). Из упомянутых таблиц для 3-го зонального пояса и индекса континентальности, равного 75, взяты и представлены в виде графиков значения УдЧПП фракций фитомассы в возрасте 100 лет для хвойных и дубняков и 50 лет – для березняков, и построены соответствующие графики (рис. 6). Из этих графиков очевидно, что УдЧПП надземной фитомассы (I), корней (II) и нижнего яруса (III) для лесообразующих пород Евразии не имеют каких-либо общих закономерностей как в зональном градиенте, так и в градиенте континентальности.

Таким образом, мы столкнулись с существенной неопределенностью при интерпретации динамики УдЧПП разных древесных пород в трансконтинентальных градиентах. Показатель УдЧПП, как было упомянуто выше, представляет важную характеристику функционирования лесных экосистем как количественное выражение скорости обновления органического вещества фитомассы (Базилевич и др., 1986). УдЧПП показывает удельную скорость процесса: как быстро «работает» или «превращается» один грамм вещества (Keeling, Phillips, 2007; Базилевич, Титлянова, 2008). Но может ли идти названный процесс у разных древесных пород в противоположных направлениях по одному и тому же климатическому градиенту?

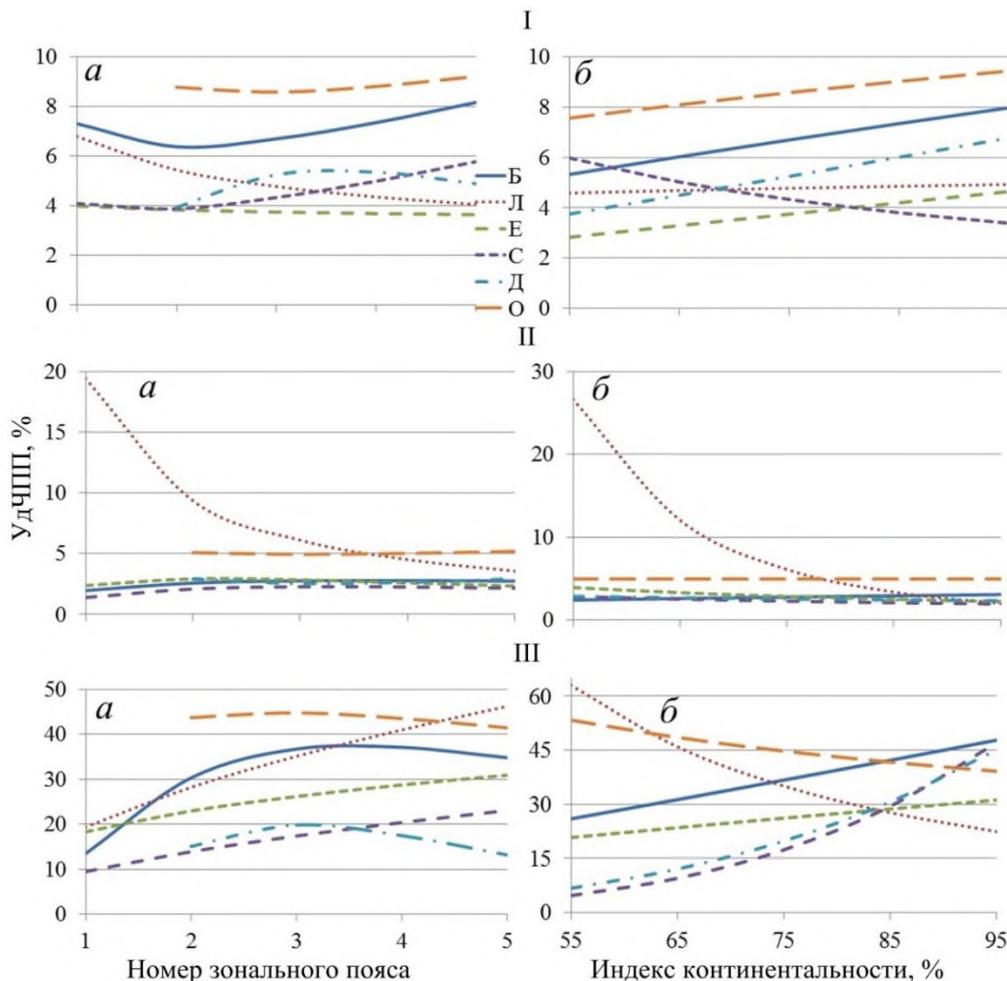


Рис. 6. Связь расчётных значений УдЧПП надземной фитомассы (I), корней (II) и нижнего яруса (III) в возрасте насаждений 100 лет для хвойных и дуба и 50 лет для березняков и осинников с зональной принадлежностью при индексе континентальности 75 (а) и с индексом континентальности в 3-м зональном поясе (б). Обозначения древесных пород: С – сосна, Л – лиственница, Е – ель и пихта, Б – берёза, Ос – осина и тополи и Д – дуб (Усольцев, 2016).

Частично эту неопределенность можно объяснить тем, что анализировались, во-первых, не только чистые, но и смешанные древостои с различным участием пород, и, во-вторых, разные экорегионы были представлены разными родами (например, пихта сибирская – *Abies sibirica* Ldb. и пихта китайская – *Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.) или разными видами в пределах рода (например, ель европейская в Германии и ель Вильсона в лесах Китая). Совместный географический анализ разных древесных пород, как уже упоминалось, был вызван невозможностью их расчленения по экорегионам (например, при совместном произрастании ели и пихты в бореальной зоне), а также невозможностью произрастания одной и той же древесной породы на территории всей Евразии (например, пихт европейской, сибирской, китайской), в результате чего ареалы той или иной древесной породы были приурочены к определенным экорегионам.

Действительно ли УдЧПП означает «скорость превращения органического вещества» или, в других терминах, интенсивность круговорота веществ (элементов питания), поскольку рассчитывается как отношение ЧПП к наличной фитомассе без учета ее отпада и опада? Может быть, это определение в большей мере соответствовало бы действительности, если вместо наличного запаса фитомассы в формулу УдЧПП включать производительность фитомассы, т.е. наличную фитомассу плюс весь ее отпад и опад на тот или иной момент времени? Может быть, в данном случае мы наблюдаем два взаимосвязанных «скоростных» процесса, а именно – приходную и расходную составляющие единого процесса круговорота веществ?

Действительно, если потенциальная (предельная) ЧПП и производительность фитомассы (сумма наличной фитомассы и ее отмершей части на данный момент времени), определяемые при прочих равных условиях (например, возраста) тепло- и влагообеспеченностью местообитания, стабильны, а УдЧПП при тех же условиях возрастает, это должно означать, что одна из составляющих производительности фитомассы, а именно наличная фитомасса, включенная в знаменатель формулы УдЧПП, снижается. Это означает также, что вторая составляющая производительности фитомассы, а именно, отмершая ее часть (мортмасса), увеличивается, а при условии стабильности лесной экосистемы должна возрасти и скорость ее разложения.

Теоретически в условиях климаксовой экосистемы скорость продуцирования в виде УдЧПП и скорость разложения накопленных детритов (Титлянова, Тесаржова, 1991; Мухин, 1987; Германова, 2000; Тарасов, 2002; Сафонов, 2006) взаимно уравниваются. Однако в реальных условиях баланс «входа» и «выхода» в экосистемах разных пород либо «сильно плюсовый», либо «сильно минусовый» (Ведрова, 2005; Бобкова и др., 2006; Пристова, 2006; Базилевич, Титлянова, 2008). Возможно, если в данном климатическом градиенте УдЧПП одной древесной породы в климаксовом состоянии возрастает, а другой породы при тех же условиях снижается, то скорости разложения детрита у соответствующих древесных должны меняться местами, но реально ли такое?

Известны неопределенности и недостатки баз данных о фитомассе и ЧПП лесных насаждений (Уткин, 2004; Usoltsev, 2007). Тем не менее, установлены статистически значимые закономерности изменения приходной части углеродного цикла по климатическим градиентам на основе математико-статистических методов (Усольцев, 2014б). Но по оценке запасов мортмассы и скорости ее разложения в экосистемах древесных пород информация сегодня настолько мала, что какая-либо статистически значимая географическая закономерность в изменении скорости разложения мортмассы невозможна. Если при оценке ЧПП на глобальном уровне установлены зависимости ее от климатических факторов (Lieth, 1974; Huston, Wolverton, 2009), то при оценке экосистемной продукции (разности между ЧПП и «дыханием» мортмассы) подобные зависимости статистически не значимы (Luysaert et al., 2007).

Пока нет возможности совместить и сопоставить закономерность изменения УдЧПП со скоростью разложения детрита. Можно лишь подтвердить или отвергнуть те или иные географические (климатически обусловленные) закономерности изменения УдЧПП на примере разных древесных пород, а также по мере пополнения баз данных по анализируемым породам.

2. Продуктивность ассимиляционного аппарата (ПАА)

У истоков исследований ПАА находились французский биолог А.Л. Дюамель дю Монсо (1700-1782) (Duhamel du Monceau, 1758), русский ботаник, академик Н.И. Железнов (1816-1877) (Geleznoff, 1875) и немецкий ученый Э. Эбермайер (Ebermaier, 1876) и Е. Кунклер (Councler, 1886). По-видимому, Эрнст Эбермайер был первым исследователем ПАА в Германии. В древостоях бука в возрасте от 30 до 120 лет им определен названный показатель (как отношение прироста запаса древостоя, включая корни и ветви, к массе листвы, полученной путем учета листового опада) в диапазоне от 0,81 до 1,06 (Ebermaier, 1876. С. 67). В 1920-1950-е годы огромный объем исследований ПАА по основным лесообразующим породам Европы провёл швейцарский учёный Ганс Бургер (Burger, 1929, 1935, 1937, 1939a,b, 1940, 1941, 1942, 1945, 1947, 1948, 1950, 1951a,b, 1952, 1953).

Позднее изучение ПАА продолжили А. Раттер (Rutter, 1957), В. Форрест и Дж. Овингтон (Forrest, Ovington, 1970), Т. Сато (Satoo, 1970), Т. Фудзимори (Fujimori, 1971), Е. Форд (Ford, 1982), Х. Брикс (Brix, 1982), М. Кэннел с соавторами (Cannell et al., 1983),

П. Каллио (Kallio, 1984), Е. Брёмс и Б. Аксельсон (Bröms, Axelsson, 1985), Йонас Сидаравичюс (1985), а в России – А.С. Яблоков (1934а, б), А.А. Молчанов (1952), Н.Ф. Полякова (1954), М.Я. Оскретков (1956), А.Г. Зыряев (1964), С.Н. Санников (1965), А.А. Иванчиков (1974), А.П. Андрущенко (1976), Е.Г. Чагина (1976), Н.И. Казимиров с соавторами (1977), Л.С. Пшеничникова (1978), В.Н. Габеев (1990), Н. Ле-Гоф и Дж. Отторини (Le Goff, Ottorini, 1996), В.А. Усольцев (1998), Усольцев и др. (2012) и др.

Первым исследователем, установившим зависимость ПАА от положения дерева в пологе древостоя, по-видимому, был Р. Гартиг (Hartig, 1896): для 52-летнего ельника он показал, что при изменении положения дерева в пологе древостоя от I к V классу Крафта ПАА (здесь: отношение прироста стволовой древесины к свежей массе охвоенных ветвей, $\text{дм}^3/\text{кг}$) снижается с 0,50 до 0,099. Аналогичная закономерность установлена при исследовании ПАА (как отношения годовичного прироста ствола к абсолютно сухой массе ассимиляционного аппарата) в 16-летнем смешанном древостое разнотравно-брусничного типа леса: в диапазоне диаметра стволов от 7 до 1 см ПАА снижается у сосны с 0,66 до 0,34, у берёзы с 1,03 до 0,43 и у осины с 0,96 до 0,52 $\text{дм}^3/\text{кг}$. В среднем у лиственных ПАА примерно в 1,5 раза выше, чем у сосны (Пшеничникова, 1978).

Несколько иную закономерность установил в сосняках Среднего Урала III-V классов возраста З.Я. Нагимов (1987): ПАА (отношение годовичного прироста ствола к свежей массе хвои, $\text{дм}^3/\text{кг}$) у деревьев I класса Крафта составляет 0,54-0,82, несколько повышается у деревьев II класса – 0,58-0,88 и затем снижается до 0,31-0,53 $\text{дм}^3/\text{кг}$ у деревьев V класса Крафта. Противоположную закономерность выявил А.А. Молчанов (1971), исследуя ПАА (как отношение прироста ствола к массе листвы в свежем состоянии) в сомкнутом 18-летнем древостое дуба: в диапазоне диаметра стволов от 9 до 2 см ПАА увеличивается от 9,2 до 12,4 $\text{дм}^3/\text{кг}$.

В возрастном диапазоне от 20 до 180 лет в средней тайге Карелии по данным Н.И. Казимирова с соавторами (1977) величина ПАА (отношение годовичного прироста стволов в абсолютно сухом состоянии к массе сухой хвои, $\text{кг}/\text{кг}$) изменяется по колоколообразной кривой: с 20 до 50 лет в сосняке брусничном она возрастает с 0,46 до 0,64 и затем к возрасту 180 лет снижается до 0,19, а в сосняке черничном соответственно возрастает с 0,48 до 0,67 и затем снижается до 0,36.

В южной тайге Западной Сибири названный показатель в сосняке брусничном с 20 до 50 лет возрастает с 0,65 до 0,87, а затем к возрасту 140 лет снижается до 0,18; соответственно в сосняке разнотравном - возрастание с 20 до 50 лет с 0,67 до 0,96 и затем к возрасту 70 лет снижение до 0,66 (Габеев, 1990). В лесостепи Западной Сибири в сосняке брусничном тот же показатель в возрасте с 20 до 60 лет увеличивается с 0,60 до 0,71 и затем следует снижение к возрасту 120 лет до 0,15; в сосняке разнотравном в диапазоне 20-40 лет - увеличение с 0,70 до 0,85 с последующим снижением к возрасту 140 лет до 0,14 (Габеев, 1990). В сосняках Швеции (Albrektson, Valinger, 1985) в возрастном диапазоне от 20 до 90 лет максимум аналогичного показателя ПАА (0,76) приходится на возраст 40 лет и уменьшается как при снижении возраста до 20 лет (0,47), так и при его увеличении до 90 лет (0,65). В приведённых примерах очевидна сопряженность возрастной динамики ПАА с динамикой годовичного прироста фитомассы (ЧПП) и, возможно, с напряженностью конкурентных отношений в древостоях.

В Среднем Приангарье в 70-95-летних сосняках тот же показатель варьирует в пределах от 0,75 до 1,2, т.е. его величина выше по сравнению с сосняками Карелии и Западной Сибири того же возраста (Кулагина, 1978). На крайнем Севере Западной Сибири в 45-летнем лиственничнике на плакорах названный показатель равен 0,92, а в том же возрасте в пойме р. Пур - 2,23; в 100-летних лиственничниках на плакорах он же составляет 0,10-0,67, а в пойме в возрасте 260 лет 0,47 и в возрасте 350 лет – 1,03 (Усольцев, 2007).

Известно также, что ПАА изменяется в сторону увеличения как в результате прореживания древостоев, так и после внесения удобрений (Albrektson et al., 1977; Brix, 1982). Величина ПАА всходов сосны в припыльминских борах Урала связана с эдафическими факторами: на гари, в бороздах и на подстилке в 1-й год она составляет соответственно 1,87; 2,52 и 2,39, а на 4-й год 1,53; 2,04 и 1,53 г/г (отношение годичного прироста сухого вещества растения к массе хвои в абсолютно сухом состоянии). Наивысшей ПАА обладают всходы в бороздах, причем с возрастом она снижается (Санников, 1965).

Был предложен дендрометрический подход к изучению ПАА на основе совмещенной количественной характеристики флоэмного и ксилемного транспорта, опосредованной некоторыми дендрометрическими показателями (Усольцев, 1997, 1998). Показано, что поскольку основная часть заболони выполняет функцию резервуара воды, фактическое влагопотребление на транспирацию ассимиляционного аппарата определяется соотношением зон транзита и депонирования воды в заболони, и чем выше доля зоны транзита воды в общей площади заболони, тем выше при прочих равных условиях масса хвои и соответствующая масса продуцируемых ею ассимилятов, основная часть которых депонируется в виде прироста объема (или в упрощенном варианте, прироста площади сечения заболони) ствола. Таким образом, изменение прироста ствола при неизменных значениях площади заболони и массы хвои характеризует изменение эффективности «работы» хвои, в том числе вследствие загрязнений.

Были исследованы показатели ПАА как отношения годичного прироста площади заболони на высоте груди, среднего за последние 5 лет, к массе хвои у сосен двух регионов: Тургайского прогиба в подзоне сухой степи, за тысячи километров от источников загрязнений, и района Среднего Урала (п. Северка, расположенный между Екатеринбург и Среднеуральским медеплавильным заводом), в зоне критической экологической ситуации. Установлено, что в сосняках Среднего Урала величина ПАА на 17-18% ниже, чем в аналогичных сосняках Тургайского прогиба, что, по-видимому, связано с наличием загрязнений от СУМЗ (Усольцев, 1998).

Исследование названного показателя у деревьев ели и пихты в градиенте загрязнений от СУМЗ показало, что по мере приближения к заводу с 30 (контроль) до 1 км ПАА снижается соответственно в 2,1 и 1,5 раза независимо от их возраста. Аналогичным изучением ПАА деревьев берёзы и сосны в градиенте загрязнений от Карабашского медеплавильного комбината в Челябинской области установлено, что по мере приближения к КМК с 30 (контроль) до 4 км (граница мёртвой зоны) ПАА снижается соответственно на 25 и 43% независимо от возраста (Усольцев и др., 2012. С. 162). Существенное снижение ПАА как отношения объемного прироста ствола к массе хвои выявлено у деревьев сосны обыкновенной в районе завода азотных удобрений в Литве: по мере приближения к заводу с расстояния 15 (контроль) до 8 км ПАА у деревьев I-III классов роста снижается на 30% (Сидаравичюс, 1985).

Менее выраженная реакция берёзы по сравнению с сосной на загрязнения при одном и том же удалении от КМК, возможно, обусловлена тем, что берёза на зиму сбрасывает листву, а хвоя сосны физиологически активна в течение какой-то части зимнего периода при температурах ниже нуля. У хвойных есть принципиальное отличие от лиственных: пока лиственные находятся в зимнем покое, сбросив листву, у хвойных продолжают процессы ассимиляции и дыхания (Лир и др., 1974), и увеличение депонирования углерода в тканях или снижение его запаса в течение зимнего периода зависит от соотношения двух процессов – ассимиляции и дыхания.

Проблема имеет давнюю историю и восходит к концу XIX столетия. Начало дискуссии по этой проблеме, по-видимому, было положено М. Джумелем (Jumelle, 1892), который в эксперименте с ветвями ели европейской, помещаемыми в камеру с регулируемым уровнями температуры и света, установил, что ассимиляция продолжается при

температуре воздуха до -30°C , а дыхание хвои прекращается при более высокой температуре. Вскоре А. Эварт и Г. Маттеи (Ewart, 1896; Matthaei, 1902) установили, что у сосны горной, тиса, туи, можжевельника и лавровишни дыхание ассимиляционного аппарата прекращается при более низкой температуре, чем ассимиляция, иными словами, при наиболее низких температурах запас ассимилятов зимой может снижаться.

Затем были выполнены исследования динамики соотношения *ассимиляция-дыхание* в течение зимних месяцев. Т.М. Захарова на 4-5-летних соснах установила превышение ассимиляции над дыханием с ноября до февраля и преобладание обратного процесса до конца марта (Zacharowa, 1929). Однако Л. А. Иванов и И. М. Орлова (1931) показали на ветвях 16-17-летних сосен, что с октября по февраль интенсивность фотосинтеза снижается и затем достигает максимума к концу апреля. Согласно их результатам, видимый фотосинтез у сосны обыкновенной продолжается при пониженной температуре вплоть до -7°C . Но затем выступил с публикацией Х. Принц (Printz, 1933) и установил, что у сосны обыкновенной и ели европейской вдоль атлантического побережья Скандинавии ассимиляция прекращается при -2°C или -3°C , а дыхание продолжается до температуры -12°C .

В 1944 году Р. Фриланд на примере ели чёрной и сосен обыкновенной и чёрной на севере шт. Иллинойс (США) установил, что динамика видимого фотосинтеза в зимние месяцы определяется не только температурой воздуха, но и водным режимом почвы и хвои, глубиной промерзания почвы и содержанием углеводов в тканях растения, действие которых во многом пока неизвестно (Freeland, 1944). Его результаты подтвердили выводы А. Эварта и Г. Маттеи (Ewart, 1896; Matthaei, 1902), что дыхание превалирует при более низкой температуре, чем фотосинтез, и оно перекрывает фотосинтез при температуре ниже -6°C , т.е. выше этого температурного предела (-6°C) видимый фотосинтез может быть положительным. Средиземноморские виды маслина и лавр имеют температурный минимум нетто-ассимиляции -7°C , т.е. примерно тот же, что и у хвойных (Pisek, 1960; Лир и др., 1974).

Таким образом, Р. Фриланд подтвердил вывод предшественников (Zacharowa, 1929; Иванов, Орлова, 1931; Printz, 1933) о том, что фотосинтез у некоторых хвойных продолжается и при температуре ниже нуля, но опроверг мнение М. Джумеля, что фотосинтез возможен при температуре до -30°C . Тем не менее, у Н.Д. Смашевского (2014) читаем: «Для сосны Сибири отмечено протекание фотосинтеза в солнечные безветренные дни даже при температуре -25°C » (с. 176).

Исследование динамики ПАА под влиянием различных экзо- и эндогенных факторов по экспериментальным данным Г. Бургера (Burger, 1929-1953) и Н.И. Казимирова с соавторами (1977) показало, что на величину ПАА деревьев влияют возраст, размеры дерева и добротность условий произрастания, однако наблюдается большой диапазон варьирования ПАА как при разных, так и при идентичных уровнях экзо- и эндогенных факторов. Изменение ПАА деревьев в пределах древостоя у разных пород характеризуется в зависимости от класса роста, разного возраста и различной морфологии совершенно неоднозначными трендами: убывающим, возрастающим и колоколообразным (Усольцев, 2016).

В возрастной динамике древостоев ПАА изменяется обычно по колоколообразной кривой, по-видимому, сопряженной с динамикой годичного прироста фитомассы (ЧПП) и напряженностью конкурентных отношений в древостоях. Варьируя в древостоях разных пород, показатели ПАА в древостоях листопадных пород в целом выше по сравнению с вечнозелеными. Они изменяются также в связи с эдафическими факторами и уровнем атмосферных загрязнений, снижаясь, как по мере снижения добротности местопроизрастаний, так и с повышением интенсивности загрязнений. Возможная причина неопределенности состоит в том, что ход биопродукционного процесса определяется не только величиной ПАА, но и спецификой распределения прироста между фракциями как

дерева, так и древостоя (Nilsson, Albrektson, 1993), что имеет отношение к проблеме моделирования корнелистовых связей (root: shoot ratio), которая будет рассмотрена позднее. Величина ПАА у разных древесных пород варьирует в широких диапазонах различных определяющих факторов, возможно, также потому, что в локальных условиях произрастания масса (поверхность) ассимиляционного аппарата в пологе древостоя обычно далека от состояния «насыщения».

Следующим этапом исследования ПАА древостоев был анализ климатически обусловленной его географии для лесообразующих пород Евразии, т.е. анализ в аспекте биогеографии. При этом были использованы те же фактические данные о ЧПП и фитомассе насаждений (Usoltsev, 2013), что и при анализе УдЧПП. В регрессионные уравнения в качестве «объясняющих изменчивость» независимых переменных, как и ранее, включены, наряду с климатическими параметрами, возраст и запас древостоя.

Выполнен многофакторный регрессионный анализ климатически обусловленной (географической) ординации запаса стволовой древесины и ПАА лесных экосистем согласно рекурсивной системе уравнений:

$$M = f(A, Zon, IC) \rightarrow Za/Pf = f(A, M, Zon, ICKh), \quad (7)$$

где Za – годичный прирост надземной фитомассы древостоя (надземная ЧПП) в абсолютно сухом состоянии, т/га; Pf – фитомасса хвои (листвы) древостоя в абсолютно сухом состоянии, т/га; A – возраст древостоя, лет; M – запас, м³/га.

Путем последовательного табулирования рассчитанных уравнений (7) получены таблицы, из которых для 3-го зонального пояса и индекса континентальности, равного 75, для возраста 100 лет для хвойных и дуба и 50 лет для мелколиственных взяты и представлены в виде графиков закономерности, показанные на рис. 7. Из них следует, что в направлении от северного умеренного до субэкваториального зонального пояса ПАА у листопадных видов снижается, а у вечнозеленых ели с пихтой и сосны в том же диапазоне возрастает.

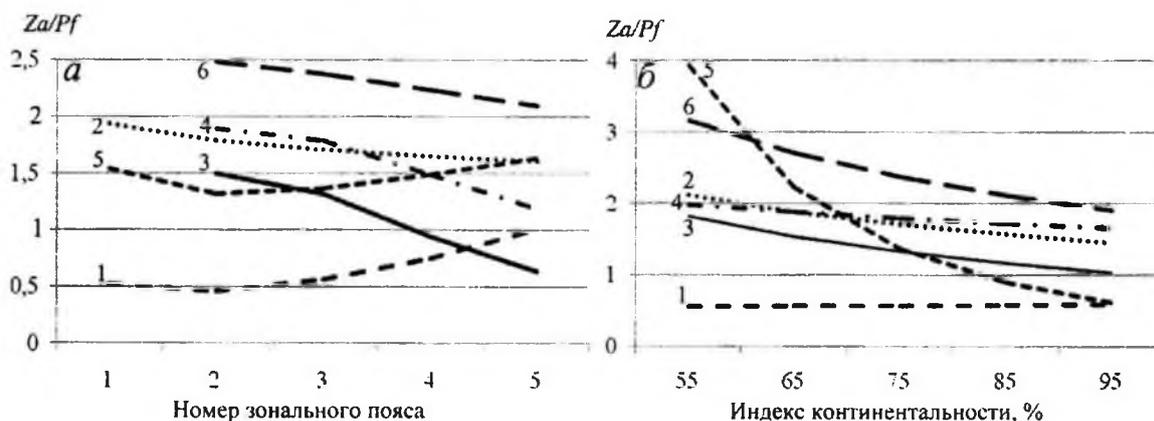


Рис. 7. Связь расчётных значений ПАА в возрасте насаждений 100 лет для хвойных и дуба и 50 лет для березняков и осинников с зональной принадлежностью при индексе континентальности 75 (а) и с индексом континентальности в 3-м зональном поясе (б). Обозначения древесных пород: 1 – ель и пихта, 2 – лиственница, 3 – берёза, 4 – дуб, 5 – сосна, 6 – осина и тополи (Усольцев, 2016).

Тем самым подтверждается отмеченное выше принципиальное различие зимней физиологии вечнозелёных и листопадных пород, а именно, способность первых ассимилировать атмосферную углекислоту и пролонгировать процесс ассимиляции за пределы вегетационного периода, характерного для листопадных (Jumelle, 1892; Ewart, 1896;

Matthaei, 1902; Henrici, 1921; Iwanoff, Kossowitsch, 1929; Zacharowa, 1929; Иванов, Орлова, 1931; Printz, 1933; Cartellieri, 1935; Ålvik, 1939; Freeland, 1944; Zeller, 1951; Pisek, Rehner, 1958; Pisek, 1960; Лир и др., 1974; Крамер, Козловский, 1983; Schaberg et al., 1995; Wieser, 1997; Смашевский, 2014).

В зимний период листопадные транспирируют через ствол и ветви до 16% общего содержания воды (Образцова, 1956), на что затрачивается часть ассимилятов, накопленных в летний период. В отличие от листопадных, у хвойных ассимиляция происходит круглый год, особенно в регионах с тёплыми зимами, и количество ассимилятов, депонированных в течение зимнего периода, может достигать значений, сопоставимых с летним периодом. Например, фитомасса семян ели в Шотландии возросла вдвое за период с конца сентября до середины апреля (Крамер, Козловский, 1983). На северо-западе шт. Вермонт в США скорость фотосинтеза у 8-летних деревьев ели красной была в зимние месяцы сопоставимой с летними (Schaberg et al., 1995) вследствие больших затрат на дыхание в условиях высоких летних температур. При этом накопление ассимилятов сопряжено с опадом хвои: в сосняках Урала, например, 65% годового опада хвои приходится на октябрь (Залесов и др., 1994).

У вечнозелёных сосны и ели в зональном градиенте (см. рис. 7а) при переходе от субарктического к северному умеренному поясу ПАА снижается, что, по-видимому, связано с тем, что в этом направлении происходит сдвиг деревьев сосны одного и того же возраста от виргинильной к сенильной стадии онтогенеза (Санников и др. 2012) с соответствующим снижением ПАА. Далее в южном направлении вследствие более высоких зимних температур возрастает зимнее накопление ассимилятов, сопряженное с осенне-зимним опадом хвои, что, по-видимому, определяет тенденцию увеличения ПАА в направлении от умеренного к субэкваториальному поясу.

Показатели ПАА листопадных лиственницы, дуба и осины выше, чем у вечнозелёных (см. рис. 7а), что соответствует известной в физиологии древесных растений повышенной физиологической активности листопадных по сравнению с вечнозелёными (Крамер, Козловский, 1983). Но в зональном градиенте ПАА листопадных в направлении от умеренного к субэкваториальному поясу не возрастает, как у вечнозелёных, а снижается, возможно, за счёт всё более высоких затрат на дыхание при более коротком физиологически активном периоде по сравнению с вечнозелёными.

По мере увеличения континентальности климата ПАА всех древесных видов снижается, наиболее интенсивно в сосняках, менее интенсивно, почти одинаковыми темпами у листопадных пород и практически не изменяется в елово-пихтовых сообществах. Резкое снижение ПАА сосняков при отсутствии какого-либо тренда в елово-пихтарниках в направлении от атлантического и тихоокеанского побережий к полюсу континентальности пока не поддаётся приемлемому объяснению.

Выявлена иерархия викарирующих древесных пород по величине ПАА. В южном умеренном поясе при индексе континентальности климата, равном 75, показатели ПАА снижаются в последовательности: осина с тополями, лиственница, дуб, берёза, сосна, ель с пихтой. При всем многообразии трендов ПАА древесных пород установлено главное: закономерности изменения показателей ПАА не всегда подчиняются известным в литературе обезличенным по видовому составу убывающим трендам биопродуктивности в направлении от экваториальной области к полюсам (Anderson et al., 2006; Huston, Wolverton, 2009) и имеют видоспецифичный характер.

3. Отношение подземной фитомассы к надземной (ОПН), или *root: shoot ratio*

В исследованиях биологической продуктивности деревьев и древостоев представляет интерес выявление эколого-ценотических закономерностей в соотношениях

надземной и подземной фитомассы, в основе которых лежат так называемые корне-листовые функциональные связи (root: shoot, или r/s ratios), характеризующие рост и жизнедеятельность растений (Казарян, 1969). Отношение масс подземной к надземной (ОПН) представляет существенное дополнение к биогеографическим моделям динамики фитомассы по основным факторам воздействия, значительно увеличивая ценность таких моделей, и являются важными характеристиками биопродуктивности и устойчивости лесных экосистем. В прикладном отношении, зная величину r/s (ОПН) древостоя, можно определить массу корней по известной надземной фитомассе.

Поскольку в условиях оптимума лесорастительных условий древесные породы обладают генетически закреплённой тенденцией к определённому соотношению надземной и подземной фитомассы (Лир и др., 1974), эта величина предполагалась стабильной и видоспецифичной, равной, например, для сосны обыкновенной 0,17 и для березы повислой 0,32 (Gray, 1963). В реальных условиях величина r/s оказалась очень изменчивой, и попытка выявить какие-либо зависимости её от комплекса абиотических и биотических факторов на глобальном уровне не увенчалась успехом (Cairns et al., 1997). Одна из причин подобной неопределённости может состоять в том, что под воздействием разных лимитирующих факторов значения r и s изменяются в разных направлениях. Например, в условиях световой конкуренции приоритет в росте имеет надземная фитомасса, а при нехватке элементов питания и влаги в почве – подземная (Tateno et al., 2004).

Отсюда следует вторая возможная причина отмеченной неопределённости, состоящая в том, что закономерности формирования скелетных и тонких корней совершенно разные и слабо связаны между собой: масса скелетных корней является составной частью морфоструктуры дерева в данный момент и в той или иной степени коррелирует с надземной фитомассой, в том числе с массой ствола, а масса тонких (сосущих) корней очень изменчива под влиянием внешних условий. В экстремально сухих условиях Аман-Карагайского бора (степи Тургайского прогиба) стратегия выживания вынуждает сосну максимально развивать массу сосущих корней, и в итоге доля тонкой фракции корней по отношению ко всей их массе, включая пень, достигает 82 %, а в условиях сухой степи Бурятии, по данным Х.Р. Будаева (1971), даже 95 %, и не связана с надземной и подземной фитомассой (Усольцев, 1988; Helmisaari et al., 2002). Это определило и необычно большое отношение массы корней к надземной (ОПН) у сосны обыкновенной: от 1,3 в возрасте 8 лет до 0,36 в возрасте 42 года, а в среднем 0,67 (Усольцев, 2007). Тем не менее, в локальных условиях установлено, что r/s снижается с возрастом (П.М. и Л.Г. Ермоленко, 1981) и с улучшением условий произрастания (Оськина, 1982).

Упомянутые выше показатели массы корней в условиях Аман-Карагайского бора определялись в ходе исследования фракционной структуры фитомассы сосны на примере 22 деревьев, в том числе 14 – в естественных сосняках и 8 – в культурах, в возрасте от 8 до 42 лет; класс бонитета древостоев – от Ia до IV. Надземная фитомасса определена путем фракционирования с использованием термовесового метода (Усольцев, 1988). Массу корней определяли путём их послойной раскопки на площади роста дерева с последующей отмывкой (Рахтеенко, Якушев, 1968). Корни отбирали в процессе просеивания почвогрунта на сите с размером ячеек 3 мм и сортировали по толщине с помощью специальной линейки с прорезями шириной 1, 2, 5 и 10 мм. При просеивании значительная часть корней, главным образом, тонких (<1 мм), проходила сквозь ячейки сита вместе с почвогрунтом. Их отмывка осуществлялась через набор сит с последовательно уменьшающимся размером ячеек, так что последнее сито (с просветом 0,25 мм) удерживало самую тонкую фракцию.

Поскольку влияние как происхождения древостоев, так и типа почв, на массу корней оказалось статистически не значимым, по фактическим данным 22 деревьев были рассчитаны аллометрические уравнения (Усольцев, 1988):

- для надземной массы (Pa , кг)

$$Pa = 0,1475 A^{-0,2796} D^{1,8386} H^{0,6465}; R^2 = 0,992; \quad (8)$$

- для массы корней (Pr , кг)

$$Pr = 0,2280 A^{-0,3622} D^{2,7226} H^{0,4772}; R^2 = 0,982, \quad (9)$$

где A – возраст дерева, лет; D – диаметр ствола на высоте груди, см; H – высота дерева, м.

Путем деления (9) на (8) получено уравнение для ОПН

$$Pr/Pa = 1,5458 A^{-0,0826} D^{0,8840} H^{-1,1237}. \quad (10)$$

Из уравнения (10) следует, что ОПН снижается с возрастом при стабильных значениях D и H , положительно связана с диаметром ствола D при неизменных A и H и снижается по мере увеличения высоты дерева H при стабильных A и D , что согласуется с выводами как П.М. и Л.Г. Ермоленко (1981), так и Н.В. Оськиной (1982). В молодняках сосны обыкновенной в Турции установлено, что при увеличении диаметра ствола с 15 до 25 см ОПН в естественных древостоях снижается с 27 до 18 %, а в культурах, напротив, возрастает с 16 до 20 %. При этом масса тонких корней не учитывалась (Durkaya et al., 2016).

Следующим этапом исследования ОПН древостоев был анализ его климатически обусловленной биогеографии для лесообразующих пород Евразии. При этом были использованы фактические данные о фитомассе насаждений в количестве 6690 пробных площадей (Усольцев, 2010; Usoltsev, 2013), в том числе: для двухвойных сосен (подрод *Pinus*) 3020; для елово-пихтовых насаждений (*Picea* Dietr. и *Abies* Mill.) 1340, для лиственниц (*Larix* Mill.) 540, для березняков (*Betula* L.) 683, для осинников и тополельников (*Populus* L.) 413 и для дубовых насаждений (*Quercus* L.) 694 пробных площади. Выполнен многофакторный регрессионный анализ климатически обусловленной (географической) ординации густоты древостоя, запаса стволовой древесины и фитомассы лесных экосистем согласно рекурсивной системе уравнений (Усольцев, 2016)

$$N = f(A, Zon, ICKh) \rightarrow M = f(A, N, Zon, ICKh) \rightarrow Pi = f(A, N, M, Zon, ICKh). \quad (11)$$

где N - число стволов, тыс. экз/га; A – возраст древостоя, лет; M – запас стволовой древесины, м³/га; P_i - фитомасса в абсолютно сухом состоянии, т/га: стволов с корой (Ps), скелета кроны, или ветвей (Pb), хвои или листья (Pf), корней (Pr), надземная (Pa), общая (Pt) и нижнего яруса растительности (Pu), в который включены, живой напочвенный покров, подлесок и подрост. После расчета уравнений (11) они были протабулированы в последовательности, показанной стрелкой, из полученных таблиц взяты значения Pr и Pa для возраста 100 лет для хвойных и дуба и 50 лет для мелколиственных, рассчитано их отношение Pr/Pa (ОПН) и построены графики зависимости как от природной зональности, так и от индекса континентальности климата, по Хромову (Усольцев, 2016) (рис. 8).

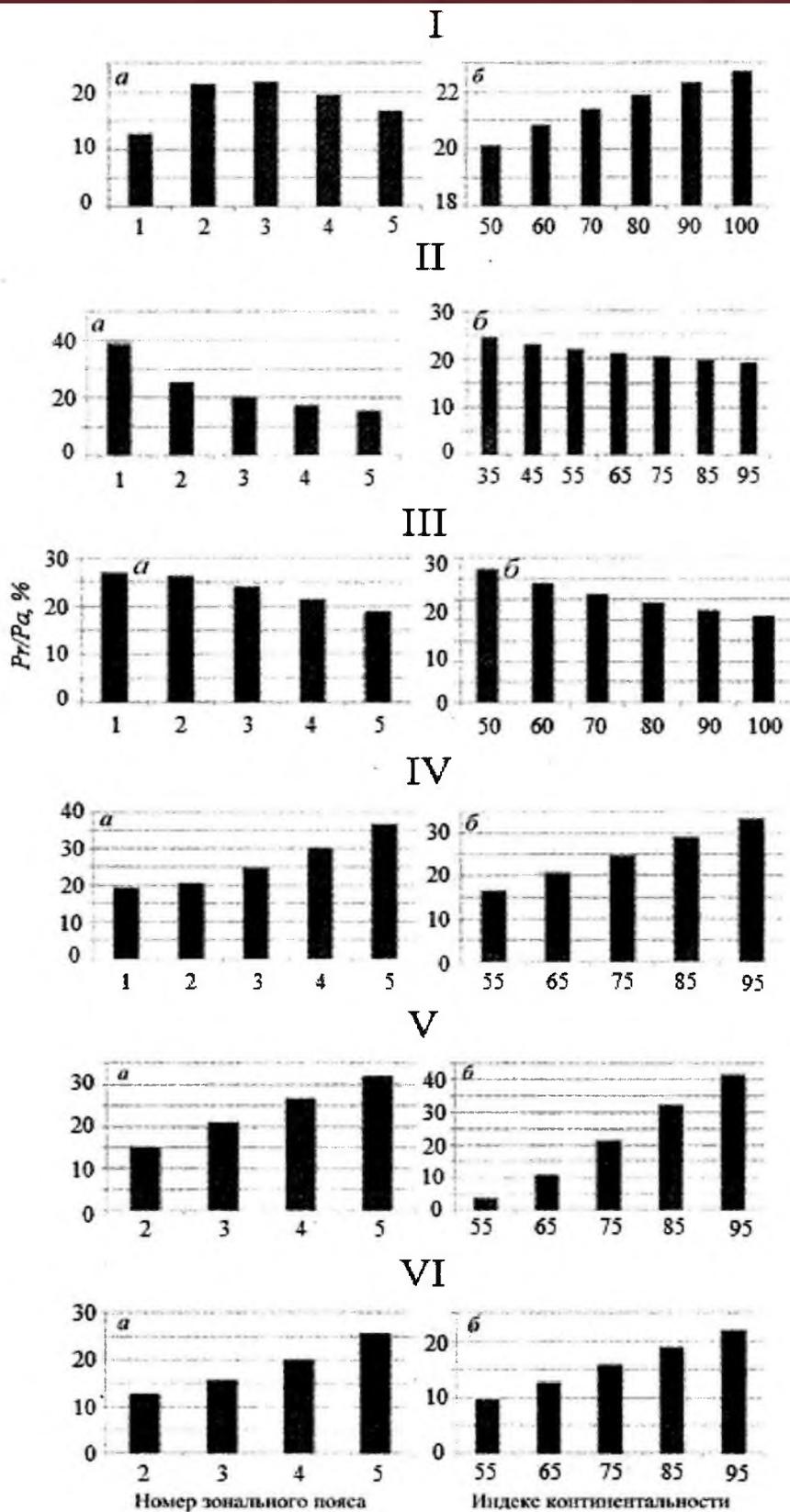


Рис. 8. Изменение отношения P_r/P_a (ОПН) в 100-летних хвойных и дубовых и в 50-летних мелколиственных насаждениях в связи с номером зонального пояса при индексе континентальности, по С.П. Хромову, равном 75% (а) и с индексом континентальности, по С.П. Хромову, в южном умеренном климатическом поясе (б). Сверху вниз: двухвойные сосны (I), лиственница (II), ель с пихтой (III), береза (IV), осина с тополями (V) и дуб (VI).

Очевидны прямо противоположные закономерности динамики ОПН хвойных и листопадных пород в трансконтинентальных градиентах зональности и континентальности: у хвойных ОПН снижается по мере приближения к полюсу континентальности в пределах того или иного зонального пояса и в направлении от 1-го к 5-му зональному поясу при фиксированном индексе континентальности, у лиственных же – наоборот, увеличивается. Объяснить причины такого противоречия пока не представляется возможным.

4. Отношение фитомасс нижнего и древесного ярусов (ОНД)

Соотношение фитомасс нижнего и древесного ярусов характеризует фитоценологическую ситуацию внутри лесного ценоза, как своеобразный результат конкуренции двух ярусов за ресурсы среды. При этом нужно отметить специфику понятия *нижний ярус*, который в нашем исследовании включает в себя подлесок, подрост и живой напочвенный подрост.

Их соотношение в нижнем ярусе варьирует в зависимости от многих экзо- и эндогенных факторов, но главная неопределенность понятия *фитомасса нижнего яруса* состоит в том, что во многих опубликованных работах по оценке структуры фитомассы насаждений на пробных площадях не указывается, какая из трех его составляющих учтена, часто данные о нижнем ярусе не приводятся, и что самое неприятное, не указывается, отсутствует ли нижний ярус вследствие его полного подавления древесным ярусом или он просто проигнорирован исследователем.

Ещё один источник неопределённости касается собственно понятия ОНД: если изменчивость древесного яруса довольно успешно объясняется совокупностью таксационных показателей древостоя, то об изменчивости фитомассы нижнего яруса этого сказать нельзя, по крайней мере, статистически значимое влияние на нее оказывают лишь некоторые таксационные показатели древостоя, причем в разных условиях роста доли их влияния изменяются. Соответственно при количественном анализе динамики ОНД получаемые модели характеризуются пониженной адекватностью по сравнению с другими продукционными показателями лесной экосистемы (ценоза).

Используя приведенные в предыдущем разделе регрессионные уравнения (11), характеризующие изменение структуры фитомассы как древесного, так и нижнего ярусов, в двух трансконтинентальных градиентах, а также результаты их табулирования, из соответствующих таблиц взяты расчетные значения нижнего (P_u) и древесного (P_t) ярусов, рассчитано их отношение P_u/P_t (ОНД) и построены графики зависимости как от природной зональности, так и от индекса континентальности климата, по Хромову (Усольцев, 2016) (рис. 9).

Очевидно, что в зональном градиенте максимальные значения ОНД приходятся на северный и южный пределы произрастания древесных пород. Казалось бы, исключение составляют осина с тополями, но фактически по субарктическому поясу для них просто отсутствуют данные о фитомассе. В связи с усилением континентальности климата в направлении от атлантического и тихоокеанского побережий к центральной Сибири ОНД лиственных, елово-пихтовых, березовых и осиновых древостоев увеличивается, а сосновых и дубовых, напротив, снижается. Объяснить причины такого противоречия пока невозможно.

Таким образом, рассмотренные материалы свидетельствуют о большом варьировании результатов моделирования относительных (безразмерных) показателей фитомассы деревьев и древостоев по различным эндо- и экзогенным факторам. Результаты их анализа в аспекте биогеографии показывают наличие некоторых общих для всех древесных пород закономерностей, но в то же время имеются взаимно исключающие тренды, объяснить которые на уровне примененных методологий не представляется возможным.

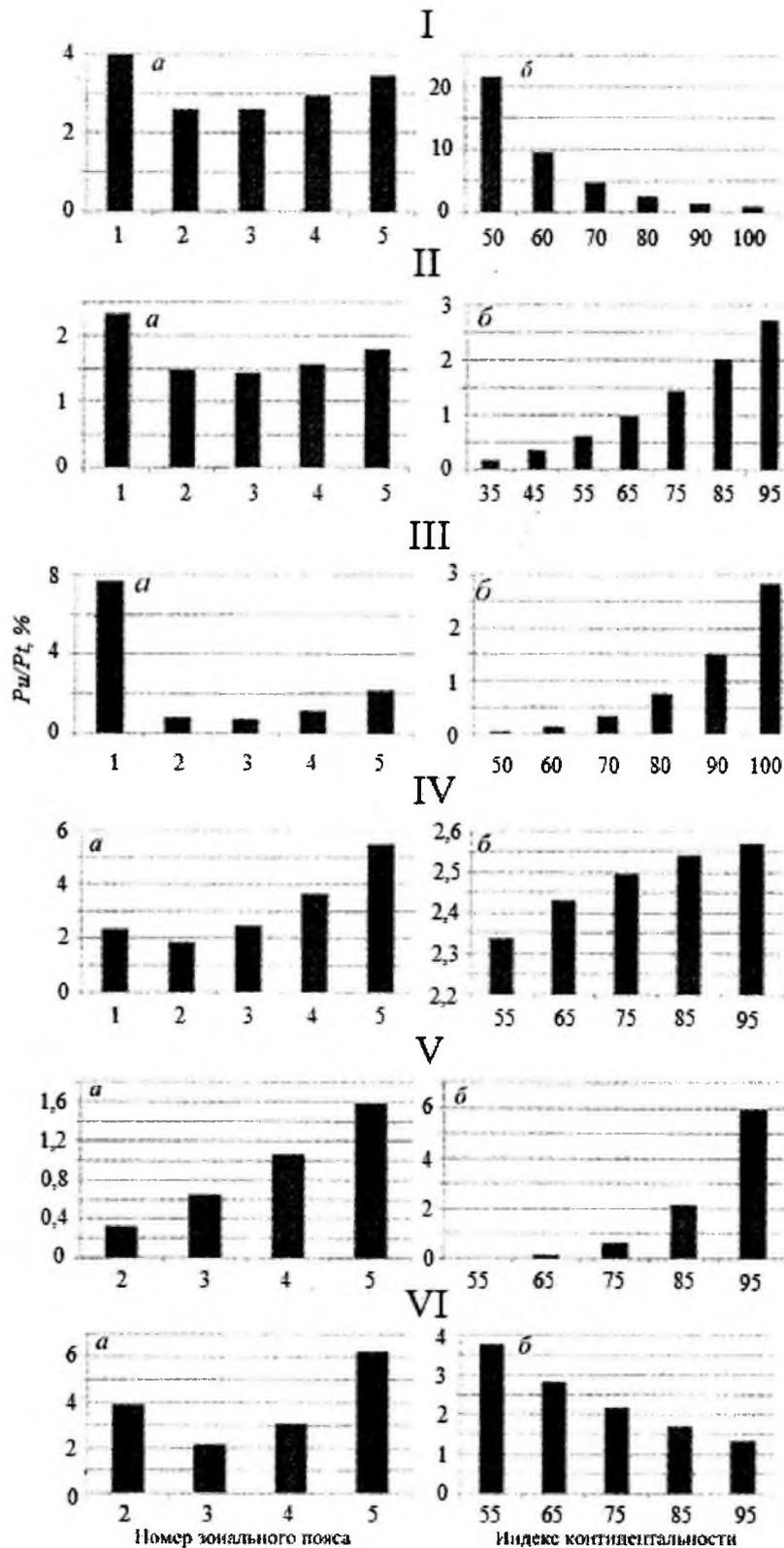


Рис. 9. Изменение отношения P_u/P_t (ОНД) в 100-летних хвойных и дубовых и в 50-летних мелколиственных насаждениях в связи с номером зонального пояса при индексе континентальности, по С.П. Хромову, равном 75% (а) и с индексом континентальности, по С.П. Хромову, в южном умеренном климатическом поясе (б). Сверху вниз: двухвойные сосны (I), лиственница (II), ель с пихтой (III), береза (IV), осина с тополями (V) и дуб (VI) (Усольцев, 2016).

Биогеографический анализ относительных показателей биопродуктивности выполнен в двух трансконтинентальных градиентах: природной зональности и индекса континентальности климата. Несмотря на статистическую адекватность полученных закономерностей, выбранные при этом определяющие климатические показатели обладают рядом недостатков.

К их числу относится кодирование природных зон числами натурального ряда. При подобном подходе не учитывается вертикальная природная зональность, что снижает устойчивость получаемых закономерностей, и, кроме того, включение подобных номинальных переменных в регрессионный анализ имеет чисто математические ограничения. Многочисленные формулы индекса континентальности включают кроме диапазона температур также географическую широту местности по той причине, что атлантическое и тихоокеанское побережья материка ориентированы не строго по меридианам, а в направлении с юго-запада на северо-восток. Тем самым природная зональность и континентальность климата при их включении в регрессионный анализ оказываются взаимно коррелированными (псевдонезависимыми) переменными, что также снижает надежность получаемых закономерностей.

Поэтому нами предпринята попытка проанализировать изменение относительных (безразмерных) показателей биологической продуктивности в трансконтинентальных градиентах средней температуры января и среднегодового уровня осадков на примере насаждений двухвойных сосен.

Материалы и методы

Исследование выполнено по материалам базы данных (Усольцев, 2010), характеристика которой для двухвойных сосен Евразии дана в предыдущей статье настоящего издания (Усольцев и др., 2018). Там же изложена методика позиционирования данных пробных площадей относительно изолиний среднегодовой температуры января и относительно изолиний среднегодовых осадков, а также информация о сформированной матрице исходных данных, в которой значения фракций фитомассы и таксационные показатели древостоев соотнесены с соответствующими значениями среднегодовой температуры и осадков, включенной затем в процедуру регрессионного анализа.

Результаты и их обсуждение

УдЧПП двухвойных сосен в климатических градиентах Евразии

Уравнения (1) и (3) упомянутой предыдущей статьи (Усольцев и др., 2018) модифицированы и представлены в общем виде

$$M = f[A, X, (Tm+40), PRm] \rightarrow (Z_i/P_i) = f[A, M, X, (Tm+40), PRm], \quad (12)$$

где Z_i и P_i – соответственно годовая ЧПП и фитомасса i -й фракции, т/га; i – индекс фракций фитомассы: общей (t), надземной (a), корней (r) и нижнего яруса (u); A – возраст древостоя, лет; M – запас древесины, м³/га; X – бинарная переменная, согласовывающая структуру фитомассы естественных сосняков ($X = 0$) и культур сосны ($X = 1$); PRm – среднегодовые осадки, мм; Tm – среднегодовая температура января, °С.

Уравнения, полученные в результате проведенного регрессионного анализа (табл. 2), характеризуются значимостью регрессионных коэффициентов на уровне не ниже 0,05. Несмотря на низкое значение R^2 для фитомассы нижнего яруса, значимость его регрессионных коэффициентов также соответствует уровню 0,05. В результате последовательного табулирования системы уравнений (12) по задаваемым значениям возраста древостоев получена таблица, из которой для возраста 100 лет взяты расчетные значения Z_i/P_i (УдЧПП) и построены графики их зависимости от температуры января и осадков (рис. 10).

Таблица 2. Характеристика системы регрессионных уравнений (12)

Показатели	Регрессионные коэффициенты модели										adjR ²
	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	
M	3,77E+02	3,05E1	-0,4016 км	-	-	X^2 0,0836 км	($Tm+40$) -18,9375	$P Rm$ 2,8347	$P Rm$ -0,4001 км/год	($Tm+40$) 1,5359 км/год	0,531
(Zn/Pt)	8,39E+10	-0,3533	-	M^2 -0,1031	X^2 -0,8379	X^2 0,3647 км	($Tm+40$) 0,1913	$P Rm$ -0,2918	$P Rm$ 0,0733 км/год	($Tm+40$) -0,0344 км/год	0,803
(Zn/Pr)	1,84E-01	-0,7944	-	M^2 -0,2004	X^2 0,2470	X^2 -0,0813 км	($Tm+40$) -2,1840	$P Rm$ 3,2748	$P Rm$ -0,3433 км/год	($Tm+40$) 1,1838 км/год	0,823
(Zn/Pr)	9,59E+05	-1,0374	-	M^2 -0,1217	X^2 -1,3089	X^2 0,3010 км	($Tm+40$) 14,3652	$P Rm$ -0,0476	$P Rm$ 1,4770 км/год	($Tm+40$) -0,3481 км/год	0,714
(Zn/Pr)	2,92E-19	-0,1272	-	M^2 -0,5007	X^2 -2,5007	X^2 0,1177 км	($Tm+40$) -10,3333	$P Rm$ 2,1343	$P Rm$ -3,7264 км/год	($Tm+40$) 4,3429 км/год	0,291

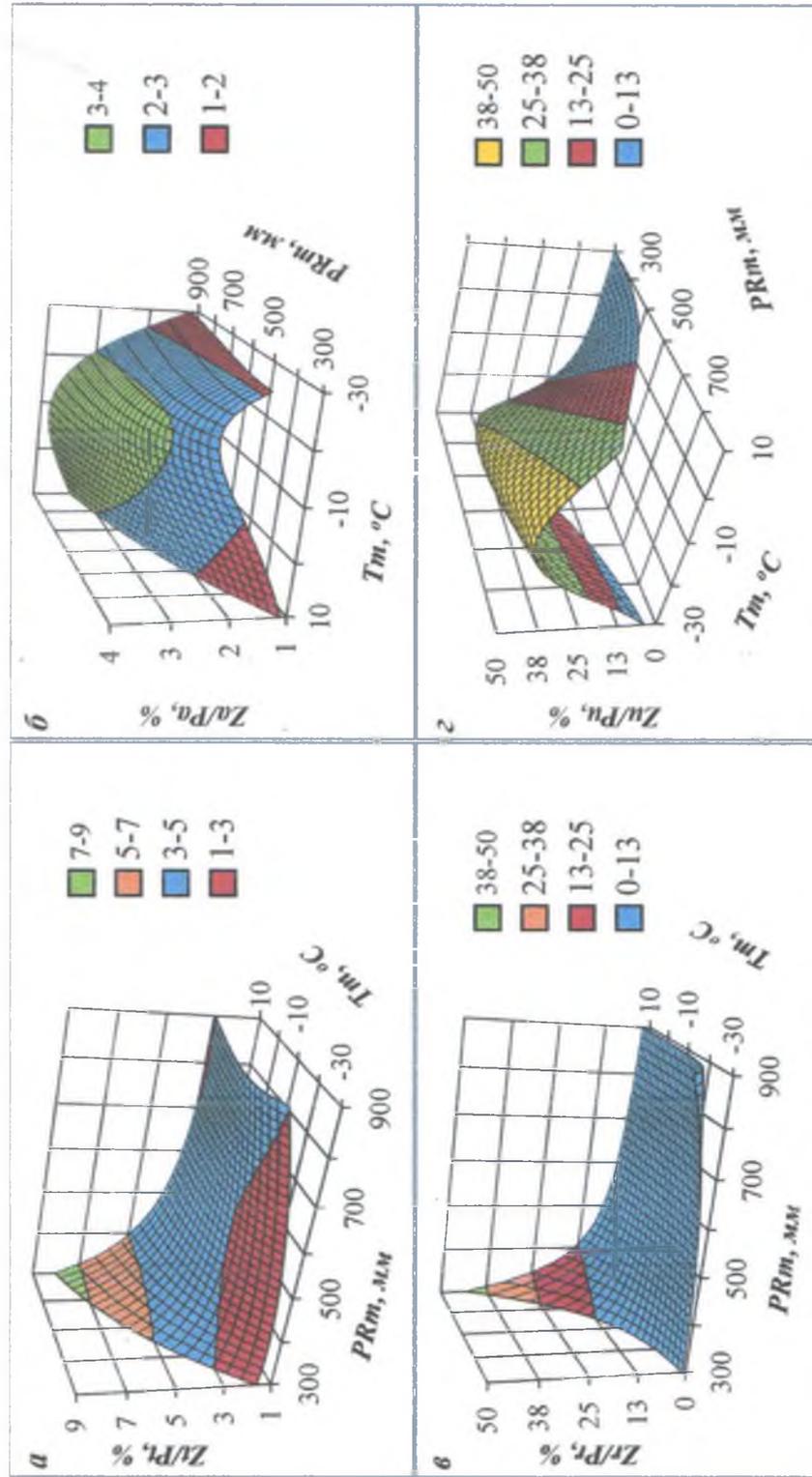


Рис. 10. Зависимость УдЧПП естественных сосняков Евразии в возрасте 100 лет от среднегодовой температуры января (Tm) и среднегодовых осадков (PRm) для фитомассы общей (a), надземной ($б$), корней ($в$) и нижнего яруса ($г$), %.

Судя по графикам на рис. 10 а и в, УдЧПП общей и подземной фитомассы изменяются по одной общей схеме, но в разных соотношениях. Получены закономерности, противоположные выше приведенным (Усольцев и др., 2018) для различных фракций фитомассы естественных сосняков, а именно: в холодных поясах ($T_m = -20^\circ\text{C}$) увеличение осадков приводит не к снижению, а к увеличению УдЧПП, а в теплых ($T_m = 10^\circ\text{C}$) – напротив, не к увеличению, а к снижению. Повышение температуры в засушливых условиях ($PRm = 300$ мм) вызывает увеличение УдЧПП общей и подземной фитомассы, а по мере повышения влагообеспеченности ее зависимость от температуры ослабевает и при $PRm = 900$ мм практически исчезает. Для УдЧПП надземной фитомассы и нижнего яруса свойственны иные закономерности: в холодных поясах увеличение осадков вызывает увеличение УдЧПП нижнего яруса, но снижение УдЧПП надземной фитомассы, в теплых поясах при увеличении уровня осадков повышаются значения УдЧПП тех и других. Независимо от уровня осадков зависимость УдЧПП надземной фитомассы и нижнего яруса от температуры выражена колоколообразной кривой. Отмеченные закономерности изменения УдЧПП в гидротермических трансевразийских градиентах, по-видимому, отражают специфику скорости круговорота веществ в лесной экосистеме под влиянием температуры и осадков. Для культур сосны закономерности сохраняются, но показатели УдЧПП культур по сравнению с естественными сосняками выше по общей, подземной, и нижнего яруса соответственно на 40, 102, и 36 % и ниже по надземной фитомассе на 9%.

Продуктивность ассимиляционного аппарата (ПАА) двухвойных сосен в климатических градиентах Евразии

При анализе ПАА сосновых древостоев использованы те же исходные данные, что и при анализе УдЧПП в предыдущем разделе. Рассчитаны уравнения общего вида

$$N=f[A,X,(T_m+40),PRm] \rightarrow M=f[A,X,N,(T_m+40),PRm] \rightarrow (Z_a/P_f)=f[A,M,X,(T_m+40),PRm], (13)$$

где Z_a и P_f – соответственно годовая ЧПП надземной фитомассы и масса хвои, т/га; N – число деревьев, тыс. экз/га; A – возраст древостоя, лет; M – запас древесины, $\text{м}^3/\text{га}$; X – бинарная переменная, согласовывающая структуру фитомассы естественных сосняков ($X = 0$) и культур сосны ($X = 1$); PRm – среднегодовые осадки, мм; T_m – среднегодовая температура января, $^\circ\text{C}$.

Уравнения, полученные в результате проведенного регрессионного анализа (табл. 3), характеризуются значимостью регрессионных коэффициентов на уровне не ниже 0,05. В результате последовательного табулирования системы уравнений (13) по задаваемым значениям возраста древостоев получена таблица, из которой для возраста 100 лет взяты расчетные значения Z_a/P_f (ПАА) и построен график зависимости ПАА от температуры января и осадков (рис. 11).

Судя по графику на рис 11, ПАА изменяется в евразийских гидротермических градиентах по той же «пропеллеро-образной» схеме, что и для всех фракций фитомассы (Усольцев и др., 2018), а именно: в холодных поясах ($T_m = -20^\circ\text{C}$) увеличение осадков приводит к снижению ПАА, а в теплых ($T_m = 10^\circ\text{C}$) – к ее увеличению. Соответственно во влагообеспеченных районах ($PRm = 900$ мм) повышение температуры вызывает увеличение ПАА, а в засушливых ($PRm = 300$ мм) – ее снижение. Для культур сосны названная закономерность сохраняется, но величина ПАА в культурах выше на 31 %.

Таблица 3. Характеристика системы регрессионных уравнений (13)

Показатели	Регрессионные коэффициенты модели					adjR ²
	<i>N</i>	<i>M</i>	<i>Za/Pf</i>	<i>PRm</i>	<i>Tm</i>	
<i>N</i>	3,96E+02	A -1,1969	X ^{0,2039} км ⁴	(Tm+40) 2,4105	(Tm+40) -0,5389 км ² /°С	0,561
<i>M</i>	2,81E+05	A 0,6669	A 0,1808 км ⁴	(Tm+40) -9,7949	(Tm+40) -0,0066 км ² /°С	0,519
<i>Za/Pf</i>	1,54E-07	A -0,3878	A 0,0216 км ⁴	(Tm+40) -1,6896	(Tm+40) -0,2878 км ² /°С	0,530

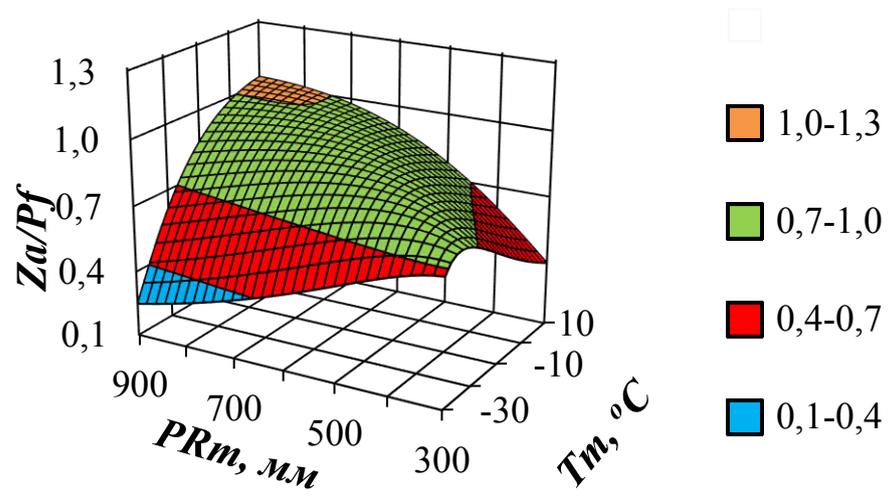


Рис. 11. Зависимость продуктивности ассимиляционного аппарата (ПАА) сосняков в возрасте 100 лет от среднегодовой температуры января (*Tm*) и среднегодовых осадков (*PRm*) на территории Евразии.

Отношение подземной фитомассы к надземной (ОПН), или root:shoot ratio

Анализ изменения относительного показателя ОПН в трансевразийских гидротермических градиентах выполнен по материалам расчета фракционных уравнений фитомассы естественных сосняков, характеристика которых для двухвойных сосен Евразии дана в предыдущей статье настоящего издания (Усольцев и др., 2018). Из табличного варианта рассчитанных уравнений взяты расчетные значения надземной (*Pa*) и подземной (*Pr*) фитомассы, и после вычисления показателя *Pr/Pa* построен график его зависимости от гидротермических показателей. Полученная закономерность (рис. 12) оказалась противоположной выше приведенным (Усольцев и др., 2018) для различных фракций фитомассы естественных сосняков, а именно: в холодных поясах (*Tm* = -20°C) увеличение осадков приводит не к снижению, а к увеличению *Pr/Pa*, а в теплых (*Tm* = 10°C) – напротив, не к увеличению, а к снижению. Соответственно во влагообеспеченных районах (*PRm* = 900 мм) повышение температуры вызывает не увеличение искомого показателя, а его снижение, а в засушливых (*PRm* = 300 мм), напротив, не снижение, а увеличение. Таким образом, закономерности изменения фитомассы и ОПН в гидротермических градиентах имеют противоположный характер: чем выше фитомасса как показатель продуктивности древостоя, тем меньшей долей корневой массы по отношению к надземной обходится древостой. Для культур сосны названная закономерность сохраняется, различие естественный древостоев и культур по показателю *Pr/Pa* составляет около 1% и статистически не значимо.

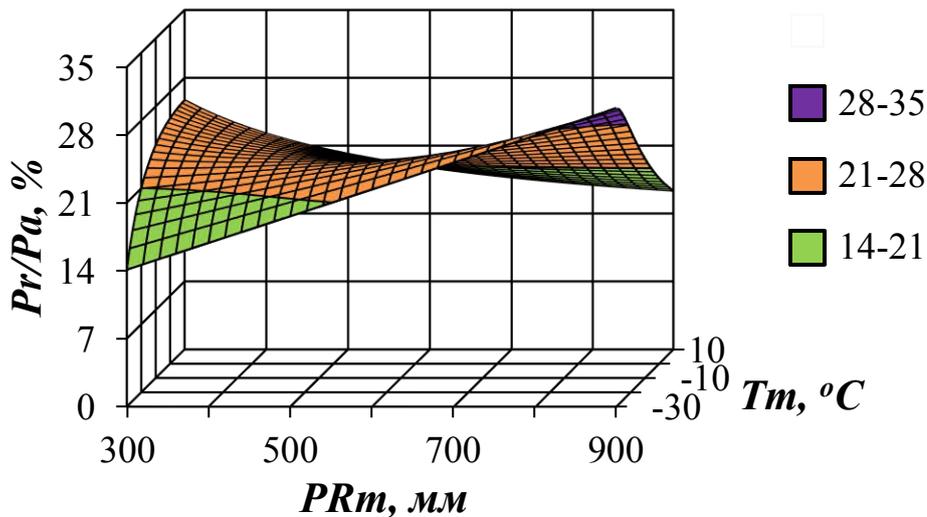


Рис. 12. Зависимость ОПН сосняков в возрасте 100 лет от среднегодовой температуры января (T_m) и среднегодовых осадков (PR_m) на территории Евразии.

Если считать, что величина индекса континентальности обратно пропорциональна годовому количеству осадков, то упомянутая противоположная динамика фитомассы и ОПН в связи с увеличением осадков подтверждается таким же обратным соотношением двух сравниваемых показателей в связи с индексом континентальности. Однако по зональным поясам, выраженным числами натурального ряда, никакого противоречия между трендами фитомассы (Усольцев, 2016. Рис. 2.25) и ОПН (рис. 8. 1,а) нет: и в том, и в другом случаях связь обоих показателей с природной поясностью описывается колоколообразной зависимостью. Таким образом, характер трансконтинентальных трендов биопродукционных характеристик древостоев может изменяться при замене одних гидротермических показателей другими.

Отношение фитомасс нижнего и древесного ярусов (ОНД)

Анализ изменения относительного показателя ОНД в трансевразийских гидротермических градиентах выполнен по материалам расчета фракционных уравнений фитомассы, полученных по базе данных (табл. 4).

Таблица 4.

Характеристика аллометрических уравнений для общей фитомассы древостоя и фитомассы нижнего яруса (т/га) в сосняках

Фракция фитомассы	Регрессионные коэффициенты модели					
P_t	2,23E+01	$A^{-0,0554}$	$A^{0,0155 \ln A}$	$M^{0,8241}$	$N^{0,0108}$	$(Tm+40)^{-1,7963}$
P_u	1,72E+00	$A^{-2,9440}$	$A^{0,4724 \ln A}$	$M^{0,1027}$	$N^{0,2735}$	$(Tm+40)^{-8,6795}$
Продолжение таблицы 4						
Фракция фитомассы	Регрессионные коэффициенты модели					$adjR^2$
P_t	$(Tm+40)^{0,0650 \ln(Tm+40)}$	$PRm^{0,0294}$	$PRm^{-0,0688 \ln PRm}$	$(Tm+40)^{0,2464 \ln PRm}$		0,946
P_u	$(Tm+40)^{-1,0691 \ln(Tm+40)}$	$PRm^{4,8803}$	$PRm^{-0,9485 \ln PRm}$	$(Tm+40)^{2,4718 \ln PRm}$		0,160

Несмотря на низкий коэффициент детерминации в уравнении для фитомассы нижнего яруса (Pu), все регрессионные коэффициенты значимы на уровне 0,05. Из табличного варианта рассчитанных уравнений взяты расчетные значения фитомассы нижнего яруса (Pu) и общей (надземной плюс подземной) фитомассы древостоя (Pt), и после вычисления показателя Pu/Pt построен график его зависимости от гидротермических показателей. Согласно полученной закономерности (рис. 13), ОНД имеет тенденцию возрастания по мере роста осадков, более выраженную в тёплых и менее выраженную в холодных поясах. Зависимость ОНД от температуры описывается колоколообразной кривой, при всех уровнях осадков.

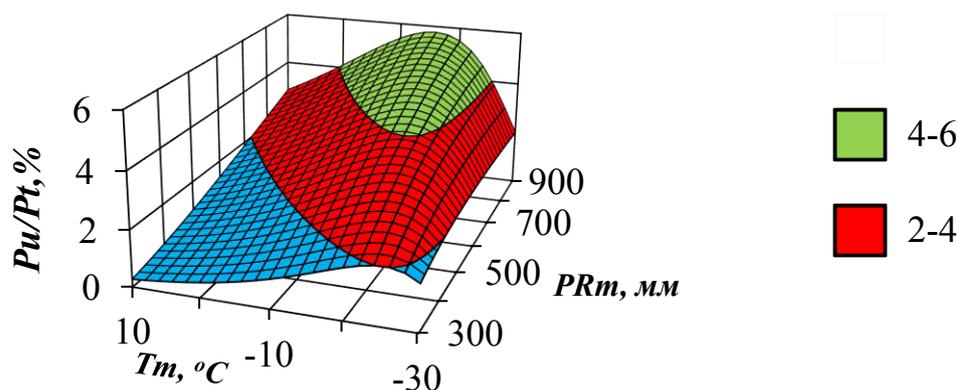


Рис. 13. Зависимость ОНД сосняков в возрасте 100 лет от среднегодовой температуры января (Tm) и среднегодовых осадков (PRm) на территории Евразии.

При выше упомянутом условии, согласно которому уровень осадков в трансконтинентальном градиенте обратно пропорционален величине индекса континентальности, отмеченная положительная связь ОНД с уровнем осадков коррелирует с обратной связью того же показателя с индексом континентальности (см. рис. 9. I, б). Но если зависимость ОНД от температуры описывается колоколообразной (выпуклой) кривой, связь того же показателя с зональностью, обозначенной порядковыми числами, имеет противоположный характер, т.е. описывается перевернутой колоколообразной (т.е. вогнутой) кривой (см. рис. 9. I, а).

Таким образом, в зависимости от выбора того или иного климатического показателя мы можем получить прямо противоположные результаты.

Заключение

Выполненный анализ литературы по относительным (безразмерным) показателям фитомассы деревьев и древостоев выявил большое варьирование и неопределённость результатов моделирования по различным эндо- и экзогенным факторам. Анализ названных показателей в аспекте биогеографии показывает наличие некоторых общих для всех древесных пород закономерностей, но в то же время имеются взаимно исключающие тренды, объяснить которые на уровне ранее применяемых методологий не представляется возможным. В частности, биогеографический анализ относительных показателей биопродуктивности был выполнен ранее в двух трансконтинентальных градиентах: природной зональности и индекса континентальности климата. Несмотря на статистическую адекватность полученных закономерностей, выбор названных определяющих показателей характеризуется рядом недостатков. К их числу относится кодирование природных зон числами натурального ряда.

При подобном подходе не учитывалась вертикальная природная зональность, что снижает устойчивость (воспроизводимость) получаемых закономерностей, и, кроме

того, включение подобных номинальных переменных в регрессионный анализ имеет чисто математические ограничения. Многочисленные формулы индекса континентальности включают кроме диапазона температур также географическую широту местности по той причине, что атлантическое и тихоокеанское побережья материка ориентированы не строго по меридианам, а в направлении с юго-запада на северо-восток. Тем самым природная зональность и континентальность климата при их включении в регрессионный анализ оказываются взаимно коррелированными (псевдонезависимыми) переменными, что также снижает надежность получаемых закономерностей.

В настоящей статье предпринята попытка моделирования изменений относительных (безразмерных) показателей фитомассы древостоев на примере двухвойных сосен, но по другим, ортогональным климатическим факторам, отличным от ранее используемых: вместо порядкового номера зонального пояса принята среднегодовая температура января, а вместо индекса континентальности климата – среднегодовые осадки. Установлено, что продуктивность ассимиляционного аппарата (ПАА) изменяется по такой же «пропеллеро-образной» схеме, что и фитомасса всех фракций древостоя: в холодных климатических поясах увеличение осадков приводит к снижению ПАА, а в теплых – к ее увеличению. Соответственно во влагообеспеченных районах повышение температуры вызывает увеличение ПАА, а в засушливых – ее снижение.

Изложенное подтверждает ранее установленные закономерности других авторов на локальном и региональном уровнях. Отношение подземной фитомассы к надземной (ОПН) изменяется также по «пропеллеро-образной» схеме, но зависимость его по осям координат прямо противоположная и означает, что чем больше фитомасса как показатель продуктивности, тем меньшей долей корневой массы по отношению к надземной обходится древостой. По связи некоторых относительных показателей фитомассы с температурой и осадками получены закономерности, корреспондирующие с аналогичной связью с порядковым номером зонального пояса и индексом континентальности климата, но по другим показателям этого не наблюдается. В частности, если зависимость отношения массы нижнего яруса к массе древесного (ОНД) от температуры описывается колоколообразной (выпуклой) кривой, связь того же показателя с зональностью, обозначенной порядковыми числами, имеет противоположный характер, т.е. описывается перевернутой колоколообразной (т.е. вогнутой) кривой. Таким образом, в зависимости от выбора того или иного климатического показателя мы можем получить прямо противоположные результаты. Разработка подобных моделей для основных лесообразующих пород Евразии даст возможность прогнозировать изменения продуктивности лесного покрова Евразии в связи с изменениями климата.

Список использованной литературы

- Алисов Б.П., Полтараус Б.В.* Климатология. М.: Изд-во МГУ, 1974. 300 с.
- Андрущенко А.П.* Надземная фитомасса сосновых культур в разных типах леса // Труды Харьковского с.-х. ин-та. 1976. Т. 225. С. 52-59.
- Антанайтис В.В., Загреев В.В.* Прирост леса. М.: Лесн. пром-сть, 1981. 200 с.
- Анучин Н.П.* Лесная таксация. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1952. 532 с.
- Базилевич Н.И., Гребенщиков О.С., Тишков А.А.* Географические закономерности структуры и функционирования экосистем. М.: Наука, 1986. 297 с.
- Базилевич Н.И., Титлянова А.А.* Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. 381 с.
- Бобкова К.С., Тужилкина В.В., Кузин С.Н.* Углеродный цикл в еловых экосистемах северной тайги // Экология. 2006. № 1. С. 23-31.
- Борисов А.А.* Климаты СССР. М.: Просвещение, 1967. 296 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 ин-та естеств. наук. Вып. 9).

Бузыкин А.И., Исмагилов А.М., Суворова Г.Г., Щербатюк А.С. Оценка продуктивности деревьев и древостоев // Лесоведение. 1991. № 6. С. 16-25.

Ведрова Э.Ф. Деструкционные процессы в углеродном цикле лесных экосистем Енисейского меридиана: Автореф. дис. ...докт. биол. наук. Красноярск: ИЛ СО РАН им. В.Н. Сукачева, 2005. 60 с.

Воронин П.Ю., Коновалов П.В., Лондинский В.К., Кайбияйнен Л.К. Хлорофильный индекс и фотосинтетический сток углерода в лесах Северной Евразии // Физиология растений. 2004. № 51. С. 390-395.

Воронов А.Г. Биогеография (с элементами биологии) /учебник для вузов. М.: МГУ, 1963. 342 с.

Второв П.П., Дроздов Н.Н. Биогеография /учебник для вузов. М.: Владос-Пресс, 2001. 302 с.

Габеев В.Н. Экология и продуктивность сосновых лесов. Новосибирск: Наука, 1990. 229 с.

Германова Н.И. Разложение опада как показатель интенсивности круговорота элементов в лесных насаждениях Южной Карелии // Лесоведение. 2000. № 3. С. 30-35.

Гульбе Я.И., Гульбе Т.А., Гульбе А.Я., Ермолова Л.С. Удельная продуктивность фитомассы древостоев основных лесобразующих пород // Лесные экосистемы в условиях изменения климата: биологическая продуктивность, мониторинг и адаптационные технологии. Материалы международной конференции. Йошкар-Ола: МарГТУ, 2010. С. 197-200.

Детлаф Т.А., Детлаф А.А. Безразмерные критерии как метод количественной характеристики развития животных. М.: Наука, 1982. С. 25-39.

Ермоленко П.М., Ермоленко Л.Г. Высотно-поясные особенности роста кедра и пихты в Западном Саяне // Формирование и продуктивность древостоев. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1981. С. 19-53.

Залесов С.В., Кряжевских И.А., Луганский Н.А. Фракционная динамика опада болотных сосновых древостоев и возврат элементов питания с растительным опадом // Леса Урала и хозяйство в них. Вып. 17. 1994. С. 102-111.

Зыряев А.Г. Соотношение между массой хвои и текущим приростом у лиственницы сибирской // Лесное хозяйство. 1964. № 4. С. 28-29.

Иванов Л.А., Орлова И.М. К вопросу о зимнем фотосинтезе наших хвойных // Журнал Русского Ботанического общества. 1931. Т.16. № 2-3. С. 139-157.

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

Казарян В.О. Старение высших растений. М.: Наука, 1969. 314 с.

Казимиров Н.И., Волков А.Д., Зябченко С.С., Иванчиков А.А., Морозова Р.М. Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского Севера. Л.: Наука, 1977. 304 с.

Кайрюкитис Л.А. Научные основы формирования высокопродуктивных елово-лиственных насаждений. М.: Лесн. пром-сть, 1969. 208 с.

Кафанов А.И. Биогеография: география или биология? // Журнал общей биологии. 2009. Т. 70. № 1. С. 46–65.

Кашанов Р.Ш. О балансе органического углерода в природно-хозяйственной системе Башкортостана // Изв. РГО. 2002. Т. 134. Вып. 3. С. 39-42.

Колтунова А.И. Моделирование роста и продуктивности древостоев (на примере некоторых лесообразующих пород Северной Евразии): Автореф. дис... д.с.-х.н. – 06.03.02. Екатеринбург: УГЛТУ, 2004. 40 с.

Комаров В.Л. Меридиональная зональность организмов // Дневник I всероссийского съезда русских ботаников в Петрограде. Вып. 3. Петроград, 1921. С. 27-28.

Крамер П.Д., Козловский Т.Т. Физиология древесных растений / пер. с англ. М.: Лесная пром-сть, 1983. 462 с.

Кулагина М.А. Биологическая продуктивность и круговорот микроэлементов // Продуктивность сосновых лесов. М.: Наука, 1978. С. 90-178.

Лиена И.Я. Динамика древесных запасов: прогнозирование и экология. Рига: Зинатне, 1980. 170 с.

Лир Х., Польстер Г., Фидлер Г.-И. Физиология древесных растений. М.: Лесная пром-сть, 1974. 424 с.

Молчанов А.А. Гидрологическая роль сосновых лесов на песчаных почвах. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 488 с.

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

Мухин В.А. Скорость биодеструкции древесины в северных районах Западносибирской равнины // 3-я всеос. конф. по биоповреждениям. Донецк, 19-21 окт., 1987. Тез. докл. Ч. 1. М., 1987. С. 35-36.

Нагимов З.Я. Масса и продуктивность ассимиляционного аппарата в сосновых древостоях Среднего Урала // Лесная геоботаника и биология древесных растений / Сб. науч. тр. Брянск: Брянский технолог. ин-т, 1987. С. 62-68.

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

Науменко И.М. Текущий объемный прирост насаждений // Научные записки Воронежского лесохозяйственного ин-та. Т. 9. Воронеж: Воронежское областное книгоиздательство, 1946. С. 121-148.

Норицина Ю.В. Биологическая продуктивность березы в связи с происхождением и географией насаждений: Автореф. дис. ...канд. с.-х. наук. Екатеринбург: УГЛТУ, 2009. 23 с.

Образцова В.И. Зимняя транспирация деревьев и кустарников в условиях степной зоны Украины // Физиология растений. 1956. Т. 3. Вып. 5. С. 409-413.

Одум Ю. Основы экологии. Пер. 3-го англ. изд. М.: Мир, 1975. 740 с.

Орлов М.М. Лесная вспомогательная книжка для таксации и технических расчетов. М.: Государственное техническое изд-во, 1928. 757 с.

Орлов М.М. Лесная таксация. 3-е изд. Л.: Изд. журн. «Лесное хоз-во и лесн. пром-сть», 1929. 532 с.

Оскретков М.Я. Изменение количества и качества хвои сосны в зависимости от полноты и возраста древостоев // Тр. Брянского лесохозяйствен. ин-та. Т. 7. 1956. С. 29-37.

Оськина Н.В. Почвенные условия и продуктивность фитомассы сосновых насаждений приокских террас в Московской области: Автореф. дис... канд. с.-х. наук. М.: МЛТИ, 1982. 16 с.

Паламарчук И.В. Закономерности роста и накопления фитомассы естественных сосняков (на примере Северной Евразии): Автореф. дис. ...канд. биол. наук. 03.02.01. Оренбург: ОГПУ, 2013. 24 с.

Полозова Л.Г. О характеристике континентальности климата // Известия Всесоюзного географического общества. 1954. Т. 86. № 5. С. 412-422.

Полякова Н.Ф. Соотношения между массой листвы, приростом древесины и транспирацией // ДАН СССР. 1954. Т. 96. № 6. С. 1261-1263.

Пристова Т.А. Круговорот веществ во вторичном лиственно-хвойном насаждении средней тайги // Научные доклады Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН. Вып. 489. Сыктывкар, 2006. С. 1-20.

Пшеничникова Л.С. Формирование и продуктивность сосново-лиственных молодых // Продуктивность сосновых лесов. М.: Наука, 1978. С. 45-68.8

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.

Риклефс Р.Е. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с.

Санников С.Н. Экологическая оценка естественного возобновления сосны в припышминских борах-зеленомошниках: дис. ...канд. биол. наук. Свердловск: АН СССР, Уральский филиал, 1965. 359 с. (Фонды Института экологии растений и животных УрО РАН).

Санников С.Н., Санникова Н.С., Петрова И.В. Очерки по теории лесной популяционной биологии. Екатеринбург: УрО РАН, 2012. 273 с.

Сафонов М.А. Скорость микогенной деструкции древесины в лесах Южного Приуралья // Вестник Оренбургского государственного университета. Т. 2. Естественные и технические науки. 2006. № 2. С. 18 – 21.

Сидаравичюс Й.М. Изменение биологической продуктивности деревьев при различном уровне атмосферного загрязнения // Закономерности роста и производительности древостоев. Каунас: ЛитСХА, 1985. С. 228-230.

Смашевский Н.Д. Экология фотосинтеза // Астраханский вестник экологического образования. 2014. № 2 (28). С. 165-180.

Тарасов М.Е. Методические подходы к определению скорости разложения древесного детрита // Лесоведение. 2002. № 5. С. 32-38.

Титлянова А.А., Тесаржова М. Режимы биологического круговорота. Новосибирск: Наука, 1991. 150 с.

Тулохонов А.К., Пуцукова С.Д., Скулкина Н.А., Кузнецов Ю.А. Вклад лесов Бурятии в баланс стока и эмиссии углерода // География и природные ресурсы. 2006. № 2. С. 41-48.

Турский Г.М. Очерки по теории прироста. М.: Кооперативное изд-во «Жизнь и знание», 1925. 72 с

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

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

Усольцев В.А. Формирование банков данных о фитомассе лесов. Екатеринбург: УрО РАН, 1998. 541 с. (<http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3224>).

Усольцев В.А. Фитомасса лесов Северной Евразии: нормативы и элементы географии. Екатеринбург: УрО РАН, 2002. 762 с. (<http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3302>).

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. Некоторые методические и концептуальные неопределенности при оценке приходной части углеродного цикла лесов // Экология. 2007. № 1. С. 1-10.

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. География удельной первичной продукции фитомассы лесов и неопределенности ее оценки и интерпретации // Эко-потенциал. 2014. № 1 (5). С. 139-163 (<http://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/3186/1/Usoltsev.pdf>).

Усольцев В.А. Биологическая продуктивность лесообразующих пород в климатических градиентах Евразии (к менеджменту биосферных функций лесов). Екатеринбург: Уральский государственный лесотехнический университет, 2016а. 384 с. ISBN 978-5-94984-600-1 (<http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/5634>).

Усольцев В. А. Фитомасса модельных деревьев лесообразующих пород Евразии: база данных, климатически обусловленная география, таксационные нормативы. Екатеринбург: Урал. гос. лесотехн. ун-т, 2016б. 336 с. <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/5696>

Усольцев В.А., Азаренок В.А., Бараковских Е.В., Накай Н.В. Депонирование и динамика углерода в фитомассе лесов уральского региона // Лесная таксация и лесостроительство. 2009. № 1(41). С. 108-115.

Усольцев В.А., Воробейчик Е.Л., Бергман И.Е. Биологическая продуктивность лесов Урала в условиях техногенного загрязнения: Исследование системы связей и закономерностей. Екатеринбург: УГЛТУ, 2012. 365 с.

Усольцев В.А., Накай Н.В., Уразова А.Ф., Борников А.В., Жанабаева А.С., Бергман И.Е. Углероддепонирующая способность лесов: базы данных, методы оценки, география // Генетика, экология, и география дендропопуляций и ценоэкосистем. Екатеринбург: УрО РАН, 2010. С. 84-92.

Усольцев В.А., Гаврилин Д.С., Колтунова А.И., Борников А.В. География чистой первичной продукции древостоев рода *Larix* в пределах Евразии // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2014. № 2 (46). С. 8-11 (<http://orensau.ru/ru/nauka/izvestija>).

Усольцев В.А., Часовских В.П., Норицина Ю.В. Географические градиенты чистой первичной продукции березовых лесов Евразии // Экология. 2015а. № 3. С. 1-9.

Усольцев В.А., Субботин К.С., Часовских В.П. Изменение удельной первичной продукции сосновых насаждений по трансконтинентальным климатическим градиентам Евразии // Эко-потенциал. 2015б. № 3(11). С. 24-31 (<http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/4808>).

Усольцев В.А., Цепордей И.С., Осмирко А.А., Часовских В.П. Фитомасса древостоев двухвойных сосен Евразии: аддитивные модели в климатических градиентах // Эко-потенциал. 2018а. № 3(23). С. 9-31.

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

Уткин А.И., Гульбе Я.И., Гульбе Т.А., Замолодчиков Д.Г. Связь надземной чистой первичной продукции с фитомассой и с запасами насаждений // Структурно-функциональная организация и динамика лесов. Материалы Всероссийской конференции. Красноярск: Ин-т леса СО РАН им. В.Н. Сукачева, 2004. С. 477- 479.

Хлюстов В.К., Макаренко А.А. Зависимость текущего прироста от полноты древостоев // Вестник сельскохозяйственной науки Казахстана. 1983. № 8. С. 88-91.

Хромов С.П. К вопросу о континентальности климата // Изв. Всесоюзного географического общества. 1957. Т. 89. № 3. С. 221-225.

Чагина Е.Г. Биологический круговорот в сосняках разной продуктивности // Почвенные факторы продуктивности сосняков. Новосибирск: Наука, 1976. С. 168-190.

Чернявский Н.В. Подход к разработке количественной оценки типов леса УССР // Современные проблемы лесной типологии. М.: Наука, 1985. С. 72-75.

Швиденко А.З., Щепаченко Д.Г., Нильссон С. Материалы к познанию современной продуктивности лесов России // Базовые проблемы перехода к устойчивому управлению лесами России – учет лесов и организация лесного хозяйства: Матер. международного семинара. Красноярск: Ин-т леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, 2007. С. 5-37.

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

Яблоков А.С. Лиственница европейского севера // Физико-механические свойства древесины дуба, лиственницы, березы и сосны. М.: Гослестехиздат, 1934б. С. 89-135.

Albrektson A., Aronsson A., Tamm C.O. The effect of forest fertilization on primary production and nutrient cycling in the forest ecosystem // *Silva Fennica*. 1977. Vol. 11. No. 3. P. 233-239.

Albrektson A., Valinger E. Relations between tree height and diameter, productivity and allocation of growth in a Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) sample tree material // *Crop Physiology of Forest Trees*. Helsinki: University of Helsinki, 1985. P. 95-105.

Ålvik G. Über Assimilation and Atmung einiger Holzgewächse im westnorwegischen Winter // *Meddelelser fra Vestlandets Forstlige Forsøksstation Bergen*. 1939. Bd. 6. No 4. S. 1-266.

Anderson K.J., Allen A.P., Gillooly J.F., Brown J.H. Temperature-dependence of biomass accumulation rates during secondary succession // *Ecology Letters*. 2006. No. 9. P. 673-682.

Backman G. Drei Wachstumsfunktionen (Verhulst's, Gompertz', Backman's) // *Wilhelm Roux' Arch. Entwicklungsmechanik der Organismen*. 1938. Nr. 138. S. 37-58.

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

Brix H. Effects of thinning and nitrogen fertilization on growth of Douglas-fir: relative contribution of foliage quantity and efficiency // *Can. J. For. Res.* 1983. Vol. 13. P. 167-175.

Bröms E., Axelsson B. Variation in carbon allocation pattern as a base for selection in Scots pine // *Tigerstedt P.M.A., Puttonen P., Koski V. (eds.). Crop physiology of forest trees. Proceedings, Intern. Conference. Helsinki, 1985. P. 81-93.*

Burger H. Holz, Blattmenge und Zuwachs. I. Mitteilung: die Weymouthsföhre // *Mitt. Schweiz. Anstalt Forstl. Versuchswesen*. 1929. Bd. XV. H. 2. S. 243-292.

Burger H. Holz, Blattmenge und Zuwachs. II. Mitteilung: die Douglasie // *Mitt. Schweiz. Anstalt Forstl. Versuchswesen*. 1935. Bd. XIX. H. 1. S. 20-72.

Burger H. Holz, Blattmenge und Zuwachs. III. Mitteilung: Nadelmenge und Zuwachs bei Föhren und Fichten verschiedener Herkunft // *Mitt. Schweiz. Anstalt Forstl. Versuchswesen*. 1937. Bd. XX. H. 1. S. 100-114.

Burger H. Der Kronenaufbau gleichalteriger Nadelholzbestände // *Mitt. Schweiz. Anstalt Forstl. Versuchswesen*. 1939a. Bd. XXI. H. 1. S. 5-57 (Sonderabdruck).

Burger H. Baumkrone und Zuwachs in zwei hiebsreifen Fichtenbeständen // *Mitt. Schweiz. Anstalt Forstl. Versuchswesen*. 1939b. Bd. XXI. H. 1. S. 147-176.

Burger H. Holz, Blattmenge und Zuwachs. IV. Mitteilung: Ein 80 jähriger Buchenbestand // *Mitt. Schweiz. Anstalt Forstl. Versuchswesen*. 1940. Bd. XXI. H. 2. S. 306-348.

Burger H. Holz, Blattmenge und Zuwachs. V. Mitteilung: Fichten und Föhren verschiedener Herkunft auf verschiedenen Kulturorten // *Mitt. Schweiz. Anstalt Forstl. Versuchswesen*. 1941. Bd. XXII. H. 1. S. 9-62.

Burger H. Holz, Blattmenge und Zuwachs. VI. Mitteilung: Ein Plenterwald mittlerer Standortsgüte. Der bernische Staatswald Toppwald im Emmental // *Mitt. Schweiz. Anstalt Forstl. Versuchswesen*. 1942. Bd. XXII. H. 2. S. 376-445.

Burger H. Holz, Blattmenge und Zuwachs. VII. Mitteilung: Die Lärche // *Mitt. Schweiz. Anstalt Forstl. Versuchswesen*. 1945. Bd. XXIV. H. 1. S. 7-103.

Burger H. Holz, Blattmenge und Zuwachs. VIII. Mitteilung: Die Eiche // *Mitt. Schweiz. Anstalt Forstl. Versuchswesen*. 1947. Bd. XXV. H. 1. S. 210-279.

Burger H. Holz, Blattmenge und Zuwachs. IX. Mitteilung: Die Föhre // *Mitt. Schweiz. Anstalt Forstl. Versuchswesen*. 1948. Bd. XXV. H. 2. S. 432-493.

Burger H. Holz, Blattmenge und Zuwachs. X. Mitteilung: Die Buche // *Mitt. Schweiz. Anstalt Forstl. Versuchswesen*. 1950. Bd. XXVI. H. 2. S. 418-468.

Burger H. Holz, Blattmenge und Zuwachs. XI. Mitteilung: Die Tanne // Mitt. Schweiz. Anstalt Forstl. Versuchswesen. 1951a. Bd. XXVII. S. 246-286.

Burger H. Aufastung, Entnadelung und Zuwachs bei jungen Fichten und Föhren // Mitteilungen der forstlichen Bundes-Versuchsanstalt Mariabrunn. 1951b. Bd. 47. S. 8-16.

Burger H. Holz, Blattmenge und Zuwachs. XII. Mitteilung: Fichten im Plenterwald // Mitt. Schweiz. Anstalt Forstl. Versuchswesen. 1952. Bd. XXVIII. S. 108-156.

Burger H. Holz, Blattmenge und Zuwachs. XIII. Mitteilung: Fichten in gleichaltrigen Hochwald // Mitt. Schweiz. Anstalt Forstl. Versuchswesen. 1953. Bd. XXIX. S. 38-130.

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., Sheppard L.J., Ford E.D., Wilson R.H.F. Clonal differences in dry matter distribution, wood specific gravity and foliage "efficiency" in *Picea sitchensis* and *Pinus contorta* // *Sivae Genetica*. 1983. Vol. 32. P. 195-202.

Cartellieri E. Jahresgang von osmotischem Wert, Transpiration und Assimilation einiger *Ericaceen* der alpinen Zwergstrauchheide und von *Pinus cembra* // Jahrbuch für wissenschaftlich Botanik. 1935. Bd. 82. S. 460-506.

Councler E. Über den Gehalt dreien auf gleichem Boden erwachsenen Nadelbäume: Tanne, Fichte, Lärche - an Trockensubstanz, Stickstoff und Mineralstoffen // Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen. 1886. Bd. 18. S. 35-375, 417-441.

Dansereau P.M. Biogeography; an ecological perspective. N. Y.: Ronald Press Co, 1957. 394 p.

Duhamel du Monceau H.L. La physique des arbres; où il est traité de l'anatomie des plantes et de l'économie végétale: pour servir d'introduction au "Traité complet des bois et des forests". Volumes 1 à 2. Paris: Chez H.L. Guérin et L.F. Delatour, 1758.

Durkaya A., Durkaya B., Ulu Say S. Below-and above ground biomass distribution of young Scots pines from plantations and natural stands // *Bosque*. 2016. Vol. 37(3). P. 509-518. DOI: 10.4067/S0717-92002016000300008.

Ebermayer E. Die gesammte Lehre der Waldstreu mit Rücksicht auf die chemische Statik des Waldbaues (Resultate der forstlichen Versuchsstationen Bayerns). Berlin: Springer, 1876. 416 S.

Ewart A. J. On assimilatory inhibition // *Journal of the Linnean Society of London, Botany*. 1896. Vol. 31. Issue 217. P. 364-461.

Fang J., Liu G., Xu S. Biomass and net productivity of forest vegetation in China // *Acta Ecologica Sinica*. 1996. Vol. 16. No. 5. P. 497-508 (КИТ., рез. АНГЛ.).

Ford E.D. High productivity in a polestage Sitka spruce stand and its relation to canopy structure // *Forestry*. 1982. Vol. 55. No. 1. P. 1-17.

Forrest W.G., Ovington J.D. Organic matter changes in an age series of *Pinus radiata* plantations // *Journal of Applied Ecology*. 1970. Vol. 7. P. 177-186.

Freeland R. O. Apparent photosynthesis in some conifers during the winter // *Plant Physiology*. 1944. Vol.19. No 2. P. 179-185.

Fujimori T. Primary productivity of a young *Tsuga heterophylla* stand and some speculations about biomass of forest communities on the Oregon coast. USDA Forest Service. Research paper PNW – 123. 1971. 11 p.

Geleznoff N.I. Recherches sur la quantité et la répartition de l'eau dans la tige des plantes // *Bull. de l'acad. de St-Petersbourg*. 1875. XXII, No. 3.

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.

Hartig R. Wachstumsuntersuchungen an Fichten // *Forstlich-Naturwissenschaftl. Zeitschrift*. 1896. Bd. 5. S. 1-15, 33-45.

Helmisaari H.-S., Makkonen K., Kellomäki S., Valtonen E., Malkönen E. Below- and aboveground biomass, production and nitrogen use in Scots pine stands in eastern Finland // *Forest Ecology and Management*. 2002. Vol. 165. P. 317-326.

Henrici M. Zweigipfelige Assimilationskurven. Mit spezieller Berücksichtigung der Photosynthese von alpinen phanerogamen Schattenpflanzen und Flechten // *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel*. 1921. Bd. 32. S. 107-171.

Huston M.A., Wolverton S. The global distribution of net primary production: resolving the paradox // *Ecological Monographs*. 2009. V. 79. No. 3. P. 343-377 (http://www.academia.edu/244228/The_global_distribution_of_net_primary_production_resolving_the_paradox).

Iwanoff L.A., Kossowitsch N.L. Über die Arbeit des Assimilationsapparates verschiedener Baumarten. I. Die Kiefer (*Pinus silvestris*) // *Planta* (Berl.). 1929. Bd. 8. S. 427.

Jumelle M. H. Recherches physiologiques sur les lichens. 2. Influence de basses températures sur l'assimilation // *Revue Générale de Botanique*. 1892. Vol. 4. P. 305-320.

Kallio P. The essence of biology in the North // *Nordia*. 1984. Vol. 18 (2). P. 53-65.

Keeling H.C., Phillips O.L. The global relationship between forest productivity and biomass // *Global Ecology and Biogeography*. 2007. Vol. 16. P. 618-631.

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

Liebig J.F. Organic chemistry in its application to agriculture and physiology. London: Taylor and Walton, 1840. 387 p.

Lieth H. Modeling the primary productivity of the world // *International Section for Ecology Bulletin*. 1974. Vol. 4. P. 11-20.

Lomolino M.V., Riddle B.R., Brown J.H. Biogeography. 3rd ed. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates Inc., 2006. 846 p.

Luyssaert S., Inglima I., Jung M., Richardson A.D., Reichstein M., Papale D., Piao S. L., Schulze E.D., Wingate L., Matteucci G., Aragao L., Aubinet M., Beer C., Bernhofer C., Black K. G., Bonal D., Bonnefond J.M., Chambers J., Ciais P., Cook B., Davis K.J., Dolman A.J., Gielen B., Goulden M., Grace J., Granier A., Grelle A., Griffis T., Grunwald T., Guidolotti G., Hanson P. J., Harding R., Hollinger D.Y., Hutryra L.R., Kolari P., Kruijt B., Kutsch W., Lagergren F., Laurila T., Law B.E., Le Maire G., Lindroth A., Loustau D., Malhi Y., Mateus J., Migliavacca M., Misson L., Montagnani L., Moncrieff J., Moors E., Munger J.W., Nikinmaa E., Ollinger S.V., Pita G., Rebmann C., Roupsard O., Saigusa N., Sanz M.J., Seufert G., Sierra C., Smith M.L., Tang J., Valentini R., Vesala T., Janssens I.A. CO₂ balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database // *Global Change Biology*. 2007. Vol. 13. P. 2509-2537 (doi: 10.1111/j.1365-2486.2007.01439.x).

Matthaei G.L. C. The effect of temperature on carbon dioxide assimilation // *Annals of Botany*. 1902. Vol. 16. P. 591-593.

Nilsson U., Albrektson A. Productivity of needles and allocation of growth in young Scots pine trees of different competitive status // *Forest Ecology and Management*. 1993. Vol. 62. P. 173-187.

O'Neill R.V., DeAngelis D.L. Comparative productivity and biomass relations of forest ecosystems // *Dynamic properties of forest ecosystems: IBP-23*. Cambridge Univ. Press. 1981. P. 411-448.

Pisek A. Immergrüne Pflanzen // *Handbuch der Pflanzenphysiologie*. Bd. V/2. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer, 1960. S. 415 - 459.

Pisek A., Rehner G. Temperaturminima der Netto-Assimilation von mediterranen und nordisch-alpinen Immergrünen // *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*. 1958. Bd. 71. H. 4. S. 188-193.

Pressler W.R. Das Gesetz der Stammbildung und dessen forstwirtschaftliche Bedeutung insbesondere für den Waldbau höchsten Reinertrags. Leipzig: Arnoldische Buchhandlung, 1865. 153 S.

Printz H. Granenes og furuens fysiologi og geografiske utbredelse // *Nyt Magazin for Naturvidensk.* 1933. Vol. 73. P. 167-219.

Prodan M. Messung der Waldbestände. Frankfurt/M: J.D. Sauerländer, 1951. 260 S.

Rutter A.J. Studies in the growth of young plant of *Pinus sylvestris* L. I. The annual cycle of assimilation and growth // *Annals of Botany.* 1957. Vol. 21. P. 399–425.

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

Schaberg P.G., Wilkinson R.C., Shane J.B., Donnelly J.R., Cali P.F. Winter photosynthesis of red spruce from three Vermont seed sources // *Tree Physiology.* 1995. Vol. 15. P. 345–350.

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.

Tuhkanen S. A circumboreal system of climatic-phytogeographical regions // *Acta Botanica Fennica.* 1984. Vol. 127. P. 1-50.

Usoltsev V.A., Chasovskikh V.P., Noritsina Yu.V. Produzione primaria specifico alberi Spruce-abete dell'Eurasia: elementi di geografia (Specific net primary production of spruce-fir forests of Eurasia: Elements of geography) // *Italian Science Review.* 2014. No. 11(20). P. 145-149 (итал.) (<http://www.ias-journal.org/archive/2014/november/Usoltsev.pdf>).

Usoltsev V.A., Chasovskikh V.P., Gavrilin D.S., Subbotin K.S. Foreste di produzione specifica primario larice dell'Eurasia: elementi di geografia (Удельная первичная продукция лиственных насаждений Евразии: элементы географии) // *Italian Science Review.* 2015. No. 6(27). P. 33-37 (итал.). (<http://www.ias-journal.org/archive/2015/june/Usoltsev.pdf>).

Usoltsev V.A. Some methodological and conceptual uncertainties in estimating the income component of the forest carbon cycle // *Russian Journal of Ecology.* 2007. Vol. 38. No. 1. P. 1-10 (DOI: 10.1134/S1067413607010018).

Usoltsev V.A. Forest biomass and primary production database for Eurasia. CD-version. The second ed., enlarged and re-harmonized. Yekaterinburg: Ural State Forest Engineering University, 2013. (<http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3059>).

Wenk G. Eine neue Wachstumsgleichung und ihr praktischer Nutzen zur Herleitung von Volumenzuwachsprözenten // *Archiv für Forstwesen.* 1969. Bd. 18. S. 1085-1094.

Wenk G. Ertragskundliche Grundlagen der Bestandesbehandlung. DDR; Tharandt: Bereich Forsteinrichtung und forstliche Ertragskunde, 1973a. 237 s.

Wenk G. Mathematische Formulierung von Wachstumsprozessen // *Biom. Zeitschrift.* 1973b. Bd. 15. S. 345-362.

Wenk G., Antanaitis V., Šmelko Š. Waldertragslehre. Berlin: Deutscher Landwirtschaftsverlag, 1990. 448 S.

Wieser G. Carbon dioxide gas exchange of cembra pine (*Pinus cembra*) at the alpine timberline during winter // *Tree Physiology.* 1997. Vol. 17. P. 473-477.

Zacharowa T.M. Über den Gasstoffwechsel der Nadelholzpflanzen im Winter // *Planta* (Berl.). 1929. Bd. 8 (1/2). S. 68–83.

Zeller O. Über Assimilation und Atmung der Pflanzen im Winter bei tiefen Temperaturen // *Planta* (Berlin). 1951. Bd. 39. S. 500-526.

Работа выполнена в рамках Госзадания Ботанического сада УрО РАН.

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