В. А. УСОЛЬЦЕВ
В.П. ЧАСОВСКИХ
И.С. ЦЕПОРДЕЙ

ФИТОМАССА ЛЕСОВ ЕВРАЗИИ: ИССЛЕДОВАНИЕ СИСТЕМНЫХ СВЯЗЕЙ СРЕДСТВАМИ ИНФОРМАЦИОННЫХ ТЕХНОЛОГИЙ

Caring for the Forest:
Research in a Changing World

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ЛЕСОВ ЕВРАЗИИ

BIOLOGICAL PRODUCTIVITY OF EURASIA’S FORESTS

MINISTRY OF SCIENCE AND HIGHER EDUCATION OF THE RUSSIAN FEDERATION
URAL STATE FOREST ENGINEERING UNIVERSITY
*
RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES, URAL BRANCH
BOTANICAL GARDEN

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

BIOMASS OF EURASIA'S FORESTS: A STUDY OF A SYSTEM OF REGULARITIES BY MEANS OF INFORMATION TECHNOLOGIES

YEKATERINBURG 2018

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФГБОУ ВО «УРАЛЬСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ЛЕСОТЕХНИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ»
*
РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК, УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
БОТАНИЧЕСКИЙ САД

В. А. Усольцев, В.П. Часовских, И.С. Цепордей

ФИТОМАССА ЛЕСОВ ЕВРАЗИИ: ИССЛЕДОВАНИЕ СИСТЕМНЫХ СВЯЗЕЙ СРЕДСТВАМИ ИНФОРМАЦИОННЫХ ТЕХНОЛОГИЙ

Монография

ЕКАТЕРИНБУРГ 2018

УДК 630*52:630*174.754+303.732
У 76

Рецензенты:
доктор сельскохозяйственных наук профессор В.А. Азаренок;
доктор биологических наук профессор Колтунов Е.В.;
доктор технических наук профессор Лабунец В.Г.

Усольцев В.А., Часовских В.П., Цепордей И.С.
У 76 Фитомасса лесов Евразии: исследование системных связей средствами информационных технологий: монография / В.А. Усольцев, В.П. Часовских, И.С.Цепордей. - Екатеринбург: Урал. гос. лесотехн. ун-т, 2018. 133 с. -1 электрон. опт. диск (CD-ROM). Мин. Системные требования: IBM IntelCeleron; Microsoft Windows XP SP3; Видеосистема Intel HD Graphics; дисководб мышь. – Загл. с экрана.

ISBN 978—5—60413—520—4

Предпринята попытка описать средствами информационных технологий климатически обусловленные тренды показателей фитомассы лесов Евразии. На статистически значимом уровне выведены климатически обусловленные тренды фитомассы в пределах Евразии отдельно по каждому из древесных родов, максимально представленных на её территории как в широтном, так и в долготном направлениях. Использована сформированная авторами база фактических данных фитомассы в количестве 8033 определений на лесных пробных площадях (Usoltsev, 2013). Модели и алгоритмы монографии образуют основу компьютерной информационной системы для принятия решений в лесном секторе экономики, существенно повышающих эффективность менеджмента хозяйствующих субъектов.

Для специалистов в области разработки и управления лесным кадастром, разработки систем лесного мониторинга и экологических программ разного уровня, для аспирантов и студентов направлений подготовки 09.06.01, 15.04.02, 35.04.02, 35.06.02, 35.06.04, 38.04.02, 38.06.01.

Печатается по решению учёного совета Института экономики и управления Уральского государственного лесотехнического университета от 01.02.2018 г., протокол № 5.

На обложке: Крым. Горы Судака (http://secretslife.ru/images/strany/krym/novyy-svet/novyj-svet-3.jpg).

ISBN 978-5-6041352-0-4

9 785604 135204

УДК 630*52:630*174.754+303.732

ВВЕДЕНИЕ

В конце XIX в. В.В. Докучаевым (1899) были впервые показаны взаимосвязи живых организмов с окружающей средой в различных природных зонах. В развитие этой концепции В.И. Вернадский (1967) в своем учении о биосфере, касаясь проблемы солнечно-биосферных взаимодействий, писал: «В лике Земли выявляется поверхность нашей планеты, ее биосфера, ее наружная область, отграничивающая ее от космической среды. …Он собирает всюду из небесных пространств бесконечное число различных излучений, из которых видные нам световые являются ничтожной частью. …Изучение отражения на земных процессах солнечных излучений уже достаточно для получения первого, но точного и глубокого представления о биосфере как о земном и космическом механизме» (С. 225, 232). Фундаментальное учение В.И. Вернадского о планетарной роли живого вещества и его эволюции в связи с космической организованностью биосферы дало импульс развитию в России нового научного направления – гелиобиологии, основоположник которого А.Л. Чижевский (1976) писал: «Как солнечные излучения, так и космические, являются главнейшими источниками энергии, оживляющей поверхностные слои земного шара» (с. 29).

На климатическом саммите ООН в Париже в декабре 2015 года 196 стран приняли на себя обязательства сократить выбросы углекислого газа и не допустить повышения среднегодовой температуры более чем на 2 градуса к концу века. Лесным экосистемам, как поглотителям атмосферного углерода, отводится в названной перспективе важная роль. Способность лесов изымать из атмосферы углерод и продуцировать органическое вещество является основой их функционирования (Дылис, 1978). В настоящее время в мире активно совершенствуются технологии оценки углерододепонирующей функции лесного покрова, при этом наиболее остро стоит проблема нехватки эмпирической информации о биологической продуктивности лесных фитоценозов (насаждений), полученной на пробных площадях (ключевых участках). Экспериментальные данные о биологической продуктивности лесов имеют первоочередное значение для оценки их роли в глобальных биосферных циклах. А.И. Уткин (2003) рассматривает изучение биологической продуктивности экосистем как основополагающее экологическое направление прошлого столетия и как предтечу и составную часть современного научного направления – углеродный цикл биосферы.

Первый российский эколог Н.В. Тимофеев-Ресовский (1968), рассматривая способы повышения продуктивности биосферы, подчеркивал, что для начала «нужно точно инвентаризовать наше живое окружение» (С. 12). Любой исследователь, пытающийся «инвентаризовать» лесные экосистемы в том или ином аспекте, прежде всего, сталкивается с чрезвычайно высокой сложностью их структуры: наличие многоярусности полога, дифференциация листвы по его профилю, хаотичность архитектоники кроны и соотношения древесины и коры в ней, неуловимая мозаика нижних ярусов. Тем не менее, Р. Уиттекер и П. Маркс (Whittaker, Marks, 1975) исследователям биологической продуктивности лесов предлагают руководствоваться следующим исходным тезисом: «Очевидная сложность, по степени которой лес не имеет себе равных среди растительных сообществ, представляет собой не непреодолимое препятствие, а благоприятную возможность производить в нем измерения таким образом, чтобы получить сведения о его функциональном дизайне, а также оценку его биологической продуктивности, наиболее точную по сравнению с любым иным способом» (с. 58).

В 1960-х гг. в результате реализации Международной биологической программы (МБП) был осуществлен настоящий прорыв в этом направлении, и по многим лесорастительным биомам была впервые получена ранее отсутствовавшая информация. В настоящее время биологическая продуктивность лесов рассматривается как их основная характеристика, определяющая ход процессов в лесных экосистемах и используемая в целях оценки углерододепонирующей емкости лесов, экологического мониторинга, устойчивого ведения лесного хозяйства, моделирования продуктивности лесов с учетом глобальных изменений, изучения структуры и биоразнообразия лесного покрова (Fowler et al., 2002). Исследования биопродуктивности лесных экосистем являются и будут важнейшими до тех пор, пока требуются решения по таким проблемам, как глобальные изменения, устойчивое развитие и сохранение биоразнообразия (Jiang et al., 1999).

Для мирового научного сообщества изучение структуры и климатической обусловленности фитомассы лесов является одним из наиболее приоритетных направлений. Реализации подобной задачи на примере насаждений основных лесообразующих пород, произрастающих на евразийском материке, посвящено настоящее исследование. В основу исследования положен системный подход в виде его простейшей реализации – метода многофакторных регрессионных уравнений. В некоторых главах они представлены в виде рекурсивной системы, согласно которой независимые переменные предыдущего выступают в роли зависимых переменных в последующих уравнениях.

Информация об авторах: **Усольцев Владимир Андреевич** – профессор, доктор сельскохозяйственных наук, профессор кафедры менеджмента и управления качеством Института экономики и управления УГЛТУ, главный научный сотрудник Ботанического сада Уральского отделения РАН;

Часовских Виктор Петрович – профессор, доктор технических наук, заведующий кафедрой менеджмента и управления качеством, директор Института экономики и управления УГЛТУ;

Цепордей Иван Степанович – аспирант Ботанического сада Уральского отделения РАН.

ГЛАВА 1. БАЗА ДАННЫХ О БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ ЛЕСОВ ЕВРАЗИИ

Закладывая пробные площади, исследователи выбирают достаточно репрезентативные типы леса и местоположения, так называемые ключевые участки (Сныткин, 1971; Поздняков, 1975; Москалюк, 1980; Митрофанов, 1984). В Болгарии достаточно репрезентативные ключевые участки леса, предназначенные для закладки пробных площадей с целью исследования их биопродуктивности, называют представительными насаждениями (Маринов и др., 1983; Нинов, 1986). Усредненные по регионам показатели биопродуктивности в таком случае являются характеристиками некоторых «фоновых» групп типов леса.

В программных материалах МБП наряду с подбором ключевых участков рекомендовалась закладка их серий, представляющих естественные ряды возрастного развития (Программа…, 1974). Поскольку это вызывает резкое возрастание объема работ, рекомендовался подбор по меньшей мере сформировавшихся фитоценозов, находящихся в возрасте их количественной спелости по фитомассе (Программа-минимум…, 1967).

Методы определения биологической продуктивности насаждений варьируют существенно. Одни из них довольно точны, но неприемлемо трудоемки, другие, напротив, легко реализуемы, но не обеспечивают необходимой точности. Сегодня лесная экология испытывает особый дефицит данных о фитомассе корней древостоя, особенно тонких, определяющих наряду с листовым аппаратом его продукционный потенциал. Вследствие чрезвычайно высокой трудоемкости получения таких данных в реальных условиях исследуют главным образом надземную фитомассу, а подземную определяют либо косвенно, либо «своим лучшим» методом, и таких методов накопилось уже достаточно много. Обзор и элементы синтеза современных методов определения биологической продуктивности насаждений на пробных площадях были представлены в специальной монографии ранее (Усольцев, 2007).

Базы данных о фитомассе и ЧПП фитомассы лесов дают уникальные возможности для анализа географии продуктивности лесных экосистем (Luo et al., 2014). После завершения работ по Международной биологической программе (МБП) было опубликовано несколько сводок по биологической продуктивности лесных насаждений, из них две были выполнены на глобальном уровне, являются наиболее полными и включают в себя около 1200 определений (DeAngelis et al., 1981; Cannell, 1982). Дополнительно были созданы базы данных о фитомассе корней (Cairns et al., 1997; Schenk, Jackson, 2002) и их ЧПП (Gill, Jackson, 2000), о детритах (Vogt et al., 1986), о глубине занимаемого корнями почвенного профиля (Schenk, Jackson, 2003).

Во всех перечисленных сводках и базах данных представлена лишь незначительная часть опубликованных на русском языке материалов по фитомассе лесных экосистем России и бывшего СССР. База данных Н.И. Базилевич (1993) включает в себя 2500 определений, выполненных в наземных экосистемах (не только лесных), но не сопровождается необходимой таксационной характеристикой древостоев. Компьютерная база данных о фитомассе лесных экосистем России и бывшего СССР (535 пробных площадей) сформирована в Институте лесоведения РАН (Замолодчиков и др., 2003), но находится лишь в личном пользовании их составителей.

В 2001-2003 гг. была опубликована трилогия под общим названием “Фитомасса лесов Северной Евразии”, включающая в себя базу данных из 5085 определений фракционного состава фитомассы насаждений (т/га) на территории от Великобритании до Японии (50 экорегионов), а также некоторые приложения, разработанные на ее основе (Усольцев, 2001, 2002*б*, 2003). Позднее она была дополнена (Усольцев, 2007, 2010) и в окончательном виде опубликована в электронном варианте на английском языке (Usoltsev, 2013). В нее вошли данные как о фитомассе (более 8 тыс. пробных площадей), так и о ЧПП и фитомассе (около 2600 пробных площадей). Этот последний вариант базы данных использован в настоящем исследовании структуры фитомассы лесов Евразии в трансконтинентальных климатических градиентах.

В базу данных включены показатели фитомассы не только собственно древостоя, но и нижнего яруса как совокупности подлеска, подроста и напочвенного покрова. Наличие или отсутствие каждой из перечисленных составляющих нижнего яруса определяется многими факторами, которые в базе данных учесть не представляется возможным. Кроме того, не все исследователи ставили целью учесть все составляющие нижнего яруса, тем более с разделением их фитомассы на надземную и подземную. Последняя часто игнорировалась или включалась в фитомассу корней древостоя. Поэтому в базу данных введен один показатель, объединяющий фитомассу подлеска, подроста и напочвенного покрова.

Ранее (Усольцев, 2007; Usoltsev, 2007) были проанализированы методические неопределенности, связанные с формированием базы данных о биопродуктивности насаждений, которые снижают надежность результатов при ее использовании. Тем не менее, для основных древесных пород Евразии нами собрана наиболее представленная на сегодня база данных.

Для древесных пород (родов), характеризующихся широкими адаптационными возможностями и произрастающих как в благоприятных, так и в жёстких климатических условиях: двухвойные сосны (подрод *Pinus* L.), лиственницы (*Larix* Mill.), кедры (пятихвойный подрод Haploxylon (Koehne) Pilg.), ели (*Picea* A.Dietr.), пихты (*Abies* Mill.), берёзы (*Betula* L.), осина и тополи (*Populus* L.) и дубы (*Quercus* L.)), появляется возможность получить статистически значимые трансконтинентальные закономерности изменения их фитомассы по основным климатическим градиентам.

ГЛАВА 2. ТРАНСКОНТИНЕНТАЛЬНЫЕ КЛИМАТИЧЕСКИЕ ГРАДИЕНТЫ ФИТОМАССЫ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД ЕВРАЗИИ

2.1. Общие замечания

Известно, что структура и функционирование лесного покрова полностью определяются условиями внешней среды. Г.Ф. Морозов (1931) писал: “Все стороны жизни леса как сложного организма, как социального целого – и степень энергии борьбы за существование, и степень изменения обстановки под пологом, и соотношение между породами, и характер живого и мертвого почвенного покрова, рост, плодоношение и возобновление леса… - все это находится под железной властью окружающих местных или, лучше сказать, географических условий среды” (С. 88-89).

Применительно к лесному покрову его потенциальная продуктивность может быть оценена по совокупности произвольно выбранных климатических факторов, находящихся в априорно установленных соотношениях (Усольцев, 2003). Под *потенциальной продуктивностью* лесных экосистем А.И. Уткин (1975) понимает “возможные размеры продуцирования органического вещества в зависимости от гидротермических условий климата отдельных регионов” (С. 23). В разных экорегионах уровень потенциальной продуктивности определяется специфическими вкладами солнечной радиации, температуры, влажности и других факторов.

Совершенно новый, глобальный подход к изучению растительного мира как единого целого в масштабах всей планеты первым применил на практике погибший в сталинских застенках русский учёный Николай Иванович Вавилов (1887-1943). «Великим сеятелем» назвал его писатель-публицист Г. Голубев. В 1926—1927 годах он совершил экспедицию по странам Средиземноморья. Исследовательские работы им были проведены в Алжире, Тунисе, Марокко, Ливане, Сирии, Палестине, Трансиордании, Греции, Италии, Сицилии, Сардинии, Крите, Кипре, южной части Франции, Испании, Португалии, затем во Французском Сомали, Абиссинии и Эритрее. На обратном пути Н.И. Вавилов ознакомился с земледелием в горных районах Вюртемберга (Германия). Караванные и пешие маршруты в этой экспедиции составили около 2 тысяч километров. Семенной материал, собранный Н.И. Вавиловым, исчисляется тысячами образцов (Витковский, Чувашина, 1987). Н.И. Вавилов является автором закона гомологических рядов в наследственной изменчивости, им впервые были выявлены центры происхождения культурных растений (рис. 2.1). Сегодня вклад Н.И. Вавилова в биологическую науку расценивают наряду с вкладом Ч. Дарвина, Г. Менделя, К. Линнея, А. Декандоля.

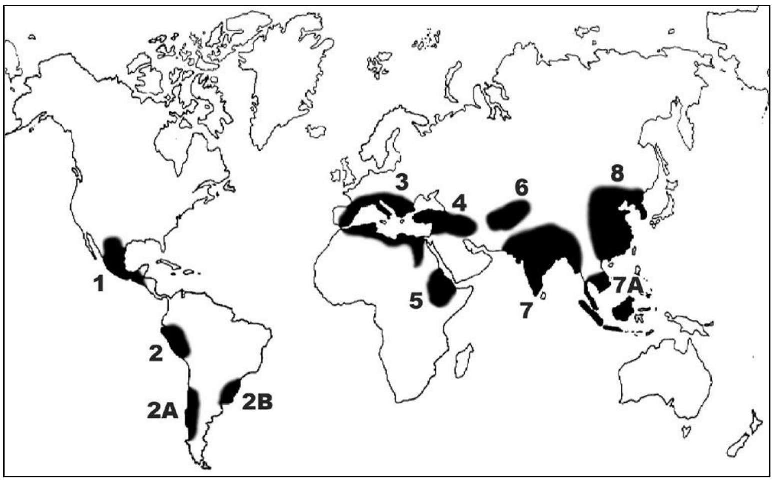


Рис. 2.1. Центры происхождения культурных растений: 1. Центральноамериканский, 2. Южноамериканский, 3. Средиземноморский, 4. Переднеазиатский, 5. Абиссинский, 6. Среднеазиатский, 7. Индостанский, 7А. Юговосточноазиатский, 8. Восточноазиатский (Harlan, 1995).

Согласно представлениям А.Н. Тюрюканова и В.М. Федорова (1996), не только климат, но и почва является одним из определяющих факторов энергообеспечения растительного покрова. После В.В. Докучаева сопряженное влияние климата и почвы на зональность растительного покрова суши было детально проанализировано и раскрыто Г. Люндегордом (1937). В.Р. Волобуев (1945, 1947) вводит понятия *почвенно-климатических* и *фитоклиматических ареалов* суши и показывает их сопряженность в координатах термо- и гидрорядов (рис. 2.2). Фитоклиматическую систему он основывает на предложении академика В.Л. Комарова. Обобщив обширные материалы, В.Л. Комаров (1921) разработал 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.

Формирование климата в значительной мере связано с характером и интенсивностью теплового взаимодействия материков и океанов и соответствующей трансформацией воздушных масс над поверхностями моря и суши с их различным термическим режимом. Эти отличия обусловливают взаимодействие воздушных потоков, вследствие чего формируются климаты с разной степенью континентальности, переходные между морским и континентальным (Полозова, 1954).

Сказанное можно проиллюстрировать картой распределения годичного прироста древесного запаса (м^3/га) сосны обыкновенной на территории Европы (рис. 2.3), составленной на основе климатического индекса С. Патерсона (Paterson, 1956). Видно, что по 25-му меридиану прирост в направлении с севера на юг возрастает с 0-3 до 3-6, а по 50-й параллели в направлении от атлантического побережья вглубь материка снижается последовательно с 6-9 до 0-3 м^3/га. П. Инесон с соавторами (Ineson et al., 1984) дают следующий комментарий данной картине: «Годичный прирост стволового запаса сосняков косвенно связан с географической широтой, но этот градиент модифицируется влиянием морского климата на продуктивность лесов прибрежных территорий» (с. 315).

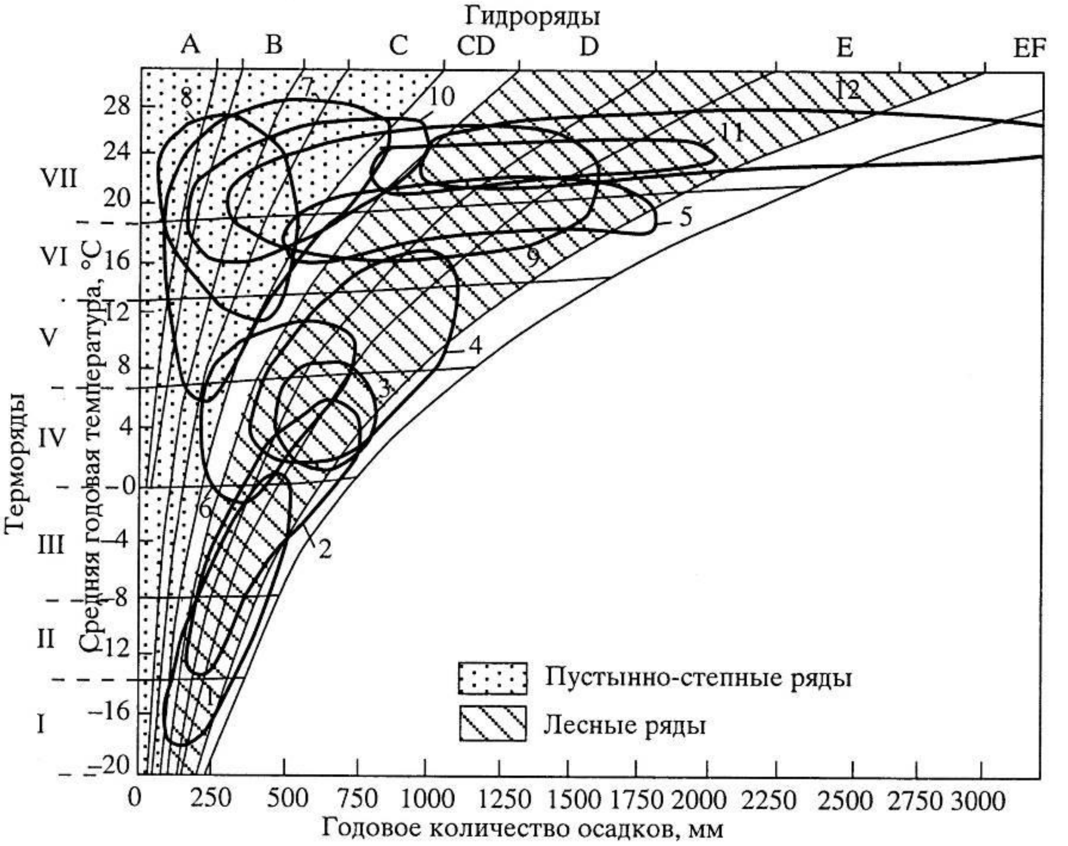


Рис. 2.2. Схема распределения почвенно-климатических и фитоклиматических ареалов суши в координатах термо- и гидрорядов (Волобуев, 1947).

Гидроряды (и соответствующие им почвенные гидротипы): *А* – экстрааридный (пустынный); *В* – аридный (сероземный); *С* – семиаридный (каштановый); *D* - семигумидный (черноземный); *Е* – гумидный (подзолистый); *F*- пергумидный (глеевоподзолистый).

Терморяды: *I* - арктический, *II* - субарктический, *III* - умеренно холодный, *IV* - умеренный, *V* - умеренно теплый, *VI* - субтропический, *VII*- тропический.

1 – тундры; *2* – хвойные леса; *3* – смешанные хвойно-широколиственные леса; *4* – лиственные леса, сбрасывающие листву на зиму; *5* – вечнозеленые леса тропиков и субтропиков; *6* – степи, прерии и пампасы; *7* – полупустыни; *8* – пустыни; *9* – саванны; *10* – тропические редколесья и кустарники; *11* – тропические леса, сбрасывающие листву на сухое время года; *12* – гилеи.

Л.Р. Холдриджем (Holdridge, 1947, 1967) все наземные растительные формации планеты подразделены на 116 «зон жизни» и представлены в виде треугольной схемы (рис. 2.4) с тремя входами: среднегодовая температура (биотемпература), годовые осадки и эвапотранспирация, определяемая как сумма осадков за вычетом стока и фильтрации или как суммарная величина эвапорации (испарения) и транспирации. По мнению автора, температура и атмосферные осадки играют ключевую роль в функционировании растительности, хотя в пределах каждой климатической зоны могут оказывать воздействие на растения и другие факторы среды (тип почвы, экспозиция).

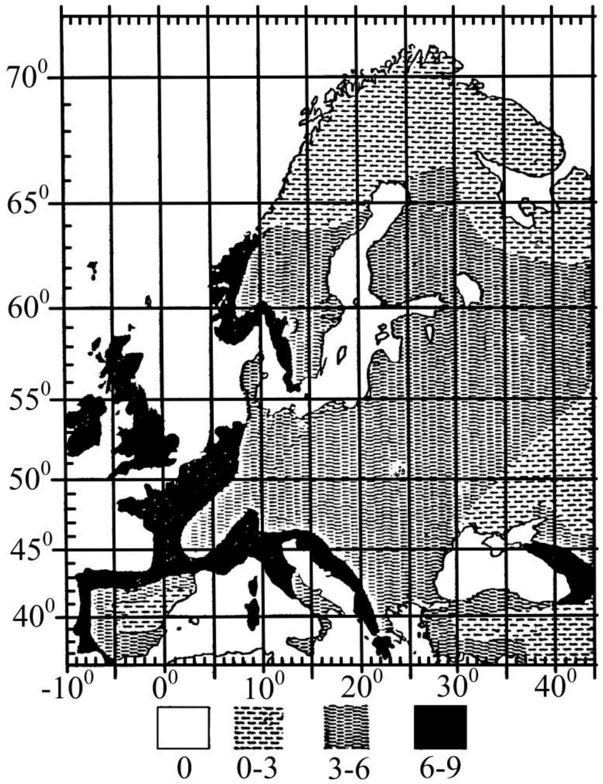


Рис. 2.3. Карта распределения потенциального годичного прироста древесного запаса ($м^3$/га) на территории Европы, составленная на основе климатического индекса С. Патерсона (Paterson, 1956; Ineson et al., 1984). Номер меридиана с знаком (-) означает западную долготу. Цифрами в экспликации обозначен годичный прирост запаса, $м^3$/га.

Границы между зонами влажности определяются критическими отношениями количества осадков и потенциальной эвапотранспирации, а последняя зависит от температуры. Поэтому зоны влажности связывают температуру и количество осадков с потребностями растений в влаге: в тундре при годовом количестве осадков 25 см и средней температуре около нуля количество доступной растениям влаги соответствует той, что имеется во влажном тропическом лесу с годовым количеством осадков 400 см и средней температурой +27^0 С. В графической модели Л.Р. Холдриджа различия между растительными формациями определяются относительными (в процентах) различиями их климатических условий. Температура или количество осадков в каждой зоне либо вдвое больше, либо вдвое меньше, чем в соседней зоне.

Поэтому разница осадков в 25 см для аридных территорий эквивалентна разнице в 250 см для гумидных тропиков. Температурную шкалу Л.Р. Холдридж обосновывает тем, что биологическая активность прекращается при температуре ниже нулевой. Поэтому при расчете среднегодовой температуры зимние минусовые температуры приняты равными нулю. Поскольку малые повышения температуры оказывают на биосистемы более сильное воздействие в диапазоне низких, а не высоких температур, температурные границы «зон жизни» определены на уровнях 1,5; 3; 6; 12 и 24^{0}С с таким расчетом, чтобы в каждой зоне температура была вдвое выше предыдущей. Это согласуется с явлением повышения скорости испарения и биологической активности в связи с повышением температуры.

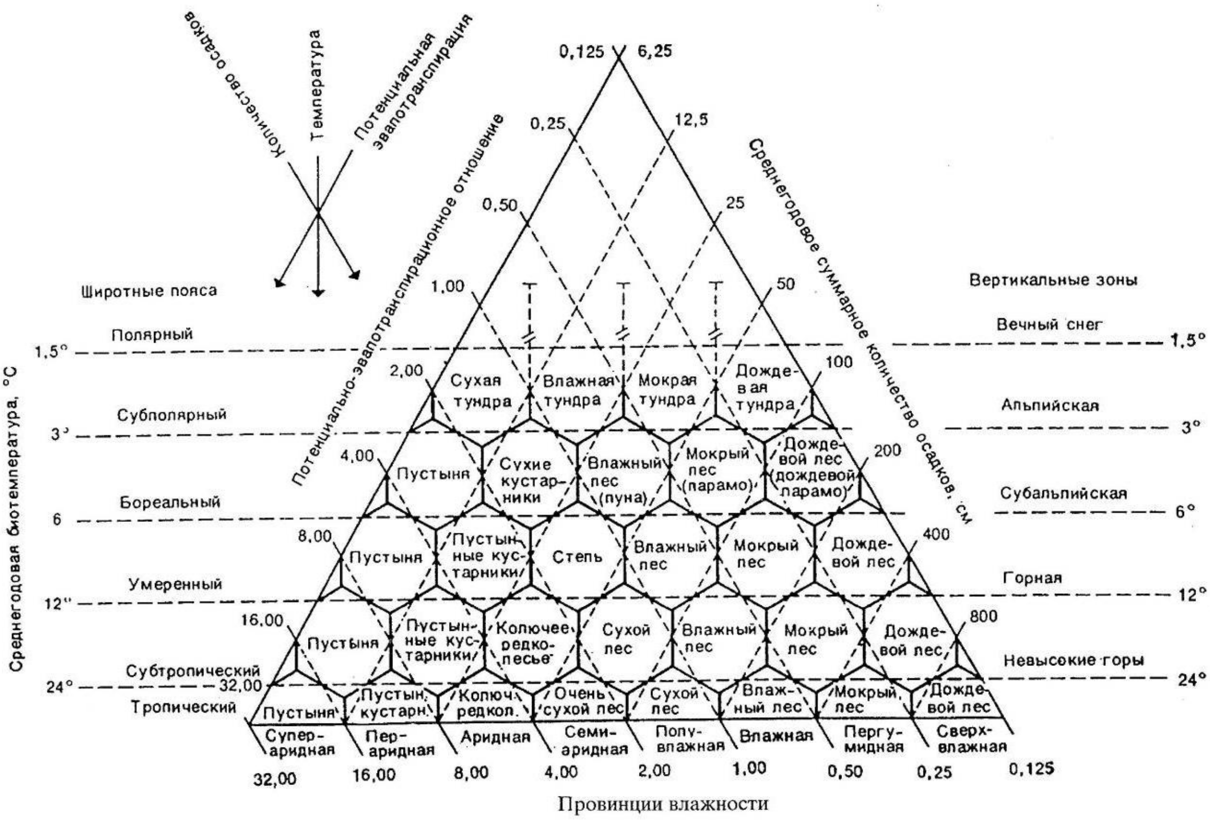


Рис. 2.4. Схема классификации растительных формаций земного шара (Holdridge, 1967). Среднегодовая биотемпература вычисляется по среднемесячным температурам, из которых значения ниже точки замерзания принимаются за 0^0С. Потенциально-эвапотранспирационное отношение (отношение потенциальной эвапотранспирации к количеству осадков) возрастает от влажных областей к засушливым.

По поводу схемы Л.Р. Холдриджа есть мнение Р. Риклефса (1979), согласно которому, несмотря на ее ориентировочный характер и игнорирование некоторых существенных факторов, «есть все основания полагать, что климатические системы классификации жизненных зон выявляют всестороннее влияние температуры и влажности на растительные формации» (С. 83). Кроме того, схема отличается формальной корректностью, простотой и логикой оформления.

Основная неопределенность при оценке влияния различных факторов на уровень потенциальной продуктивности растительного покрова состоит в том, что в природе факторы всегда действуют не порознь, а совместно и одновременно с другими. Поэтому влияние одних факторов часто маскируется действием других – явление так называемой мультиколлинеарности (Rübel, 1935; Ярошенко, 1950). Хотя потенциальная продуктивность фитоценозов определяется в первую очередь климатическими факторами, но косвенно учитываются и эдафические, даже если они не входят в модель, поскольку почва является функцией нескольких почвообразователей, в том числе и климата (Карпачевский, 1981).

Первые попытки связать продуктивность лесных насаждений с климатическими факторами (Weck, 1954, 1955, 1960, 1970; Paterson, 1956, 1962) были выполнены на глобальном уровне. И. Век и С. Патерсон скоррелировали фактическую продуктивность лесов с климатическим индексом, представляющим собой интегральный показатель, в который в мультипликативной форме включены несколько климатических факторов.

Известны несколько формул интегральных (комплексных) климатических индексов. В частности, формула И. Века (Weck, 1955):

$$i = [P\ n\ /\ (T+10)92][(z-60)/100], \tag{2.1}$$

где P – осадки мая-июля, мм; T – средняя температура воздуха в мае-июле, ^{0}С; n – число дней с осадками $\leq 0{,}1$ мм в мае-июле; z – число дней в году с положительными средними температурами; 60 – минимальное число дней с положительными температурами, необходимое для роста деревьев.

Индекс С. Патерсона (Paterson, 1956, 1962) определяется формулой:

$$CVP = (T_{\mathrm{v}}\, P\ G\ E)/(12\ T_{\mathrm{a}})100, \tag{2.2}$$

где T_{v} - средняя температура самого теплого месяца, ^{0}С; T_{a} – амплитуда температур самого теплого и самого холодного месяцев, ^{0}С; P – годовое количество осадков, мм; G – продолжительность периода с температурами $\geq 7^0$С, мес.; E – коэффициент эвапотранспирации.

Известен также индекс Ж. Пардé (Pardé, 1961):

$$i = \Delta T\ S\ P\ (G\text{-}2)\ /\ (T_{\mathrm{v}}\text{-}10), \tag{2.3}$$

где ΔT – максимальная амплитуда суточных температур в течение вегетационного периода, ^{0}С; S – средняя продолжительность дня в период вегетации, ч.; P – годовое количество осадков, мм; G – продолжительность вегетационного периода, мес.; T_{v} – средняя температура самого теплого месяца в десятках ^{0}С.

Климатические факторы, включенные в интегральный индекс, делятся на две группы: те, что увеличивают продуктивность лесного покрова, включаются в числитель, а те, что снижают ее – в знаменатель. Солнечная радиация не вошла в формулы интегрального климатического индекса по причине связи ее с температурой и эвапотранспирацией.

Климатический индекс И. Века (Weck, 1954, 1955) представляет собой отношение летних осадков к средней летней температуре воздуха, скорректированное на число дней с минимальными осадками в летние месяцы и на число дней с положительными температурами. В качестве показателя продуктивности И. Век взял средний годичный прирост стволовой древесины лесообразующих пород по 29 регионам Германии, выраженный в тоннах абсолютно сухого вещества на 1 га. Для расчета потенциальной продуктивности насаждений по отдельным регионам Германии И. Веком использована связь климатического индекса с приростом древесины, характеризуемая коэффициентом корреляции 0,743.

С.С. Патерсон установил диапазон индексов в пределах от 25 на севере лесной зоны до 30 000 для тропиков. Среднегодовая продуктивность по стволовой древесине скоррелирована С.С. Патерсоном с логарифмом климатического индекса и описана линейной регрессией (рис. 2.5), согласно которой бореальный лес продуцирует до 3, а тропический дождевой лес - более 15 м^3/га в год древесины.

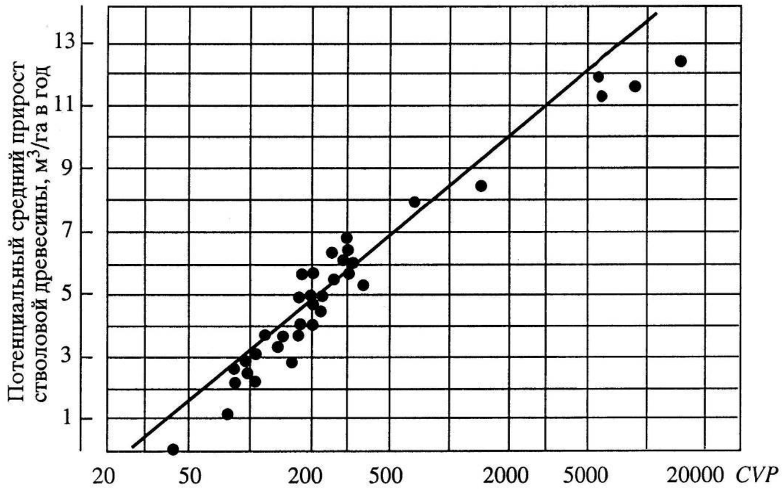


Рис. 2.5. Глобальная зависимость потенциального среднего прироста стволовой древесины от климатического индекса CVP (Paterson, 1956).

В упомянутых первых попытках комплекс климатических показателей объединён в одном интегрированном индексе в предположении, что вклады всех факторов одинаковые. Действительно, если перевести мультипликативную форму выражений климатического индекса в аддитивную путем логарифмирования, то получаем константы при всех переменных, равные 1. Фактически все обстоит гораздо сложнее (Усольцев, 2003), и формула климатического индекса стала «давать сбои» при ее использовании в различных регионах. Например, согласно карте потенциальной продуктивности С. Патерсона (Paterson, 1956) почти вся территория России характеризуется продуктивностью 0-3 м^3/га (рис. 2.6).

Под моделированием потенциальной продуктивности лесного покрова понимается установление адекватной зависимости показателя продуктивности от одной или нескольких ортогональных (или условно ортогональных) территориально «привязанных» климатических переменных с учетом обоснованного вклада каждой из них в оценку искомого показателя. Факторы, входящие в формулу климатического индекса, должны быть, во-первых, ортогональными (не взаимосвязанными) и, во-вторых, связь каждого из них с продуктивностью должна быть биологически и экологически обоснована (Усольцев, 2003).

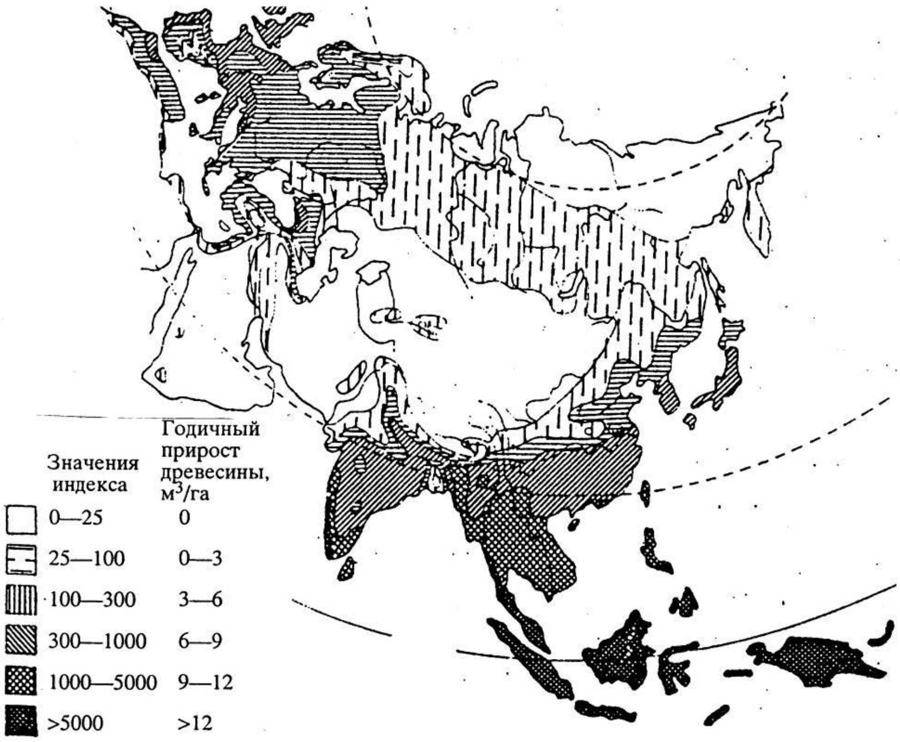


Рис. 2.6. Карта-схема потенциальной продуктивности лесов Евразии, рассчитанной по климатическому индексу С. Патерсона (Paterson, 1956).

Приведённые результаты исследований продуктивности лесного покрова в связи с климатическими показателями в виде карт-схем применимы к совокупностям насаждений, обезличенным по породному составу и морфоструктуре. Когда же при составлении карт-схем территориального распределения фитомассы и ЧПП стали привлекаться данные Государственного учёта лесного фонда (ГУЛФ), т.е. стали учитываться породный состав и основные массообразующие характеристики древостоев, то обнаружились существенные смещения, как со знаком «+», так и со знаком «-».

Например, фитомасса на 1 га на карте-схеме Н.И. Базилевич и Л.Е. Родина (1967) оказалась завышенной по отношению к тому же показателю на карте-схеме В.А. Усольцева (2007) для подзон северной, южной и средней тайги в среднем в 3 раза, а для Башкирии и Оренбуржья, напротив, занижена соответственно в 6 и 10 раз (Усольцев и др., 2010).

Биологическая продуктивность лесного насаждения определяется несколькими факторами: онтогенетическим, ценотическим, эдафическим и др. Одними лишь климатическими факторами она может определяться только в первом приближении. Например, изменчивость фитомассы насаждений на территории России объясняется двумя климатическими факторами – суммой положительных дневных температур и индексом влажности – на 26% и с учетом породного состава – на 34%, а изменчивость годичного прироста фитомассы – соответственно на 20 и 28% (Krankina et al., 2005).

В период развернутых исследований лесов по Международной Биологической Программе часто имело место локальное сопоставление их биопродуктивности по двум, реже - трем регионам. Например, при исследовании биопродуктивности светлохвойных лесов Якутии констатировалось: «Фитомасса лиственичников и сосняков в общих чертах мало отличается от величины фитомассы хвойных лесов севера лесной зоны» (Поздняков, 1967. С. 37). Такая же неопределенность была характерной для березняков: «При сравнении общего веса надземной части фитомассы березовых древостоев Западного Саяна с близкими по типу леса и возрасту древостоями из европейской части Союза значительной разницы в этих величинах не обнаруживается. Незначительными оказались различия и в массах крон при сравнении исследуемых березняков со смешанными древостоями Латвии и березовыми древостоями Центральной Якутии» (Протопопов, Грибов, 1971. С. 33). При ограниченном материале и недостаточно полном учете экологических фонов и, главное, возрастной и морфологической изменчивости сопоставляемых насаждений установление значимых различий их биопродуктивности в 1960-1970-е гг. было невозможно.

Сегодня известно, что основные изменения растительного покрова происходят как в широтном направлении вследствие изменения интенсивности солнечной радиации (рис. 2.7) (Лавренко и др., 1955; Григорьев, Будыко, 1956; Базилевич, Родин, 1967; Будыко, Ефимова, 1968; Львов, Ипатов, 1973; Загреев, 1978; Тябера, 1988; Габеев, 1990; Palumets, 1991; Усольцев, 1998), так и в меридиональном (от атлантического и тихоокеанского побережий к полюсу континентальности в Якутии) в результате изменения континентальности климата и влагообеспечения (рис. 2.8) (Комаров, 1921; Волобуев,1947; Курнаев, 1973; Назимова,1995; Санников и др., 2012). Однако в изменении продуктивности лесного покрова в меридиональном направлении предложены взаимоисключающие закономерности (Будыко, Ефимова, 1968; Тябера, 1988).

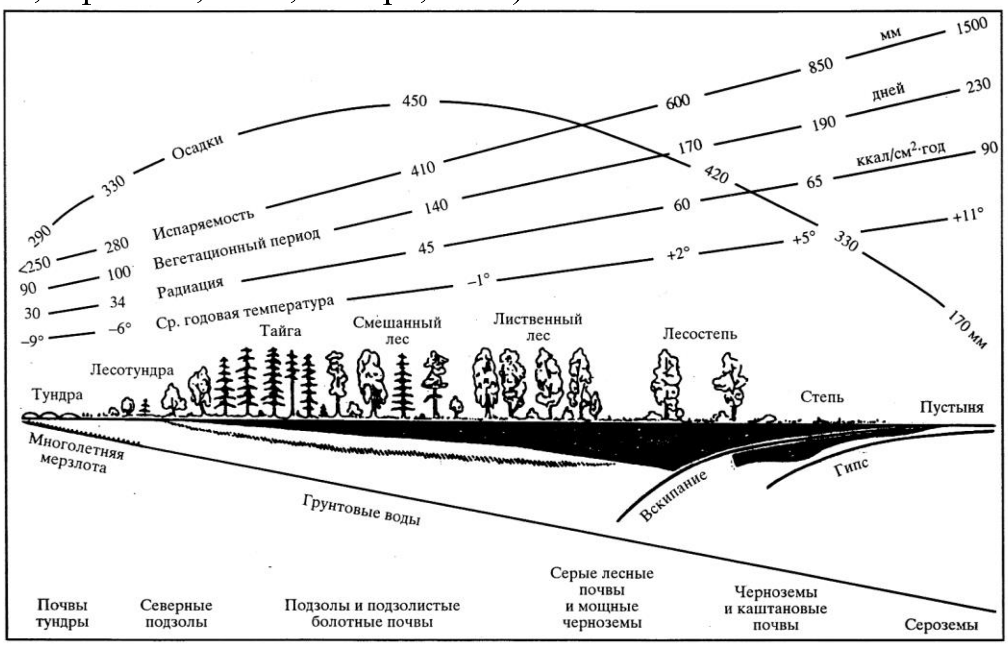


Рис. 2.7. Схема изменения растительности, климата и почв на зональном профиле европейской России (Вальтер, 1975).

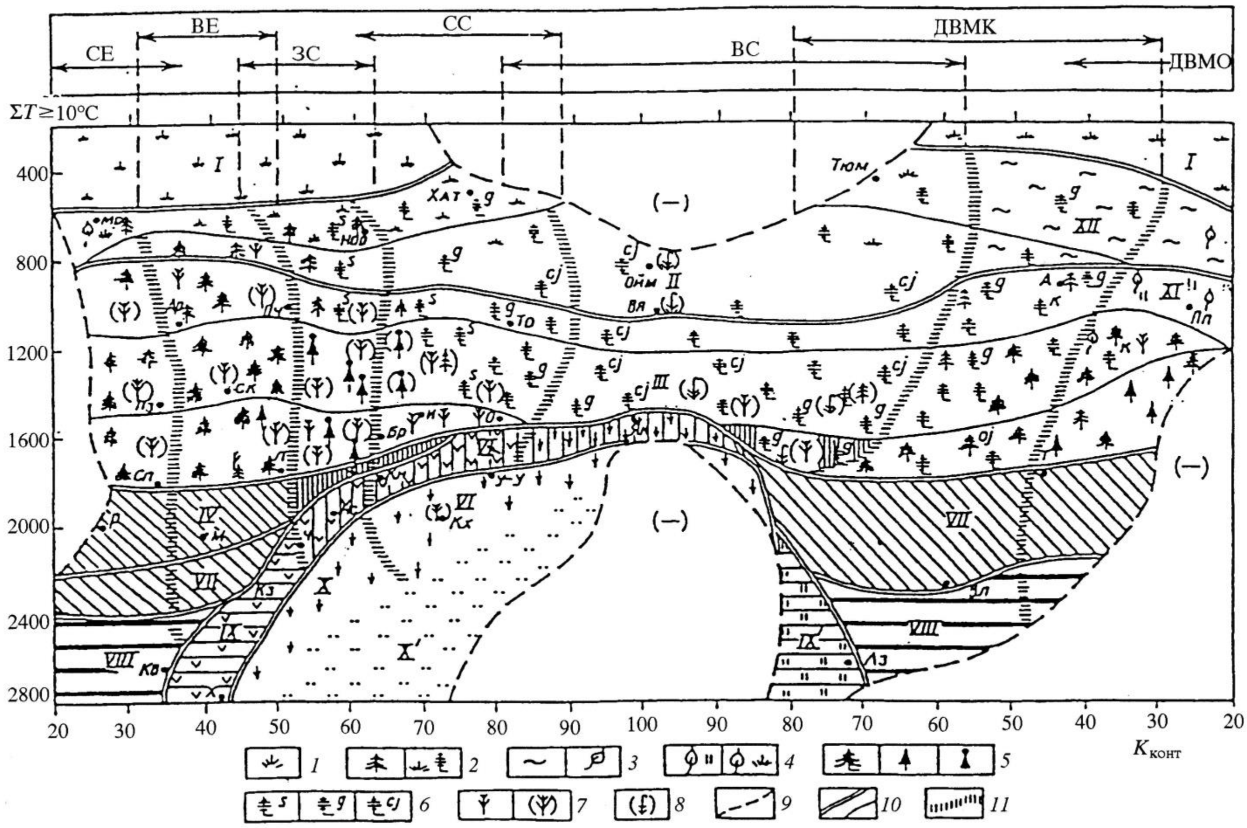


Рис. 2.8. Лесорастительные зоны Северной Евразии на осях континентальности ($К_{конт}$) - теплообеспеченности ($\sum T \geq 10°$) по данным прямой ординации типов лесных массивов и точек метеостанций. *Секторы континентальности:* ***СЕ*** - среднеевропейский умеренный, ***ВЕ*** - восточноевропейский умеренно-континентальный, ***ЗС*** - западносибирский континентальный, ***СС*** – среднесибирский резко континентальный, ***ВС*** - восточносибирский резко и крайне континентальный, ***ДВМК*** — дальневосточный резко континентальный и муссонно-континентальный, ***ДВМО*** – дальневосточный муссонный и муссонно-океанический. *Лесорастительные зоны: I* – тундра, *II* – лесотундра, редколесья, стланики, изолированные острова лесов, *III* – таежные зоны с подзонами северной, средней и южной тайги, *IV*– смешанные хвойно-мелколиственные леса, или подтайга, *V* – лесостепи хвойно-мелколиственные с березой, *VI* – степи умеренно-холодные, *VII* – смешанные широколиственно-хвойные леса с дубом, *VIII* – широколиственные, или неморальные леса, *IX* – лесостепи с дубом, *IX'* – луголесостепи с дубом, *X* – степи умеренно-прохладного климата, *X'* – полупустыни, *XI* – лугово-березовая зона Камчатки, *XII*– зона кедрового стланика.

Основные типы растительности и лесные формации бореальной области (обозначения под рисунком): *1* –тундра, *2* – редколесье (еловое, лиственничное), *3* – стланики, *4* – березовые криволесья с *B. tortuosa* и лугово-березовая формация с *B. ermani, 5* – темнохвойная тайга, *6* – лиственничная тайга и редколесья, 7 – сосновые леса, *8* – интразональные и экстразональные степи.

Границы: 9 – реальных значений климатического пространства, *10* – лесорастительных зон (сдвоенная линия) и подзон (тонкая линия), *11* – секторов (Назимова, 1995).

Первые и наиболее распространённые исследования показателей биологической продуктивности насаждений, полученных на пробных площадях, осуществлялись по зональному градиенту. Е.М. Лавренко с соавторами (1955) была предпринята первая попытка построения профиля продуктивности растительного покрова по природным зонам и подзонам европейской части России. Для доминирующих лесных экосистем северной, средней и южной тайги и широколиственных лесов они приводят значения надземной фитомассы соответственно 90, 130, 220 и 260 т/га и ее годичного прироста – 1,5; 3,0; 5,0 и 5,6 т/га.

Для естественных сосняков брусничных северной, средней и южной тайги, лесостепи и степных боров Западной Сибири В.Н. Габеев (1990) дает значения надземной фитомассы соответственно 65, 164, 240, 202 и 106 т/га. В тех же подзонах вдоль уральского меридиана надземная фитомасса березняков VI класса возраста составляет соответственно 25, 88, 128, 132 и 110 т/га, запасы стволовой древесины - 38, 129, 209, 213 и 174 $м^3$/га, а средняя высота древостоев - соответственно 7, 15, 18, 19 и 17 м с оптимумом в подзонах южной тайги и лесостепи (Усольцев и др., 2001).

Согласно картосхемам биопродуктивности основных типов растительности (Базилевич, Родин, 1967), общая фитомасса лесных экосистем северной, средней и южной тайги и широколиственных лесов составляет соответственно 50-150, 150-300, 300-400 и 400-500 т/га. В.А. Усольцевым (1998) для ельников северной тайги, средней и южной тайги (вместе), зон хвойно-широколиственных и широколиственных лесов установлены предельные показатели общей фитомассы соответственно 249, 382, 571 и 732 т/га, что на 50 – 70% выше соответствующих верхних пределов, даваемых по зональному градиенту Н.И. Базилевич и Л.Е. Родиным (1967).

В совместной работе китайских и японских исследователей показана обратная связь фитомассы 30-летних лиственничников с географической широтой (47, 50, 52 и 62^0, что соответствовало южной, средней, северной частям Большого Хингана и далее - центральной Сибири), согласно которой в диапазоне широт от 47 до 62^0 фитомасса снижается в 3-4 раза (Shi et al., 2010).

Для количественной оценки изменений растительного покрова в широтном направлении имеется несколько способов. Один из них, упомянутый выше, - установление связи фитомассы насаждений непосредственно с географической широтой. Однако при этом игнорируется высотная поясность горных массивов, занимающих значительную территорию материка (рис. 2.9), что, по-видимому, является одной из причин 20-30%-ного остаточного информационного «шума» при составлении упомянутых выше карт-схем фитомассы насаждений Северной Евразии (Усольцев, 2003, 2007).

Изменение структуры и количества фитомассы насаждений по высотным градиентам связано с сокращением длительности вегетационного периода (рис. 2.10) и соответствующего уменьшения суммы эффективных температур. Соответственно изменяется и биологическая продуктивность насаждений (рис. 2.11). Поэтому зональный градиент фитомассы более корректно совмещается не с географической широтой, а с изотермами – линиями равной суммы эффективных температур (рис. 2.12).

Рис. 2.9. Физическая карта Евразии (http://area7.ru/material.php?1839)

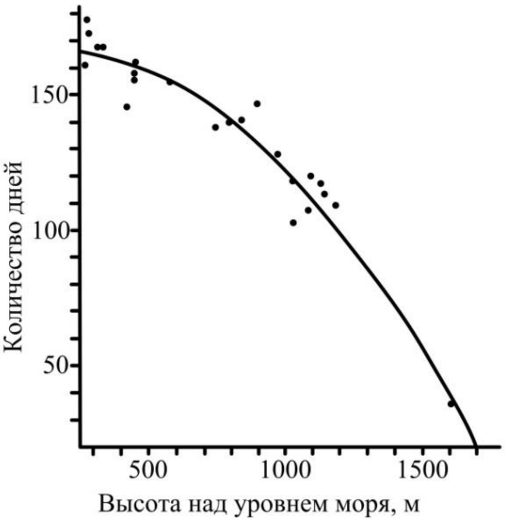


Рис. 2.10. Продолжительность вегетационного периода вдоль северного склона Швейцарских Альп (Keller, 1978).

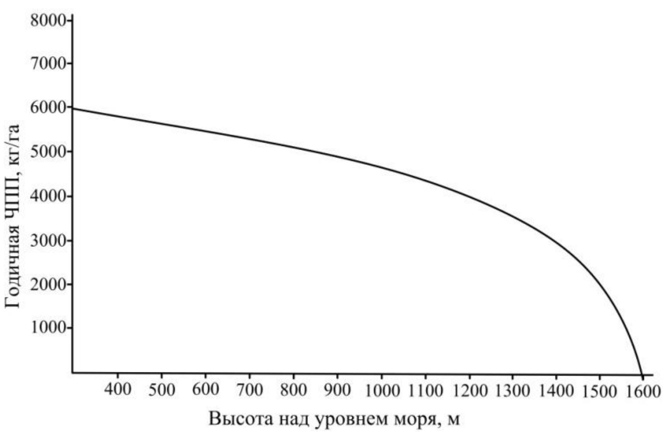


Рис. 2.11. Изменение чистой первичной продукции (ЧПП) еловых насаждений вдоль северного склона Швейцарских Альп (Keller, 1978).

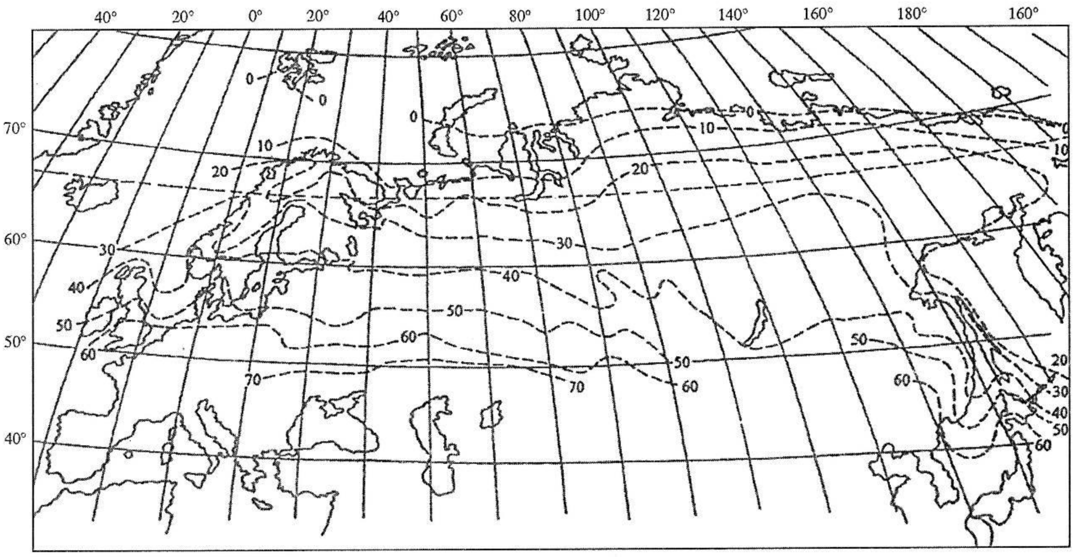


Рис. 2.12. Карта-схема распределения среднемесячных значений суммы эффективных температур выше $+5^0C$ (показаны цифрами) за вегетационный период в Северной Евразии (Tuhkanen, 1984).

Исследуемый класс явлений имеет стохастическую (строго не детерминированную) природу, и они основаны на таком понятии, как «корреляция». Термин «корреляция» (co-relation) был предложен Ф. Гальтоном в докладе на заседании Королевского общества (Galton, 1888). Если, кроме наличия корреляции, необходимо знать, насколько именно изменяется один признак при известных изменениях других, то такая задача решается с помощью регрессионного анализа, который использован нами в данном исследовании.

Лесоводственная информация обычно представлена многовходовыми (многофакторными) массивами данных, которые могут служить для оценки какого-то искомого параметра по совокупности известных. В таком случае реализуется простейший вариант системного подхода – расчет эмпирической многофакторной регрессионной модели, которая предполагает вычленение основных определяющих факторов воздействия в системе и количественную оценку их совокупного воздействия на искомый показатель.

Поскольку совокупность показателей биопродуктивности в пределах региона сильно варьирует в связи с различиями возраста, добротности произрастания и морфологии полога, для обеспечения корректности сопоставлений в пределах географического градиента анализируются не обобщённые совокупности определений фитомассы на пробных площадях, а многофакторные уравнения, объясняющие изменчивость фитомассы посредством включенных в них некоторых независимых переменных.

Рассмотрим некоторые неопределённости, связанные с многофакторным регрессионным моделированием (класс индуктивных моделей). В данной группе моделей идут «от эксперимента», т.е. вначале в соответствии с постановкой задачи набирается эмпирический материал, который затем анализируется и выявляются те или иные закономерности. В фитогеографии функциональные связи «…всегда осложнены и затемнены наложением на основные связи многочисленных второстепенных», и поэтому «однозначных связей в физико-географической среде не бывает» (Арманд, 1949. С. 89-90).

Стохастическую природу окружающего мира Н.Н. Моисеев (1986) интерпретирует в терминах «классических» механизмов эволюции: «Изменчивость… создает то поле возможностей, откуда механизмы отбора отфильтровывают и формы существования, и формы движения, которые будут реализованы природой. Другими словами, любой процесс развития должен содержать стохастические составляющие» (С. 71).

Д.Л. Арманд (1950), обосновывая свою концепцию о месте и роли функциональных и корреляционных связей между типами растительности и климатом, пишет: «Корреляция является тем типом связи, который присущ всем процессам, изучаемым физической географией. Поэтому методы математической статистики, специально разработанные для изучения корреляционных связей и применяемые в настоящее время лишь в некоторых географических дисциплинах, имеют универсальное значение» (С. 19).

В отличие от функциональной связи, при корреляционной число независимых переменных является условным, поскольку за рамками анализа всегда имеется множество «случайных» переменных, каждая из которых может быть подвергнута анализу в качестве независимой (аргумента). По точкам, соответствующим фактическим данным исследуемых факторов, строится «эмпирическая линия регрессии». Соответственно «эмпирическая закономерность отличается от теоретической тем, что не содержит элемента объяснения закономерности, но лишь констатацию ее» (Арманд, 1949. С. 93), и кроме того, «любое феноменологическое описание работает только до тех пор, пока продолжают работать по-старому существенные и часто неизвестные нам механизмы» (Виленкин, 1978. С. 16). Л.О. Карпачевский (1981) также подчеркивает, что подобную модель нельзя экстраполировать за пределы фактических значений факторов, она учитывает не причину воздействия фактора на продуктивность насаждений, а лишь взаимосвязь их, не раскрывая механизма взаимодействия. Впрочем, последнее характерно для всего класса индуктивных моделей.

Тем не менее, эмпирическая закономерность дает возможность сиюминутного прогноза наиболее вероятного значения функции при заданных значениях аргументов. Подобные закономерности выводятся и используются на каждом из трех уровней оценки продукционного потенциала лесов: климатическом, эдафическом и биоценотическом (Усольцев, 2003).

Математическая статистика изначально базировалась на четких предпосылках, соответствующих весьма идеализированным ситуациям (условия нормальности и аддитивности ошибок, детерминированности факторов и др.). А.М. Молчанов (1979), например, полагает, что «закону больших чисел повезло на общественное внимание. О нем часто говорят и пишут, хотя значительно реже понимают» (С. 117). Имея в виду нормальное распределение как один из вариантов упомянутого закона, А.М. Молчанов напоминает: «Еще Анри Пуанкаре писал, что математики считают его экспериментальным фактом, а физики думают, что все это доказано математиками» (Там же. С. 117).

Практическое экспериментирование привело со временем к размыванию жесткости предпосылок и откровениям типа: «Нормальность превратилась не более чем в частный случай» (Адлер, Горский, 1986. С. 12) либо вовсе: «Нормальный закон как закон ошибок неверен» (Тутубалин и др., 1999. С. 18). Поэтому экспериментатору приходится переходить с «гладкой дороги нереальных предпосылок, произвольных критериев и абстрактных результатов ....на каменистый путь реальных проблем» (Налимов, 1971. С. 68).

Здесь мы ограничиваемся рассмотрением лишь некоторых аспектов применения классического регрессионного моделирования, уходя от анализа альтернативных подходов – самоорганизующихся моделей, ридж-регрессий и др. (см., например, Ивахненко, 1969, 1982; Розенберг, Феклистов, 1982; Дрейпер, Смит, 1986, 1987).

Обсуждая возможные варианты обработки результатов измерений, В.Н. Тутубалин с соавторами (1999) считают наиболее приемлемым метод наименьших квадратов, составляющий основу регрессионного анализа. Хотя основы матричной алгебры, по алгоритмам которой рассчитываются коэффициенты многофакторной регрессии, заложены еще в XVIII веке, в силу ограниченных возможностей вычислительной техники, но главное, в силу того, что биология тогда еще не претендовала на статус количественной науки, обработка результатов измерений долгое время сводилась к установлению парных зависимостей. Со времен И. Ньютона в течение 200 лет точные науки имели дело лишь с хорошо организованными системами, когда результаты исследований описывались легко интерпретируемыми функциональными связями, которым приписывалась роль абсолютных законов, а методология однофакторного эксперимента считалась единственно правильной (Налимов, 1971).

Преимущества многофакторного эксперимента в условиях плохо организованных (диффузных) систем были показаны Р. Фишером (Fisher, 1924) в 1920-е годы, а в 1930-е годы А. К. Митропольским (1937, 1939) предложены алгоритмы расчета многофакторных регрессий. Однако подвижников, которые бы отважились на подобные расчеты с помощью арифмометра, долгое время не находилось. Наступление 1950-1960-х годов ознаменовалось в экологии «мистикой электронных вычислительных машин» (Тутубалин и др., 1999. С. 201), «регрессионным бумом» (Адлер, Горский, 1986. С. 7) и развитием методов планирования эксперимента (Налимов, Чернова, 1965). Регрессионный анализ стали считать «методом века» (Адлер, Горский, 1987).

Аналитическое представление закономерности в сравнении с графическим или табличным более предпочтительно. В отличие от дискретных графиков или таблиц, аналитические модели непрерывны в заданных диапазонах и при корректном их построении отражают непрерывность изучаемых явлений (Нильсон, 1978).

Планируемый эксперимент может быть активным и пассивным, но в обоих случаях основное требование – воспроизводимость его результатов. При активном эксперименте объект исследования управляется путем задания действующим на него факторам определенных значений, когда все уровни некоторого фактора комбинируются со всеми уровнями остальных факторов (Адлер и др., 1976). В биологических дисциплинах исследователь имеет дело с пассивным экспериментом, т.е. «пассивно наблюдает за тем, как эксперимент ведет природа» (Налимов, 1971. С. 161). При этом все факторы не только не управляемы, но и тесно коррелированы с неучтенными факторами и между собой, что ведет к смещению оценок. Мультиколлинеарность (взаимная коррелированность факторов), является одним из основных ограничений, предъявляемых к многофакторным регрессионным моделям, и может породить некоторые потенциально опасные ситуации (Усольцев, 2003).

Второе ограничение касается степени формализуемости исследуемых факторов. Многие явления и признаки в лесу нельзя пока выразить числом и мерой (например, тип леса, как одно из фундаментальных понятий лесоведения). Но это ограничение скорее техническое, чем принципиальное, а его модификация представляет исторический процесс. Метод факторного планирования эксперимента, в котором все уровни некоторого фактора комбинируются со всеми уровнями других факторов, предполагает использование не только количественных, но и качественных независимых переменных, которые, как правило, можно квантифицировать и использовать алгоритмы регрессионного анализа (Клейнен, 1978).

Факторы, используемые в регрессионных алгоритмах, обычно принимают значения из некоторого непрерывного интервала. В том случае, если это условие нарушается, используют так называемые «фиктивные» переменные (dummy variables) (Дрейпер, Смит, 1973), к одной из разновидностей которых можно отнести оцифрованные, или кодированные натуральные переменные или факторы (Адлер и др., 1976). Если факторы качественные, то их уровням приписываются числа из чисто мнемонических соображений (Клейнен, 1978). «…Например, цвет или даже оттенок может быть выражен в числах только потому, что нам известна радуга» (Ивахненко, 1969. С. 152). С.А. Айвазян с соавторами (1985) рассматривают несколько типов переменных: количественные, порядковые (оцифрованные и упорядоченные), номинальные (оцифрованные, но неупорядоченные) – и рекомендуют соответствующие математические аппараты.

Однако Дж. Клейнен (1978), уделявший большое внимание проблеме робастности оценок при многофакторных экспериментах, не видит необходимости вводить здесь какие-то ограничения, по крайней мере, для двух первых типов переменных. Правда, в таких случаях приходится иметь дело с «моделью с ошибками в переменных» (Себер, 1980), которой свойственен специфичный алгоритм расчёта, но все эти методы, как правило, более сложны по сравнению с обычным методом наименьших квадратов. По мнению Дж. Себера (1980), если значения переменных контролируются, то модель можно исследовать таким же образом, как в ситуации, когда переменные не содержат ошибок.

Ю.П. Адлер с соавторами (1976) полагают, что «…граница между понятием качественного и количественного фактора весьма условна» (с. 48). Например, цвет можно квантифицировать не путём кодирования числами натурального ряда, а через длину волны, но насколько это будет оправданно? Набор типов леса от лишайниковой до сфагновой группы представляет экологический ряд (своеобразную «радугу»), элементы которого нельзя произвольным образом поменять местами, а можно лишь сменить порядок на обратный. Во всех этих случаях мы имеем дело с типичными порядковыми переменными, которые широко применяются в лесной экологии (класс Крафта, класс бонитета, разряд высот), в том числе в процедуре многофакторного регрессионного анализа (Тябера, 1980; Яновский, Моисеев, 1985).

Сам процесс математического моделирования в принципе не формализуем, в противном случае полезность этого процесса была бы весьма ограниченной (Мазуров, 1987). Неслучайно поэтому построение моделей относят к сфере искусства, а создание «хорошей» модели воспринимается как большое достижение (Мак-Лоун, 1979; Ворощук, 1982). Во всяком случае, необходимо, видимо, согласиться с мнением Е.М. Четыркина (1977), что если выполнять все статистические предписания как залог корректности многофакторной модели, то от применения множественного статистического моделирования придётся отказаться и довольствоваться скудным инструментарием.

С другой стороны, неслучайно Д.Л. Арманд (1949) предостерегает исследователей от формального применения математики: «В географии математический анализ связей не должен заменять выяснения их сущности, причин и механизма» и далее цитирует известного статистика А.А. Чупрова: «Знание связей, остающихся без истолкования или неверно истолковываемых, часто хуже полного незнания. Недостаточное внимание к этому обстоятельству является одним из злейших статистических преступлений» (С. 92).

Таким образом, для аналитического описания географических закономерностей распределения биопродуктивности лесного покрова необходим многофакторный подход, основанный на эмпирических регрессиях и учитывающий как основные климатические характеристики территории Евразии, которые можно выразить числом и мерой, так и основные географически локализованные массообразующие показатели древостоев данного древесного вида. Несмотря на опасность получения некорректных результатов вследствие нарушения принципов планирования многофакторного эксперимента (Усольцев, 2002*а*, 2004*а*; Usoltsev, 2007), регрессионный анализ дает количественное выражение зависимости и показывает, насколько изменяется один признак при известных изменениях других. Поэтому в последние годы в регрессионные уравнения в качестве «объясняющих изменчивость» биопродуктивности на трансконтинентальном уровне авторы включали, наряду с климатическими параметрами, массообразующие (таксационные) характеристики древостоев.

Для лучшего согласования между собой фракций фитомассы лесного ценоза применена рекурсивная "цепочка" связанных (рекурсивных) уравнений вида, в которой зависимая переменная предыдущего выступает в качестве независимой переменной последующего уравнения. Применительно к лесной экосистеме регрессионная модель представляет собой результат статистического оценивания параметров системы математических выражений, которые характеризуют некоторую биологическую концепцию о взаимосвязи явлений. При исследовании сложных систем изолированные оценки редко дают адекватные результаты. Обычно динамика лесных экосистем может быть наиболее эффективно описана с помощью не одной, а нескольких взаимозависимых характеристик. Раздельное описание подобных зависимостей регрессионными уравнениями приводит к тому, что полученные оценки не будут сбалансированными.

Математические зависимости, объединенные в единую логически непротиворечивую концепцию, образуют систему связанных (совместимых) уравнений, основным достоинством которой является внутренняя согласованность описываемых закономерностей. История развития этих систем восходит к началу прошлого столетия, когда в ходе экономического анализа рыночных равновесий и разработки экономической теории рынка предполагалось, что рыночное равновесие в данный период обусловливается равновесием рынка в предшествующий период (Moore, 1917; Ezekiel, 1938; Harlow, 1962; Waugh, 1964; Ehrich, 1969; Halvorsen, 1975).

Различают три разновидности связанных уравнений – псевдонесвязанные, одновременные и рекурсивные (Усольцев, 1998). Последние получили наибольшее распространение в зарубежном лесоводстве при моделировании роста и прироста древостоев на основе совместимых уравнений, т. е. уравнений, связанных между собой по рекурсивному принципу. В этом случае в цепочке регрессионных уравнений, рассчитываемых по одному в логически последовательном порядке, зависимая переменная предыдущего уравнения входит в последующее в качестве одной из независимых переменных (Clutter, 1963; Furnival, Wilson, 1971; Borders, Bailey, 1986).

Последнее уравнение цепочки - основное, а все предшествующие – вспомогательные. Подобная «цепочка» последовательно связанных уравнений, объясняющих изменчивость фракционной структуры фитомассы, применена в нашем исследовании.

Детальное фракционирование фитомассы дает более полную картину продукционного процесса в целом, чем обезличенные общие ее показатели, и позволяет произвести более корректный расчет биопродуктивности и углеродного баланса, поскольку разные фракции фитомассы участвуют в круговороте веществ с разной интенсивностью.

Методическими указаниями к МБП (Программа-минимум..., 1967) рекомендовалась закладка пробных площадей в типичных "фоновых" местообитаниях, репрезентативных по отношению к данному типу растительных сообществ. Если считать упомянутые пробные площади репрезентативными, то на их основе можно сделать предварительный анализ изменения биологической продуктивности насаждений лесообразующих пород по трансконтинентальным климатическим градиентам.

Трансконтинентальные градиенты фактических данных фитомассы насаждений Северной Евразии в последние годы подтверждены многофакторным регрессионным анализом как в широтном, так и в меридиональном (в градиенте континентальности климата) направлениях: установлено статистически значимое её увеличение по зональному градиенту в направлении с севера на юг и снижение в связи с увеличением континентальности климата в направлении от атлантического и тихоокеанского побережий к полюсу континентальности в Якутии (Усольцев, 2003, 2007) (рис. 2.13).

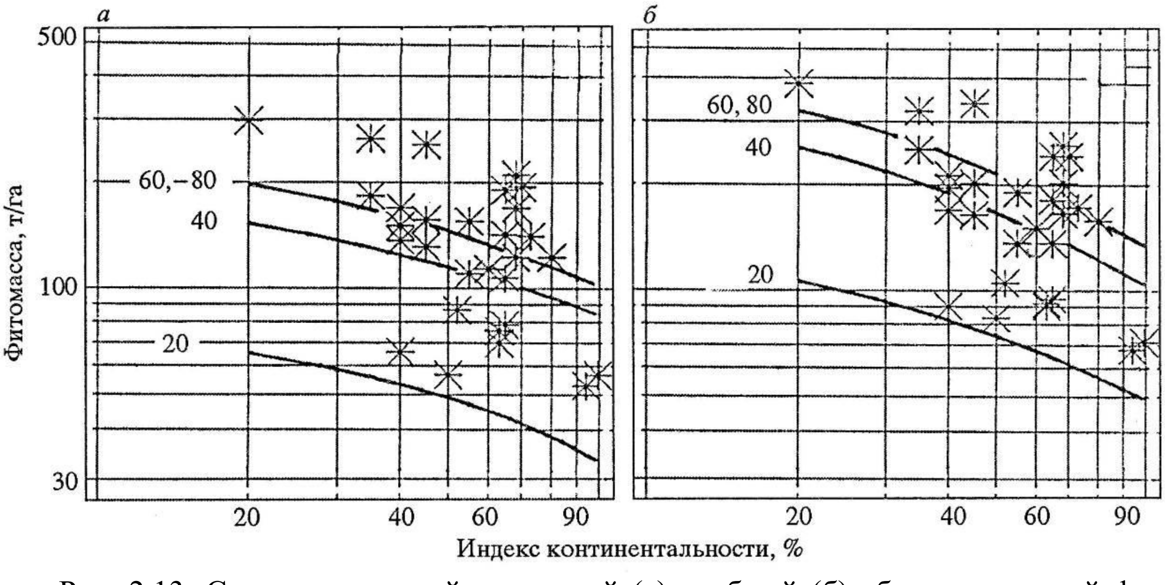


Рис. 2.13. Связь показателей надземной (а) и общей (б) абсолютно сухой фитомассы естественных сосняков Северной Евразии в возрасте 100 лет с индексом континентальности климата, по В. Ценкеру, и суммой эффективных температур (^{0}C), обозначенной цифрами (Усольцев, 2007).

Карта изотерм С. Тукканена (см. рис. 2.12) охватывает территорию лишь северной части Евразии, а соответствующей карты для всей Евразии - нет, по крайней мере, в нашем распоряжении. Поэтому при экстраполяции климатических градиентов биологической продуктивности на всю территорию Евразии карта-схема изотерм заменяется картой природной зональности, в которой последовательность природных зон определяется количеством приходящей солнечной радиации (ФАР) и соответственно – суммой эффективных температур. При этом конфигурация границ между природными зонами учитывает и высотную составляющую климатических показателей, что особенно наглядно демонстрирует граница между северным и южным умеренными зональными поясами (рис. 2.14).

Для количественной оценки степени континентальности климата предложено более двадцати индексов (Knoch, Schulze, 1952), различающихся главным образом различными вкладами амплитуды температур самого теплого и самого холодного месяцев и географической широты. Схемы изолиний континентальности имеют одну общую закономерность: показывают максимальное значение континентальности в районе Якутска с монотонным снижением как в атлантическом, так и в тихоокеанском направлениях (рис. 2.15-2.18). Первые три схемы изоконт распространяются только на северную часть Евразии, а четвертая, по С.П. Хромову (1957), охватывающая всю территорию Евразии, использована в нашем дальнейшем исследовании. Если диапазон распределения пробных площадей по зональному градиенту для той или иной древесной породы относительно небольшой, и данные фитомассы укладывались в схему В. Ценкера (Борисов, 1967), то в использовании схемы изоконт С.П. Хромова необходимости не было.

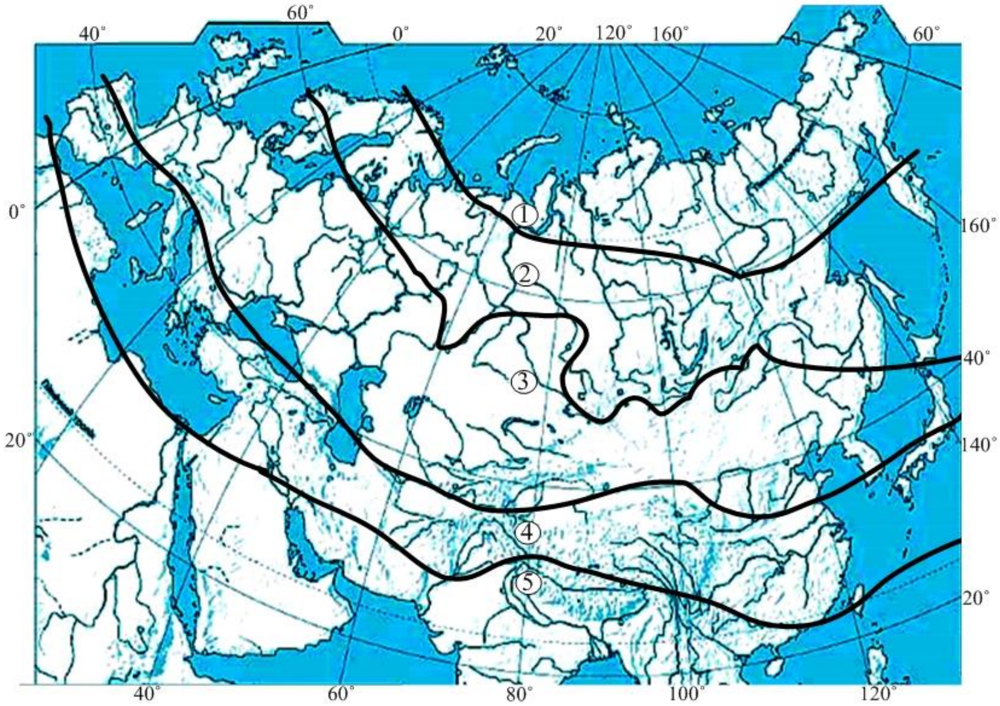


Рис. 2.14. Карта-схема зональных поясов Евразии, на которой умеренный пояс, представленный на карте Б.П. Алисова и Б.В. Полтарауса (1974), подразделен на северный и южный подпоясы в соответствии с картой-схемой Н.И. Базилевич и Л.Е. Родина (1967). Экспликация зональных поясов: 1 – субарктический, 2 – северный умеренный, 3 – южный умеренный, 4 - субтропический, 5 – субэкваториальный (http://russlov.com/geograficheskiy_atlas/page/klimaticheskie_poyasa_i_ oblasti.104/).

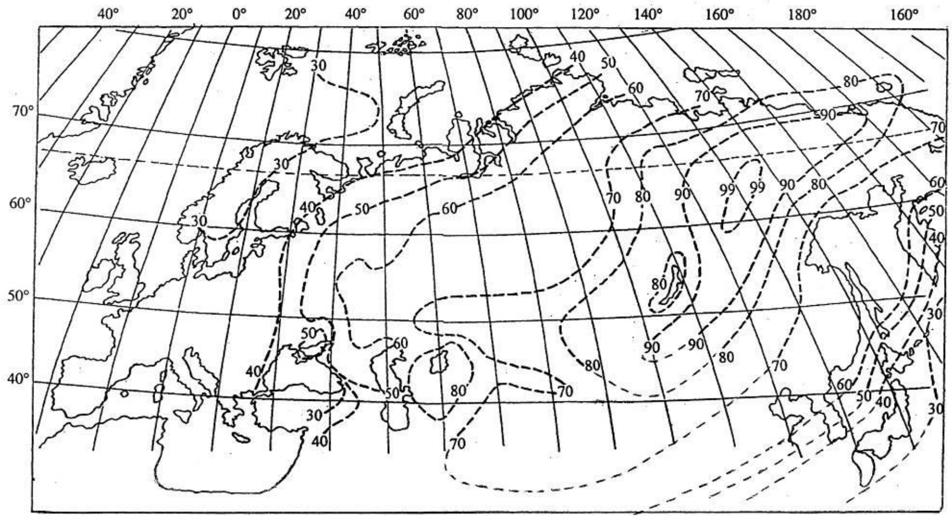


Рис. 2.15. Изолинии континентальности климата Северной Евразии, рассчитанные А.А. Борисовым (1967) по упрощенной формуле Ценкера: $K = (A/\varphi)100$, где K – индекс континентальности климата, изменяется в пределах от 8 до 100; A – годовая амплитуда температуры воздуха, ^{0}С; φ – географическая широта, град.

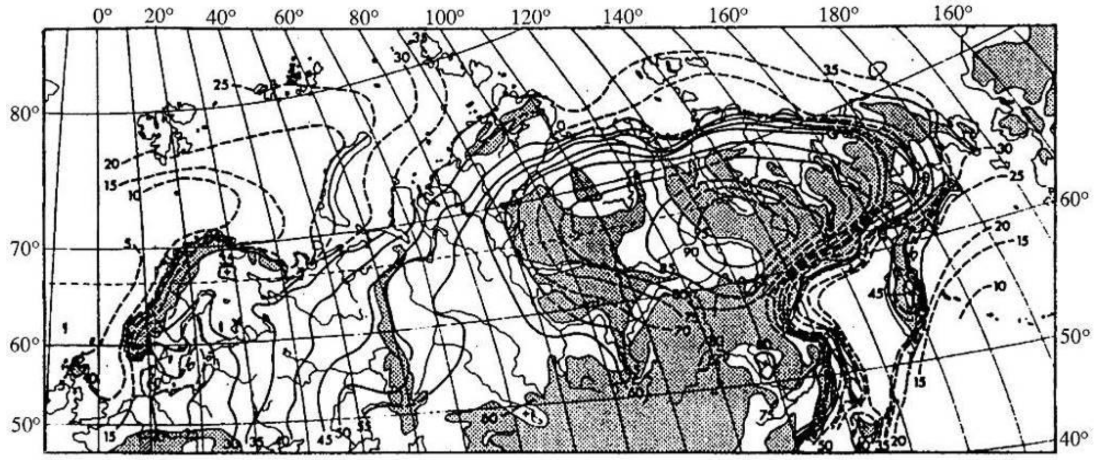


Рис. 2.16. Изолинии континентальности климата Северной Евразии (Tuhkanen, 1984), построенные с использованием формулы В. Конрада (Conrad, 1946): $K = [1{,}7A/\sin(\varphi+10^0)]\text{-}14$, где K – индекс континентальности климата, изменяется в пределах от 0 до 100.

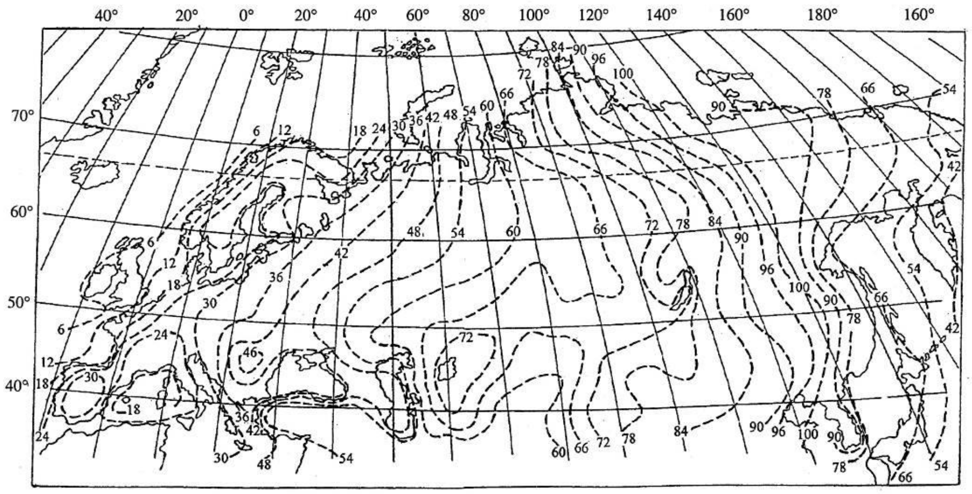


Рис. 2.17. Изолинии континентальности климата Северной Евразии для января, построенные по соотношению аномалий температур в пределах широтного пояса (Полозова, 1954).

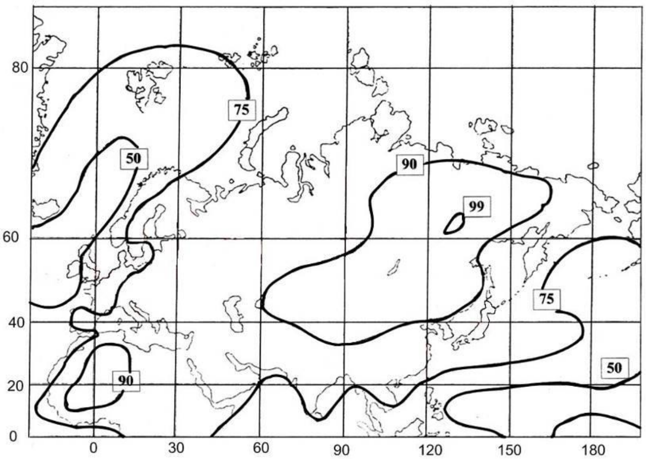


Рис. 2.18. Изолинии континентальности климата Евразии, рассчитанные по формуле: $K = [A\text{-}(5{,}4\sin\varphi/A)]100$, где K – индекс континентальности климата, изменяется в пределах от 0 до 92; A – годовая амплитуда температуры воздуха, ^{0}С; φ – географическая широта, град. (Хромов, 1957).

Упомянутая выше опасность коррелированности факторов имеет отношение к нашему исследованию, когда мы включаем в регрессионную модель фитомассы насаждений два фактора: (1) природную зональность, количественно выраженную суммой эффективных температур, или географической широтой местности, или просто рядом натуральных чисел, и (2) степень континентальности климата, т.е. удалённости от атлантического и тихоокеанского побережий, выраженную одним из индексов континентальности. Но поскольку линии названных побережий пролегают под углом к меридианам и не ортогональны по отношению к географической широте, в формулу индекса континентальности обычно, кроме разности минимальной и максимальной температур, включается географическая широта. Тем самым два названных фактора являются в какой-то степени коррелированными, и чтобы минимизировать смещения, необходимо включать их в модель только при условии, что тот и другой представлены эмпирическим материалом в максимальном диапазоне варьирования каждого. Впрочем, в лесоэкологических процессах выявить действующие факторы, которые были бы абсолютно ортогональными, практически невозможно.

В последующих главах предпринята первая попытка аналитически описать климатически обусловленные тренды фитомассы насаждений в пределах территории всей Евразии отдельно по каждому из тех древесных родов, которые максимально представлены на её территории как в широтном, так и в долготном направлениях, используя для этой цели сформированную автором базу фактических данных фитомассы в количестве 8033 определений на лесных пробных площадях (Usoltsev, 2013). Из хвойных это - подрод 2-хвойных сосен (*Pinus* или *Diploxylon*), *Picea* Dietr. (ель), *Abies* Mill. (пихта), *Larix* Mill. (лиственница), подрод 5-хвойных (кедровых) сосен, или кедров (*Haploxylon*), из лиственных - *Betula* L. (берёза), *Populus* L. (осина и тополя) и *Quercus* L. (дуб). Широко распространен также ареал рода *Alnus* Gaertn. (ольха) на всем пространстве от атлантического до тихоокеанского побережья и от Заполярья на севере до субтропиков на юге.

Однако фактическими данными определений фитомассы на пробных площадях этот род представлен только на европейской части Евразии и в наш анализ не включен. По этой же причине исключены из анализа род *Tilia* L. (липа), а также остальные роды древесных, которые или имеют локальные ареалы, или недостаточно представлены данными фитомассы, или то и другое вместе.

2.2. Насаждения двухвойных сосен

2.2.1. Характеристика базы данных о фитомассе сосняков в лесах Евразии

Использованная в нашем исследовании база данных о фитомассе дву- хвойных сосен Евразии состоит из 3020 определений на пробных площадях, в том числе 2125 – в естественных фитоценозах и 895 – в культурах (Usoltsev, 2013). Из 3020 определений, полученных из 260 литературных источников, 550 (около 20%) относятся к смешанным древостоям с преобладанием сосны, а остальные – к чистым соснякам. На страны бывшего СССР приходится 2340 пробных площадей (около 80%), в том числе на Россию – 1570 (более 50%). Распределение пробных площадей с определениями фитомассы сосняков на карте-схеме Евразии показано на рис. 2.19, а по древесным видам и странам - в табл. 2.1. В базу данных для Японии, наряду с аборигенными двухвойными видами (сосна густоцветная и сосна Тунберга, соответственно 23 и 10 пробных площадей), включены интродуцированные из Северной Америки 2-3-хвойные виды (сосна ладанная и сосна Эллиота (Элайс, 2014), соответственно 9 и 7 пробных площадей).

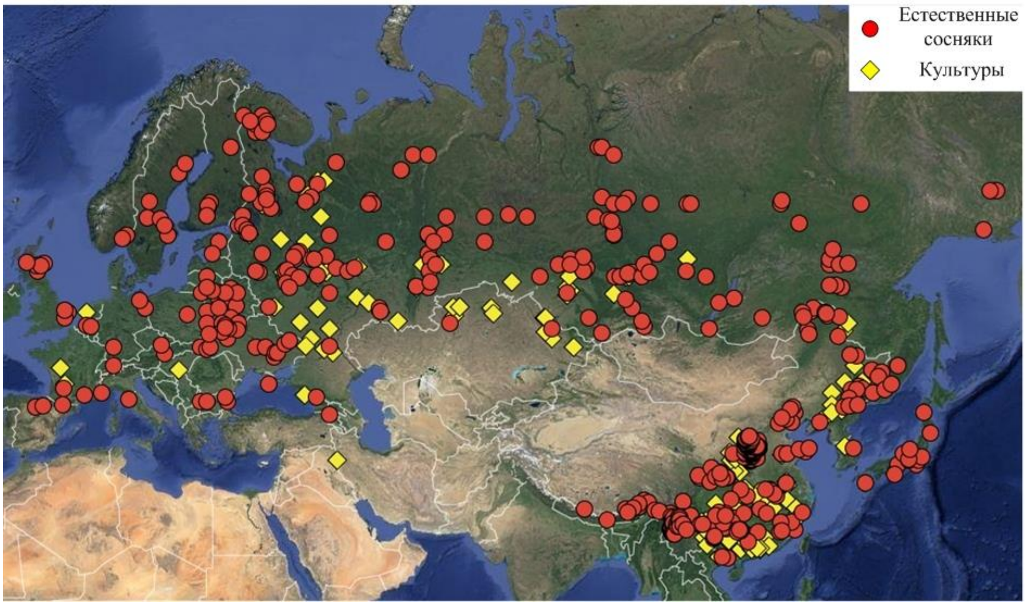


Рис. 2.19. Распределение пробных площадей с измерениями фитомассы (т/га) 3020 сосновых насаждений (подрод *Pinus*) на территории Евразии.

Таблица 2.1

Распределение количества пробных площадей с определениями фитомассы сосны (т/га) по видам и странам

Вид	Систематическое название	Страна	Количество пробных площадей
Сосна обыкновенная	*Pinus sylvestris* L.	Россия, Казахстан, Белоруссия, Украина, Финляндия, Швеция, Швейцария, Англия, Чехия, Словакия, Болгария, Китай, Германия, Бельгия, Венгрия, Испания, Литва, Норвегия, Польша, Эстония	2580
С. китайская	*P. tabulaeformis* Carr.	Китай	165
С. Массона	*P. massoniana* Lamb.	Китай	65
С. тайванская	*P. taiwanensis* Hayata	Китай	55
С.юннаньская	*P. yunnanensis* Franchet	Китай	46
С. австрийская	*P. nigra* Arn.	Англия, Венгрия, Франция, Германия, Нидерланды	33
С. густоцветная	*P. densiflora* S. et Z.	Япония	23
С. приморская	*P. pinaster* Aiton	Россия, Франция, Италия	11
С. пицундская	*P. pityusa* Steven	Россия	10
С. Тунберга	*P. thunbergii* Parl.	Япония	10
С. ладанная	*P. taeda* L.	Япония	9
С. Эллиота	*P. elliottii* Engelm.	Япония	7
С. Сосновского	*P. sosnowskyi* Nakai	Грузия	3
С. алеппская	*P. halepensis* Mill.	Ирак	1
С. крымская, или Палласа	*P. Pallasiana* Lamb.	Россия	1
С. итальянская	*P. pinea* L.	Франция	1
Итого			3020

2.2.2. Трансконтинентальные климатические градиенты фитомассы сосняков Евразии

Первая попытка формирования базы данных о фитомассе сосняков была осуществлена для территории не всей Евразии, а только ее северной части (Усольцев, 2001, 2007). Для всей Евразии данные тогда отсутствовали. Основная часть массива фактических данных была сосредоточена на карте-схеме Северной Евразии севернее 45-50-й параллелей. Поэтому зональный градиент фитомассы был совмещён с картой-схемой среднемесячных значений суммы эффективных температур выше +5°С по С. Тукканену (см. рис. 2.12), а градиент фитомассы по континентальности климата - с картой-схемой изоконт, построенной А.А. Борисовым (1967) по формуле Ценкера (см. рис. 2.15).

Надо отметить, что по сосновым насаждениям заложено наибольшее количество пробных площадей и соответственно накоплено наибольшее количество фактических данных фитомассы по сравнению с другими породами. Это позволило тогда провести регрессионный анализ климатических градиентов фитомассы по естественным соснякам и культурам раздельно (Усольцев, 2007). Ещё одна модификация связана с изменением алгоритма расчетов, который ранее был основан на применении блоковых фиктивных переменных (Дрейпер, Смит, 1973), кодирующих принадлежность пробных площадей к тому или иному экорегиону. Каждый экорегион был позиционирован по сумме эффективных температур и степени континентальности климата и кодировался соответствующим блоком фиктивных переменных. Система многофакторных уравнений, включающих в качестве регрессоров, кроме основных таксационных показателей древостоев, блоковые фиктивные переменные, на первом этапе расчетов давала возможность количественно оценить степень “дистанцирования” по различным экорегионам показателей фитомассы насаждений, приведенных к сопоставимому виду. К этому вопросу мы ещё вернёмся в разделе 2.5.

На втором этапе для полученных региональных значений фитомассы заданного возраста рассчитывались её 2-факторные зависимости от климатически обусловленных параметров (Усольцев, 2001, 2003, 2007; Усольцев и др., 2014) и затем результаты их табулирования по экорегионам соотносились с климатообусловленными факторами. Подобный подход предполагал наличие полных данных по всему фракционному составу в каждом экорегионе, а поскольку пробных площадей с определениями только надземной фитомассы обычно намного больше, чем с определениями фитомассы также корней и нижнего яруса, пробные площади с неполным набором данных автоматически исключались при расчете моделей. Тем самым объем данных по надземной фитомассе неоправданно сокращался. Поэтому в настоящем разделе в регрессионные уравнения в качестве регрессоров (независимых переменных) включаются не блоки фиктивных переменных, а непосредственно показатели природной зональности и континентальности климата.

Как уже упоминалось, настоящим исследованием охвачена территория всей Евразии, включая Китай. В данном случае территориальное распределение фактических данных фитомассы в южном направлении достигает 20-й параллели в субэкваториальном поясе (см. рис. 2.19) и выходит за пределы карт-схем С. Тукканена и А.А. Борисова. Поэтому были приняты другие карты-схемы климатических градиентов фитомассы, полностью вмещающие наш массив фактических данных по соснякам, а именно – карта-схема зонального деления Евразии по Б. Алисову и Б. Полтараусу (см. рис. 2.14) и карта-схема изоконт по С.П. Хромову (см. рис. 2.18). При этом умеренный пояс, выделенный Б.П. Алисовым, разделен на северный и южный подпоясы, и линия раздела соответствует южному пределу таежной зоны, по Н.И. Базилевич и Л.Е. Родину (1967).

Материалы пробных площадей, представленные в табл. 2.1, объединены для подрода *Pinus* в один исходный массив, структурированный в географическом плане. Совместный анализ разных видов вызван невозможностью произрастания одного и того же древесного вида на всей территории Евразии, в результате чего ареалы древесных видов в пределах рода приурочены к определенным экорегионам (например, *Pinus nigra* на Балканах и *P. densiflora* в Японии). Последнее явление известно в хорологии растений как замещение видов: замещающие, или викарирующие виды растений возникают в случаях геологически давнего разобщения когда-то сплошного ареала (Толмачев, 1962) или вследствие климатически обусловленного морфогенеза (Чернышев, 1974).

Фактические значения фитомассы 3020 сосновых насаждений (см. рис. 2.19) мы соотнесли с пятью климатическими (зональными) поясами, закодированными порядковыми номерами 1, 2, 3, 4 и 5 (рис. 2.20), а также с индексами континентальности территории Евразии по С.П. Хромову (рис. 2.21), путем нанесения координат каждой пробной площади на упомянутые карты-схемы.

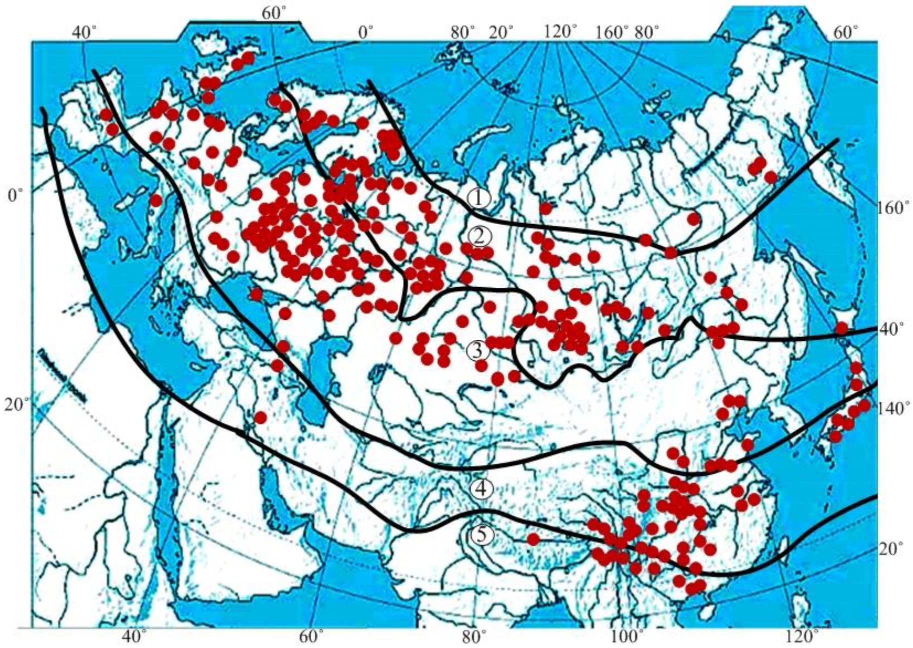


Рис. 2.20. Распределение пробных площадей, на которых определена фитомасса насаждений сосны (т/га), по зональным поясам: 1 – субарктический, 2 – северный умеренный, 3 – южный умеренный, 4 - субтропический, 5 – субэкваториальный (Алисов, Полтараус, 1974; Базилевич, Родин, 1967).

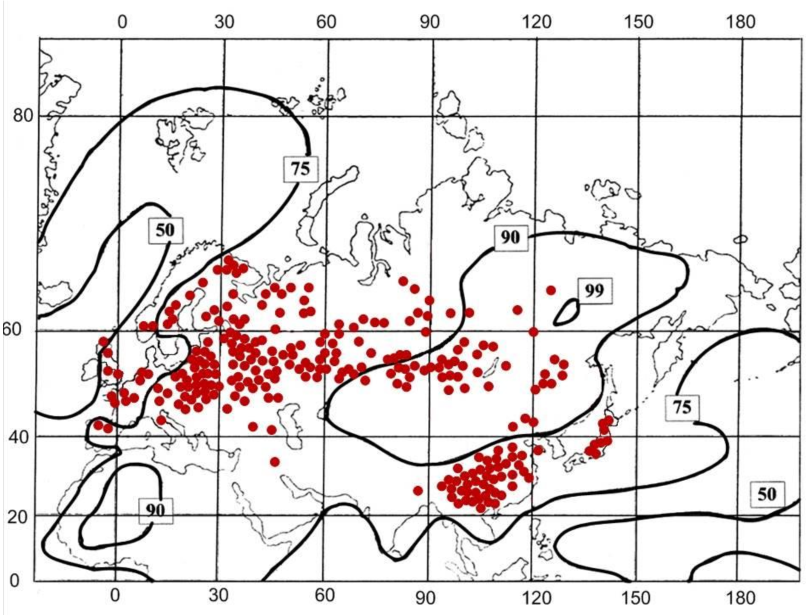


Рис. 2.21. Карта-схема изолиний континентальности климата Евразии (Хромов, 1957) с нанесенным положением пробных площадей, на которых выполнено определение фитомассы сосновых насаждений (т/га).

По результатам совмещения сформирован массив исходных данных (см. рис. 2.20 и 2.21) и рассчитаны два блока связанных (рекурсивных) уравнений: блок двух массообразующих показателей N и M и блок фитомассы Pi (стрелкой показана последовательность расчетов):

$$N= \mathrm{f}\,(A, Zon, ICKh) \rightarrow M=\mathrm{f}\,(A, N, Zon, ICKh) \rightarrow Pi=\mathrm{f}\,(A, N, M, Zon, ICKh). \quad (2.4)$$

Все переменные, как и ранее, подвергнуты логарифмической трансформации, поскольку без этой процедуры уравнения при индексе континентальности более 80 дают значения искомых показателей со знаком «минус». В уравнениях (2.4): N - число стволов, тыс. экз/га; A – возраст древостоя, лет; M – запас стволовой древесины, м^3/га; P_i - фитомасса в абсолютно сухом состоянии стволов с корой, скелета ветвей, хвои, корней, надземная, общая и нижнего яруса растительности, в который включены, живой напочвенный покров, подлесок и подрост (соответственно P_S, P_B, P_F, P_R, P_A, P_T и P_U), т/га; Zon – номер зонального пояса: 1, 2, 3, 4 и 5, соответственно субарктический, северный умеренный, южный умеренный, субтропический и субэкваториальный; $ICKh$ – индекс континентальности климата по С.П. Хромову, %.

В уравнениях (2.4) в качестве характеристики плотности древесного ценоза вместо показателя полноты включается его густота, т.е. наличное число стволов (N, тыс. экз/га). Преимущество густоты (N) перед полнотой (G = 0,785 D^2N) при оценке массы охвоенных побегов сосны на 1 га было статистически доказано С.Б. Байзаковым (1969), а позднее к такому же выводу приходит В.В. Кузьмичев (1977) и при оценке запаса стволовой древесины.

Сказанное имеет целью объяснить логику построения структуры системы оценочных моделей фитомассы насаждений (2.4), разработанных нами для некоторых древесных пород на обширном экспериментальном материале в пределах Северной Евразии, и причину отказа от использования интегрального показателя полноты, обычно применяемого при оценке запасов стволовой древесины (Усольцев, 2001, 2002*а*, 2003).

В рекурсивной системе уравнений (2.4) последнее уравнение - основное, а два предшествующие – вспомогательные. Основное уравнение не может быть использовано непосредственно, поскольку мы можем задать в нём только возраст *A*, а соответствующие этому возрасту таксационные показатели древостоев *N* и *M* неизвестны и рассчитываются по системе вспомогательных уравнений.

Расчет регрессионных коэффициентов a_i «цепочки» уравнений (2.4) выполнен в следующей последовательности: вначале рассчитывается уравнение для *N* в системе (2.4) с использованием независимых переменных *A, Zon* и *ICKh*; затем – уравнения для *M* с использованием независимых переменных *A, Zon* и *ICKh,* а также – переменной *N*, статус которой сменился, и ранее зависимая переменная на данном этапе стала независимой (по рекурсивному принципу), и, наконец, рассчитаны уравнения для фракций фитомассы *Pi* той же системы (2.4) с использованием тех же независимых переменных *A, N*, *Zon* и *ICKh*, а также – переменной *M*, статус которой сменился.

Поскольку в уравнения (2.4) в качестве одной из независимых переменных включена густота древостоя, естественные насаждения и культуры, различающиеся в основном густотой, в данном случае не разделены, и расчет уравнений (2.4) выполнен по обобщённому массиву фактических данных. В показатели P_A и P_T вошла только фитомасса древостоя, без нижнего яруса. Для последнего уравнение (2.4) рассчитано отдельно. Характеристика полученных уравнений приведена в табл. 2.2.

Таблица 2.2

Характеристика уравнений (2.4) для сосновых насаждений Евразии

Зависимые переменные	Константы и независимые переменные					
	a_0	a_1 (ln*A*)	a_2(ln*A*)^2	a_3(ln*N*)	a_4(ln*N*)^2	a_5(ln*M*)
ln (*N*)	2,3672	-1,1322	-	-	-	-
ln (*M*)	-3,0366	3,6842	-0,3926	-0,0652	-	-
ln (P_S)	0,9487	0,2182	-0,0153	0,0150	-	0,9335
ln (P_B)	5,7294	-0,8188	0,0827	-0,0560	-0,0208	0,6120
ln (P_F)	1,1499	-0,9942	0,0882	0,0414	-	0,8579
ln (P_R)	-1,6828	0,9424	-0,0897	0,0875	-	0,6970
ln (P_A)	2,9015	-0,2889	0,0389	-	-	0,7382
ln (P_T)	2,6286	0,0553	-	0,0121	-	0,4854
ln (P_U)	27,072	-2,2551	0,3356	-	-	-

Продолжение таблицы 2.2

Зависимые переменные	Константы и независимые переменные				R^2	SE
	$a_6(\ln M)^2$	$a_7\ln(Zon)$	$a_8(\ln Zon)^2$	$a_9\ln(ICKh)$		
ln (N)	-	0,7326	-0,9818	0,6250	0,579	0,70
ln (M)	-	2,1820	-0,9872	-0,2745	0,533	0,65
ln (P_S)	-	-0,3865	0,2125	-0,4319	0,967	0,17
ln (P_B)	-	-1,5355	0,9599	-0,9209	0,648	0,40
ln (P_F)	-0,0464	-1,0286	0,6861	0,0352	0,475	0,36
ln (P_R)	-	0,9222	-0,3816	-0,3987	0,817	0,34
ln (P_A)	0,0128	-0,5340	0,3210	-0,4101	0,951	0,18
ln (P_T)	0,0369	0,1586	-	-0,3988	0,949	0,17
ln (P_U)	-	0,4498	-	-5,1966	0,169	0,90

В уравнениях здесь и далее показаны лишь переменные, значимые на уровне P_{95} и выше. Соотношение фактических и полученных по уравнениям (2.4) значений анализируемых показателей дано на рис. 2.22-2.24.

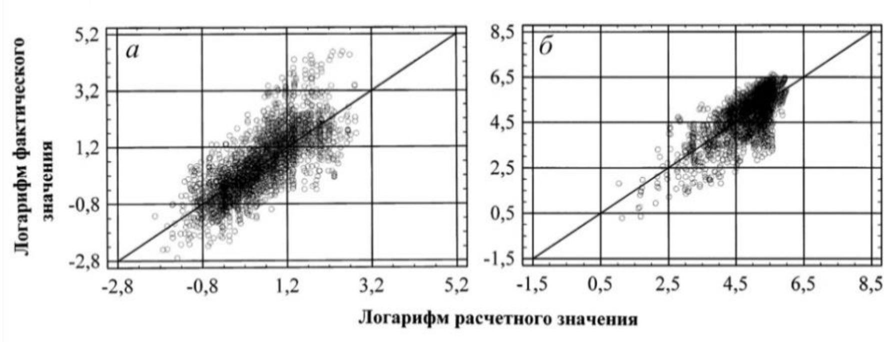


Рис. 2.22. Соотношение фактических и расчетных значений N (*а*) и M (*б*), полученных согласно уравнениям (2.4) для сосновых насаждений Евразии.

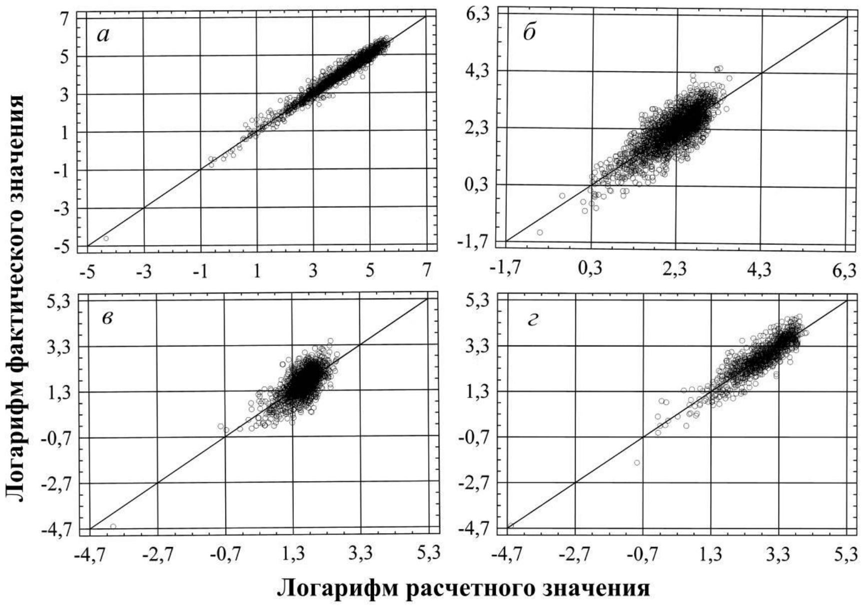


Рис. 2.23. Соотношение фактических и расчетных значений P_S (*а*), P_B (*б*), P_F (*в*) и P_R (*г*), полученных согласно уравнениям (2.4) для сосновых насаждений Евразии.

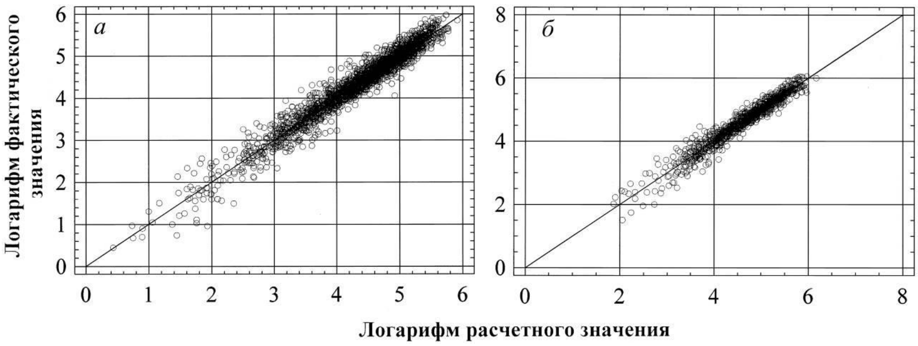


Рис. 2.24. Соотношение фактических и расчетных значений P_A (*а*) и P_T (*б*), полученных согласно уравнениям (2.4) для сосновых насаждений Евразии.

Уравнения (2.4) протабулированы в последовательности, показанной стрелками, по задаваемым значениям возраста в диапазоне от 20 до 200 лет. Из полученной таблицы взяты значения искомых показателей для возраста 100 лет и представлены в виде графиков их связи как с зональностью территории, так и с континентальностью ее климата (рис. 2.25 и 2.26).

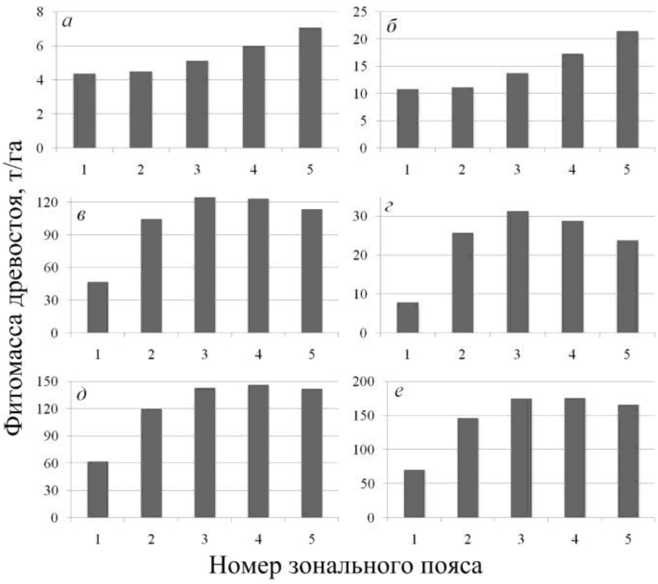


Рис. 2.25. Изменение расчетных показателей фитомассы двухвойных сосен, т/га: хвои (*а*), ветвей (*б*), стволов (*в*), корней (*г*), надземной (*д*) и общей (*е*) в возрасте 100 лет по климатическим поясам при индексе континентальности климата по С.П. Хромову, равном 80%.

Согласно полученным результатам масса хвои и ветвей сосняков монотонно возрастает в направлении от 1-го к 5-му зональным поясам (рис. 2.25 *а, б*), масса стволов и корней изменяется по колоколообразной кривой с максимумом в 3-м зональном поясе (рис. 2.25 *в, г*), а совокупные по фракциям показатели - надземная и общая фитомасса – возрастают от 1-го к 3-му поясу, а затем, хотя и несколько снижаются, но практически выходят на плато (рис. 2.25 *д, е*).

При фиксированном зональном поясе (например, поясе 3) все фракции фитомассы и их совокупные показатели монотонно снижаются в направлении от атлантического и тихоокеанского побережий к полюсу континентальности в Якутии (рис. 2.26).

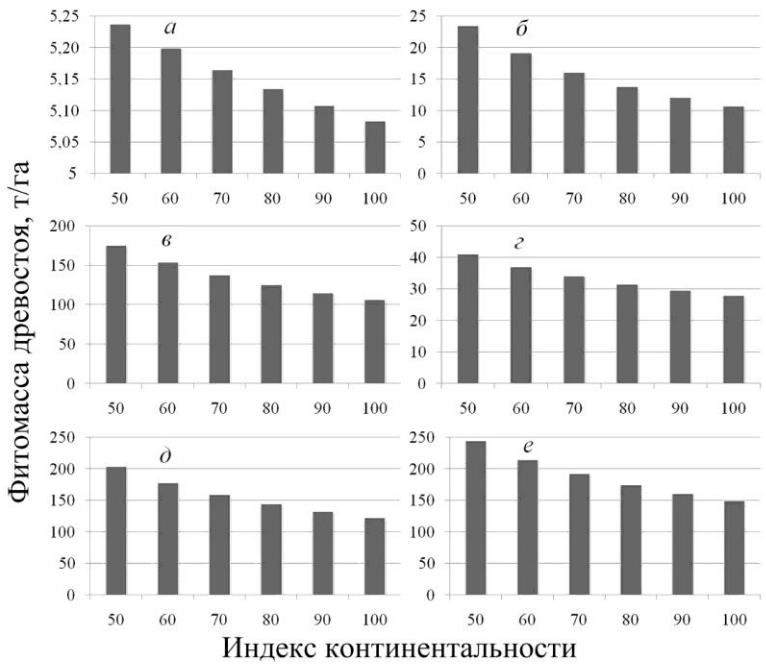


Рис. 2.26. Изменение расчетных показателей фитомассы двухвойных сосен, т/га: хвои (*а*), ветвей (*б*), стволов (*в*), корней (*г*), надземной (*д*) и общей (*е*) в возрасте 100 лет с индексом континентальности, по С.П. Хромову, в южном умеренном климатическом поясе (номер 3 на рис. 2.20).

Необходимо отметить, что, несмотря на различные начальные условия при моделировании фитомассы сосняков на территории Северной Евразии (см. рис. 2.13) и данного анализа на территории всей Евразии (см. рис. 2.25 *д, е* и 2.26 *д,е*), а именно, - на разные базовые карты-схемы климатических градиентов, закономерности климатически обусловленных трендов фитомассы одни и те же. К тому же и алгоритмы моделирования были разными: двухэтапная процедура с включением блоковых фиктивных переменных в первом случае и непосредственное включение в многофакторную модель климатических показателей в качестве независимых переменных – во втором.

Изменение расчетных показателей фитомассы нижнего яруса по трансконтинентальным градиентам, в основном, аналогично изменению надземной и общей фитомассы древостоев, т.е. возрастает в направлении с севера на юг (от 1-го к 5-му зональным поясам), и снижается в направлении от атлантического и тихоокеанского побережий к полюсу континентальности в Якутии (рис. 2.27).

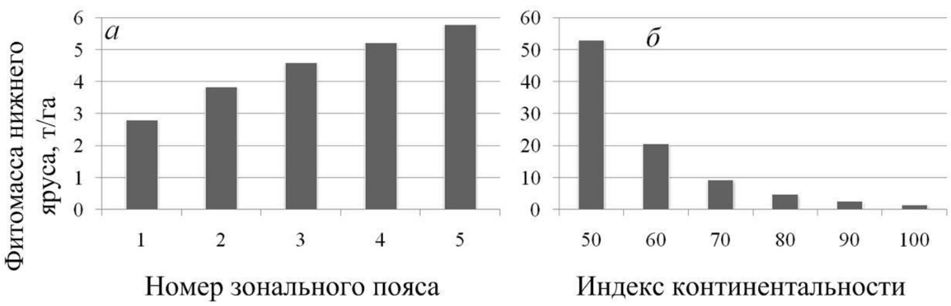


Рис. 2.27. Связь расчетных показателей фитомассы нижнего яруса в возрасте 100 лет с зональной принадлежностью сосняков при индексе континентальности климата, равном 80% (*а*) и с индексом континентальности, по С.П. Хромову, в южном умеренном климатическом поясе (*б*).

Отношение подземной фитомассы к надземной (P_R/P_A), представляет собой важную характеристику устойчивости насаждений (*root:shoot* ratio, или корнелистовая функциональная связь) в разных экологических условиях и активно обсуждается в отечественной (Казарян, 1969; Лир и др., 1974; Ермоленко П., Ермоленко Л., 1981; Оськина, 1982; Усольцев, 1985, 1988) и зарубежной литературе (Melzer, 1962; Brouwer, 1966; Davidson, 1969; Ledig et al., 1970; Gales, 1979; Reynolds, Thornley, 1982; Iwasa, Roughgarden,1984; Ågren, Ingestad, 1987; Wilson, 1988; Groff, Kaplan, 1988; Bartelink, 1998; Leuschner et al., 2007; O'Hara, 2014).

Теоретически величина P_R/P_A у растений данного вида в идентичных условиях среды должна быть генетически закреплённой (Лир и др., 1974), однако постоянство условий среды в реальных условиях практически недостижимо (Davidson, 1969; Brouwer, 1983). Многочисленными экспериментами установлено, что эта величина чрезвычайно чувствительна к условиям среды и снижается по мере улучшения лесорастительных условий (Алексеев, 1975; Оськина, 1982) и с увеличением возраста (Brouwer, 1966; Ермоленко П., Ермоленко Л., 1981).

Высказывается предположение, что растения поддерживают постоянное соотношение между абсорбцией азота корнями и синтезом углеводов ассимилирующим аппаратом (Luckwill, 1960; Troughton, 1960; Ågren, Ingestad, 1987). Ассимиляты распределяются в растении обратно пропорционально интенсивности функционирования корней и листвы, и это обеспечивает сбалансированность «внутренней экономики» (internal economy) растений, которая определяется пропорцией: (масса корней)×(скорость абсорбции)=(масса листвы)×(интенсивность фотосинтеза) (Luckwill, 1960; Troughton, 1960; Davidson, 1969; Thornley, 1972). Однако исследование соотношения P_R/P_A в терминах «функционального равновесия» показало, что такого равновесия на достаточно продолжительных периодах времени не существует (Brouwer, 1983). Тем не менее, глобальный анализ соотношения P_R/P_A в разных типах растительности и разных природных зонах позволил М. Вергеру (Werger, 1983) рассматривать это соотношение как характеристику стратегии растительного покрова при неизменных условиях среды.

В нашем исследовании P_R/P_A изменяется по зональным поясам по колоколообразной кривой с максимумом во 2-м и 3-м зональных поясах и возрастает по мере увеличения континентальности климата (рис. 2.28).

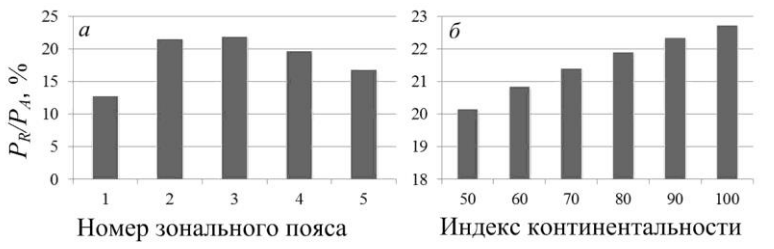


Рис. 2.28. Изменение отношения P_R/P_A в 100-летних сосняках в связи с номером зонального пояса при индексе континентальности, по С.П. Хромову, равном 80% (*а*) и с индексом континентальности , по С.П. Хромову, в южном умеренном климатическом поясе (б).

Отмеченный выше факт увеличения величины P_R/P_A по мере ухудшения условий произрастания находится в противоречии с нашим результатом: доля массы корней в общей в субарктическом поясе существенно меньше, чем в северном умеренном (см. рис. 2.28). Возможная причина этого противоречия – в том, что в первом случае определялась масса лишь скелетных корней, т.е. отмывка тонкой фракции не производилась.

Если сравнить отношение массы корней к надземной на северном и южном пределах произрастания древесных пород с тем же показателем в подзоне средней тайги, то известный ранее факт подтверждается: в лесотундре относительная масса корней лиственницы и ели достигает 1,1 (Деева, 1985, 1987; Игнатенко и др., 1973) и на южном пределе произрастания, в сухой степи у сосны – 0,86-0,90 (Усольцев, 1997). Это существенно выше по сравнению с аналогичным показателем в подзоне средней тайги (0,20-0,26) (Алексеев, 1975; Бобкова, 2001; Ведрова, 2002). Но если взять показатель относительной массы корней не всех, а только их скелетной части (как и определяют массу корней в большинстве случаев), то у сосны в условиях сухой степи вместо 0,86-0,90 получим лишь 0,10-0,20 (Усольцев, 1997), т.е. меньше, чем в таёжной зоне. По-видимому, нечто подобное послужило причиной того, что мы получили (см. рис. 2.28) необычный результат для субарктического и северного умеренного зональных поясов.

Показателен для объяснения данного феномена результат, полученный польскими исследователями сосны обыкновенной 12-летнего возраста трёх происхождений (provenance experiment): из северной, средней и южной частей Европы. Доля корней в общей массе насаждений составила соответственно 22, 19 и 28%. Наименьшая относительная масса корней в средней части Европы объясняется меньшей долей тонкой фракции в зоне оптимума по отношению к экстремальным северной и южной территориям. Но по относительной массе скелетных корней (т.е. за вычетом тонкой фракции) никаких различий по зональному градиенту не выявлено (Oleksyn et al., 1999).

Методика определения фактической массы корней играет решающую роль при зональном анализе их фитомассы, как в абсолютном выражении, так и в относительном. Однако во многих случаях авторы публикаций или умалчивают о применённой ими методике, или описывают ее так, что трудно определить, какая часть массы тонкой фракции (всасывающих корней) ими учтена. А она в условиях сухой степи (Аман-Карагайский бор в Тургайском прогибе) у сосны обыкновенной достигает фантастической величины – 82 (Усольцев, 1988, 1997) и даже 95% (Будаев, 1971) от общей массы корней вместе с пнём и превышает массу хвои в 6-8 раз. А.А. Титлянова и Ю.Л. Цельникер (устное сообщение) полагают, что данные значения массы тонких корней завышены в 4-5 раз и фотосинтетический аппарат не в состоянии обеспечить подобный расход энергии на дыхание тонкой фракции, которая в некоторых случаях достигает 22-28% от количества углерода, ассимилированного при фотосинтезе (Цельникер, 2005). Автор принимал непосредственное участие при определении массы хвои у модельных деревьев, а также массы корней у тех же 22 деревьев в естественных сосняках и культурах Аман-Карагайского бора в возрасте 20-40 лет путем их послойной раскопки и отмывки с применением системы сит разного размера отверстий и гарантирует, что ошибки здесь нет.

Отношение фитомассы нижнего яруса к общей фитомассе древостоя наименьшая во 2-м и 3-м поясах и возрастает в направлениях как к 1-му, так и к 5-му поясам, а в пределах одного зонального пояса монотонно снижается в направлении полюса континентальности климата (рис. 2.29). Относительная фитомасса нижнего яруса, минимальная во 2-м зональном поясе, увеличивается в направлениях к 1-му и 5-му поясам, т.е. древостой в названных направлениях уступает свои продукционные позиции нижнему ярусу. Низкие значения относительной массы нижнего яруса вблизи полюса континентальности, возможно, связаны с преобладанием в районах многолетней мерзлоты сосняков-беломошников, в которых начисто отсутствует травянистая и кустарничковая растительность.

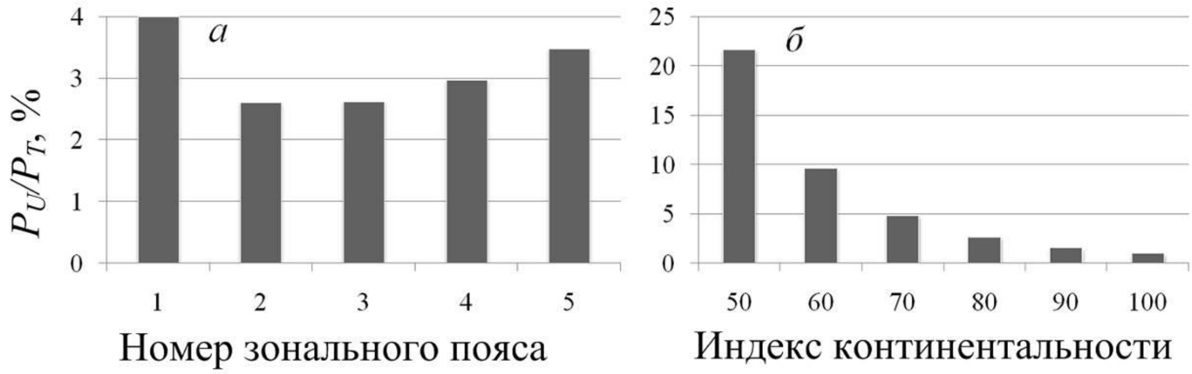


Рис. 2.29. Изменение отношения P_U/P_T в 100-летних сосняках в связи с номером зонального пояса при индексе континентальности, равном 80%, (*а*) с индексом континентальности, по С.П. Хромову, в южном умеренном климатическом поясе (б).

2.3. Насаждения лиственницы (*Larix* Mill.)

2.3.1. Характеристика базы данных о фитомассе лиственничников в лесах Евразии

Для анализа географии биологической продуктивности лиственниц Евразии на уровне насаждений (т/га) нами использованы данные 540 пробных площадей (рис. 2.30) с определениями на них фитомассы (ствол, ветви, хвоя, корни, нижний ярус) разных видов рода *Larix* Mill. (Usoltsev, 2013). Распределение исходных данных по регионам Евразии представлено в табл. 2.3.

Таблица 2.3

Распределение по регионам Евразии пробных площадей, на которых определена фитомасса лиственничников

№	Регион	Вид лиственницы	Систематическое название	Происхождение	Высота над уровнем моря, м	Северная широта	Восточная долгота	Число пробных площадей
1	Центральная Европа, Южные Альпы и Западные Карпаты	Европейская	*L. decidua* Mill.	Культуры, естественные	470-1820	$44^{0}00'$-$57^{0}10'$-	$00^{0}00'$-$16^{0}40'$	11
		Японская	*L. leptolepis* Gord.	Культуры	50	$52^{0}30'$	$00^{0}53'$	2
2	Европейская территория России, от северной тайги до лесостепи	Сукачёва	*L. sukaczewii* N. Dyl.	Культуры	50-105	$51^{0}00'$-$64^{0}00'$	$30^{0}00'$-$63^{0}00'$	59
3	Тургайский прогиб, засушливая степь	Сукачёва	*L. sukaczewii* N. Dyl.	Культуры	100-120	$52^{0}20'$	$64^{0}00'$	10
4	Западная Сибирь, лесотундра в низовьях р. Пур	Сибирская	*L. sibirica* Ldb.	Естественное	25-30	$67^{0}00'$	$78^{0}00'$	11
5	Западная Сибирь, средняя тайга и лесостепь	Сибирская	*L. sibirica*	Естественное, культуры	25-30	$55^{0}00'$-$64^{0}00'$	$70^{0}30'$-$78^{0}00'$	7
6	Средняя Сибирь, от тундры до южной тайги	Гмелина, Чекановского	*L. Gmelinii* (Rupr.) Rupr., *L. czekanovskii* Turcz.	Естественное	70-600	$57^{0}10'$-$72^{0}28'$	$87^{0}00'$-$102^{0}30'$	70
7	Средняя Сибирь, красноярская лесостепь, Западный Саян	Сибирская	*L. sibirica*	Культуры, естественное	25-1000	$52^{0}00'$ $56^{0}13'$	$89^{0}00'$ $95^{0}30'$	68
8	Восточная Сибирь, от северной до южной тайги	Каяндера, Гмелина	*L. cajanderi* Mayr., *L. Gmelinii*	Естественное	220-1160	$60^{0}20'$ $68^{0}00'$	$118^{0}00'$ $145^{0}00'$	59
9	Российское Забайкалье, средняя и южная тайга	Гмелина, Чекановского	*L. Gmelinii*, *L. czekanovskii*	Естественное	500-1400	$51^{0}00'$ $57^{0}00'$	$105^{0}30'$ $126^{0}00'$	41

Продолжение таблицы 2.3

№	Регион	Вид лиственницы	Систематическое название	Происхождение	Высота над уровнем моря, м	Северная широта	Восточная долгота	Число пробных площадей
10	Российский Дальний Восток, от северной тайги до хвойно-широколиственных лесов	Каяндера, Комарова, ольгинская	*L. cajanderi* Mayr., *L. komarovii* Kolesn., *L. olgensis* A.Henry	Естественное	65-900	$45^0$00′ $62^0$00′	$135^0$00′ $160^0$00′	42
11	Монголия	Чекановского, Гмелина	*L. czekanovskii*, *L. Gmelinii*	Естественное	100-1920	$47^0$30′- $49^0$10′	$100^0$00′- $110^0$00′	8
12	Северо-Западный Китай, Синьцзян-Уйгурский район, Алтай	Сибирская, ольгинская	*L. sibirica*, *L. olgensis*	Естественное, культуры	1200-2298	$41^0$12′- $48^0$00′	$81^0$00′- $117^0$40′	10
13	Северо-Восточный Китай, Внутренняя Монголия, Большой Хинган и др.	Гмелина	*L. Gmelinii*	Естественное, культуры	650-1280	$42^0$20′- $52^0$44′	$120^0$00′- $128^0$16′	78
14	Центральный Китай, провинции Шаньси, Сычуань и др.	Принца Рупрехта	*L. Principis-ruprechtii* Mayr	Естественное	1850-4240	$28^0$35′- $37^0$50′	$99^0$10′- $113^0$35′	18
15	Япония, гора Асибету, вулкан Ивате	Японская	*L. leptolepis* Gord.	Культуры	300-1040	$35^0$00′- $43^0$13′	$137^0$00′- $142^0$23′	46
Итого								540

Рис. 2.30. Распределение пробных площадей с измерениями фитомассы (т/га) 540 насаждений лиственницы (род *Larix* Mill.) на территории Евразии.

2.3.2. Анализ структуры фитомассы лиственничников в пессимальных условиях лесотундры и степи

Широко распространенные бореальные и горные леса северного полушария сформированы в основном вечнозелеными видами. Как листопадное хвойное древесное растение, лиственница является обычным видом-лесообразователем в большей части горных и бореальных лесов северного полушария. Лиственничные леса произрастают главным образом в России, из зарубежных стран — в Канаде и небольшими участками в Китае, Японии и стра нах Западной Европы. Основные массивы лиственницы сосредоточены в Сибири, составляя 42 % всех российских лесов по занимаемой площади и 50% - по запасу фитомассы (Kajimoto et al., 2010).

Листопадная форма лиственницы означает ежегодную полную замену всей хвои, тогда как вечнозеленые виды ежегодно заменяют лишь небольшую часть общей ее массы. Затраты углерода, связанные с полной заменой листовой массы, ставят листопадный вид в невыгодные конкурентные условия, особенно в районах вечной мерзлоты с коротким вегетационным периодом. Например, на Камчатке почвенная мерзлота сокращает период жизнедеятельности тонких корней у лиственницы до двух недель в году (Усольцев, 2014*а*).

У лиственницы поверхность хвои в 20 раз больше, чем у сосны, и в шесть раз больше, чем у ели (Дылис, Носова, 1977). Она обладает способностью энергичнее всех пород разлагать углекислоту атмосферы (Иванов, 1936). В условиях полного освещения количество разложенного углекислого газа, приходящегося на 1 кг массы хвои, у ели, пихты и сосны составляет соответственно 39, 59 и 75 % по отношению к аналогичному показателю лиственницы. При этом лиственница отличается наибольшим светолюбием: минимальная освещенность в зоне отмирания кроны составляет у бука, ели, сосны и лиственницы соответственно 1,7; 3,2; 10,5 и 16,7 % от освещенности открытого места (рис. 2.31).

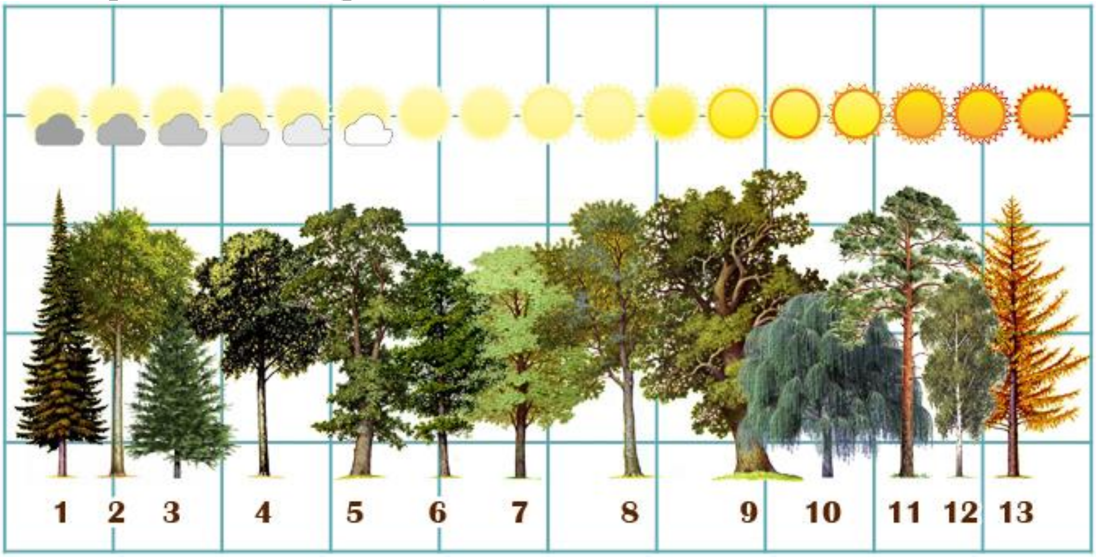


Рис. 2.31. Требования к освещенности у разных пород деревьев: 1- пихта, 2 – бук, 3 – ель, 4 – граб, 5 – вяз, 6 - ольха черная, 7 – клен, 8 – ясень, 9 – дуб, 10 – ива, 11 – сосна, 12 – берёза, 13 - лиственница (http://gornozavodsk.su/?p=5801).

Всё многообразие видов *Larix* на территории Евразии упорядочено по климатическому градиенту, связанному с индексом континентальности (рис. 2.32). Наблюдается последовательная смена видов по градиенту континентальности климата: лиственницы европейская → Сукачева → сибирская → Чекановского → Гмелина → гибридная форма лиственниц Гмелина и Каяндера → Каяндера с индексами континентальности соответственно 30 → 50 → 60 → 75 → 80 → 90 → 100 % (см. рис. 2.15).

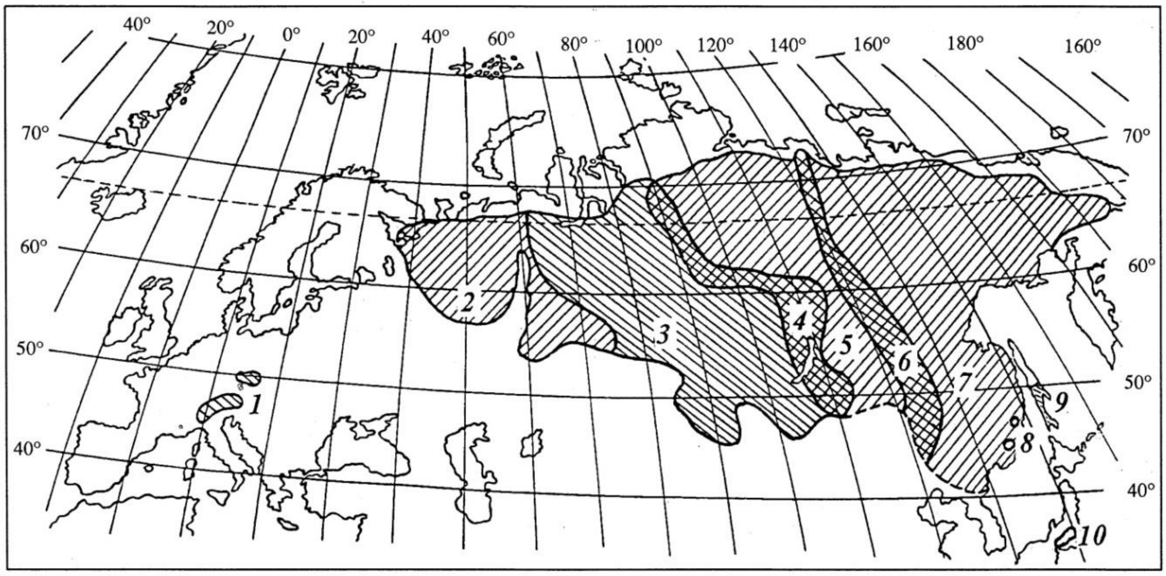


Рис. 2.32. Ареалы видов лиственницы (*Larix*) в Северной Евразии: *L. decidua* Mill. (1); *L. sukaczewii* N. Dyl. (2); *L. sibirica* Ledeb. (3); гибридная форма в полосе контакта ареалов *L. sibirica* и *L. gmelinii* (*L.×czekanovskii* Turcz.) (4); *L. gmelinii* (Rupr.) Rupr. (5); гибридные формы в полосе контакта ареалов *L. gmelinii* и *L. cajanderi* (6); *L. cajanderi* Mayr. (7); *L. maritima* Suk. (8); *L. kurilensis* Mayr. (9); *L. leptolepis* Gord. (10) (Абаимов и др., 1980).

К западу от основного азиатского ареала, на территории Восточной Европы лиственница произрастает главным образом в культуре (за исключением подзоны северной тайги), показывая здесь эталоны продуктивности, и её запасы достигают: на Карельском перешейке в возрасте 183 года – более 1800 $м^3$/га, на Украине в возрасте 90 лет – около 980 $м^3$/га (Яблоков, 1934*а*), в сухой степи Тургайского прогиба (53^0с.ш., 64^0в.д.) в возрасте 40 лет – около 500 $м^3$/га (Усольцев и др., 2014). В то же время, в пределах основного ареала, на многолетней мерзлоте в Якутии запас лиственницы в спелом возрасте редко достигает 100 $м^3$/га (Усольцев, 2001).

Из выше упомянутых «специфических» характеристик лиственницы важнейшей является специфика углеродного баланса, связанная со структурой её фитомассы. Сопоставим названный показатель в пессимальных условиях роста лиственницы: в лесотундре (рис. 2.33-2.35) и степной зоне (рис. 2.36-2.37) Северной Евразии, взяв исходные характеристики фитомассы из опубликованной базы данных (Usoltsev, 2013).

В качестве северного предела привлечены материалы по лесотундре на многолетней мерзлоте: плакоры (67^0 с.ш. и 78^0 в.д.) и надпойменные террасы ($66^0$30' с.ш. и 78^0 в.д.) бассейна реки Нгарки-Хадытояхи – правого притока Пура в его низовьях: 4 естественных лиственничника в возрасте от 45 до 102 лет на плакорах и 13 естественных лиственничников в возрасте от 25 до 350 лет на пойменных террасах (см. рис. 2.33-2.35). Южный предел произрастания лиственницы представлен чистыми 40-41-летними культурами на 10 пробных площадях в островных борах Тургайского прогиба, в условиях засушливой степи (53^0 с.ш., 64^0 в.д.) (см. рис. 2.36- 2.37).

Экологически специфичный полярный пояс на северном пределе ареала лиственницы представляет особый интерес при исследовании ее биологической продуктивности. Леса и редколесья мерзлотной зоны вследствие дефицита тепла отличаются от таежных лесов низкой продуктивностью древостоев, низкими запасами древесины и разреженным древесным пологом (Абаимов, 2004). В лесотундре лиственница тяготеет к рекам, ее продуктивность по поймам и надпойменным террасам соответствует продуктивности таежной зоны.

При этом можно наблюдать резкое различие морфоструктуры древостоев на экотоне *лес-тундра* при переходе от пойменных лиственничников у уреза воды (см. рис. 2.35) к плакорным на многолетней мерзлоте (см. рис. 2.34). Если первые вследствие дренажа и теплового и твердого речного стока (Миронов, Агафонов, 1992) практически не отличаются от аналогичных древостоев таежной зоны, то вторые представлены исключительно низкобонитетными разреженными сообществами на мерзлотных грунтах с маломощным почвенным горизонтом. В нижнем течении р. Пур, где были заложены наши пробные площади, сомкнутые лиственничные насаждения довольно высокой производительности продвигаются по пойме почти до устья реки и встречаются вплоть до Самбурга, достигая северной границы лесотундры. Здесь лиственница составляет 33 % площади лесов.

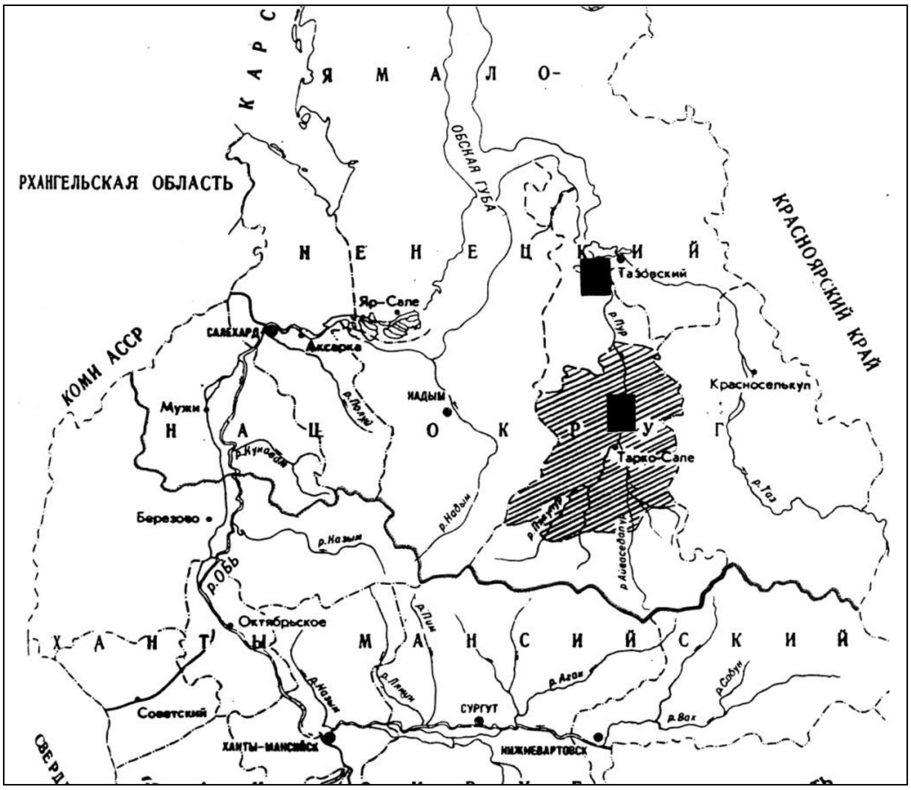


Рис. 2.33. Расположение мест закладки пробных площадей в лиственничниках низовий р. Пур (показаны квадратами).

Рис. 2.34. Типичный «островок» 100-летней лиственницы сибирской в лесотундре на плакорах.

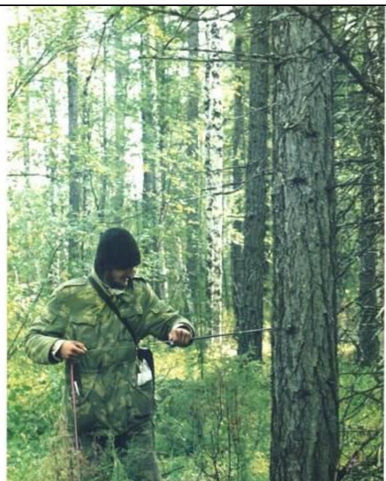


Рис. 2.35. Столетний лиственничник зеленомошно-ягодниковый в пойме р. Пур. Фото В.А. Усольцева.

Рис. 2.36. Расположение реликтовых островных боров в Тургайском прогибе: I – Ара-Карагай, II – Казанбасы, III – Аман-Карагай, IV- Наурзум-Карагай.

Рис. 2.37. Чистые культуры лиственницы, заложенные в начале 1970-х гг. в бывшем Боровском лесхозе бывшей Кустанайской области. Фото: ноябрь 2013 г.

Тургайский прогиб представляет собой область относительного погружения между Уралом и Казахским мелкосопочником. Вследствие более высокого уровня грунтовых вод по отношению к прилегающим степным ландшафтам здесь, несмотря на низкий уровень осадков (около 250 мм в год), произрастает сосна обыкновенная в виде островных боров, как чистых, так и с примесью берёзы и осины. Важной чертой климата является его резкая континентальность с амплитудой максимума и минимума температур 86^0С. Испаряемость в летний период намного превосходит количество выпадающих осадков, что вызывает периодические засухи (Гудочкин, Чабан, 1958). Здесь, на южном пределе распространения лесной растительности, успешно культивируется лиственница, при этом она отличается от сосны более высокой устойчивостью к засухам, характеризуется более мощной корневой системой и не страдает от зимнего физиологического обезвоживания (Верзунов, 1980, 1986).

Таким образом, мы рассматриваем три типа местообитаний (табл. 2.4): два на северном пределе - лиственничники на плакорах и в пойме; третий – в степи Тургайского прогиба.

Таблица 2.4

Показатели надземной фитомассы в абсолютно сухом состоянии лиственничных древостоев, полученные на пробных площадях*

№ п/п	Тип леса и класс бонитета	Состав	*A*, лет	*N*, экз/га	*D*, см	*H*, м	*M*, $м^3$/га	Фитомасса, т/га				
								Pst	P_{bark}	Pbr	Pf	Pa
ЗАПАДНОСИБИРСКАЯ ПРОВИНЦИЯ. Лесотундра, плакоры												
Низовья р. Пур. 67^0 с.ш., 78^0 в.д.												
1	Лиш. V	10Л	45	1740	6,6	7,6	24,2	11,5	1,93	2,56	0,74	14,8
2	Лиш. Va	8Л2Б	102	550	10,9	9,3	25,3	11,1	3,08	1,33	0,33	12,8
3	Лиш. Va	5Л3К2Е	100	677	11,9	9,5	38,0	16,6	4,84	2,82	1,06	20,5
4	Лиш. Va	7Л3Б	100	798	11,1	9,4	40,9	18,7	4,11	4,07	0,88	23,7
ЗАПАДНОСИБИРСКАЯ ПРОВИНЦИЯ. Лесотундра, пойменные террасы												
Низовья р. Пур, р. Нгарка-Хадытояха, Уренгой. 67^0 с.ш., 78^0 в.д.												
1	Злм.-яг. III	7Л2С1Б	25	6993	4,8	7,0	55,4	25,9	4,79	4,16	1,07	31,1
2	Злм.-яг. III	9Л1Б	27	5188	5,1	6,9	42,1	19,8	3,55	3,42	1,29	24,5
3	Злм.-яг. III	10Л	27	8555	5,8	8,0	111	53,1	7,87	6,70	2,43	62,2
4	Злм.-яг. IV	7Л3Б	29	10740	4,7	6,8	77,9	36,3	6,91	5,18	2,00	43,5
5	Пойм. II	10Л	45	1329	15,0	15,2	200	97,3	12,4	9,09	1,79	108,2
6	Злм.-яг. III	7Л3Б	46	7050	7,1	11,0	168	77,6	15,5	4,94	1,99	84,5
7	Баг.-брс. Va	7Л1К1Е1Б	76	7167	7,5	9,2	164	74,5	17,3	8,29	1,80	84,6
8	Баг.-брс. V	3Л3К3Б1Е	80	2100	12,0	13,0	177	82,0	16,4	8,28	2,02	92,3
9	Злм.-яг. IV	8Л1К1Б	100	438	19,0	19,3	121	59,2	8,95	6,06	1,21	66,5
10	Баг.-брс. V	7Л2Б1К	119	1825	14,7	16,3	262	120,1	25,5	9,31	2,65	132,1
11	Баг.-брс. V	6Л3К1Е	230	1195	17,6	16,2	249	111,5	27,6	4,86	1,59	118,0
12	Пойм. III	8Л1Е1Б	260	944	31,3	23,7	446	207,9	39,8	14,1	2,82	224,8
13	Злм.-яг. IV	5Л4К1Е	350	484	24,0	21,0	218	106,2	15,5	9,55	1,29	117,9

№ п/п	Тип леса и класс бонитета	Состав	*A*, лет	*N*, экз/га	*D*, см	*H*, м	*M*, м^3/га	Фитомасса, т/га				
								Pst	P_{bark}	*Pbr*	*Pf*	*Pa*
ТУРГАЙСКИЙ ПРОГИБ. Сухая степь. 53^0 с.ш., 64^{0}в.д.												
1	Св. Ia	10Л	41	1516	19,6	17,3	498	209,9	-	17,2	4,44	231,5
2	Св. Ia	10Л	41	811	21,4	15,5	275	109,2	-	14,9	6,24	130,3
3	Св. Ia	10Л	40	1600	19,2	15,6	410	168,6	-	15,3	6,56	190,5
4	Св. I	10Л	40	1633	18,1	14,4	326	135,5	-	21,5	7,87	164,9
5	Св. I	10Л	40	1825	16,5	15,4	398	167,3	-	15,0	3,65	186,0
6	Св. I	10Л	40	1200	18,9	14,9	297	116,7	-	14,0	4,00	134,7
7	Сух. I,5	10Л	40	2350	16,7	14,8	391	180,1	-	15,7	6,72	202,6
8	Сух. I,5	10Л	40	1750	17,9	14,4	343	142,6	-	22,2	8,14	173,0
9	Сух. II	10Л	40	1950	18,4	16,8	468	228,9	-	21,6	6,26	256,8
10	Сух. II	10Л	40	1475	18,7	15,6	365	143,4	-	17,4	4,94	165,8

*Обозначения: *A* – возраст; *N* – густота; *D* и *H* – средние диаметр и высота; *M* – запас стволовой древесины; *Pst*, *Pbark*, *Pbr*, *Pf* и *Pa* – фитомасса стволов в коре, коры, ветвей, хвои и надземная.

По данным табл. 2.4 можно сделать предварительные выводы о некоторых особенностях продуктивности фитомассы лиственничников в названных местообитаниях. В частности, в III классе возраста надземная фитомасса древостоев лиственницы в степи в 12 раз выше, чем в условиях другой крайности, у Полярного круга на вечной мерзлоте на плакорах, и в 2 раза выше, чем там же, на припойменных террасах. Меньше всего различие лиственничников по фитомассе между сухой степью и лесотундрой на припойменных террасах: в последнем случае, как уже отмечалось, в результате дренажа и теплового стока условия произрастания соответствуют примерно подзоне средней тайги Урала (около III-IV классов бонитета).

Вследствие резко различающихся условий произрастания лиственницы в пойме и на плакоре (см. рис. 2.34 и 2.35) в возрасте 45 лет при близких густотах (1300–1700 деревьев на 1 га) общая фитомасса и масса хвои лиственничников в пойме соответственно в 7 и 2,4 раза выше, чем на плакорах.

Но по сравнению с культурами в степных условиях масса хвои в пойме в 3 раза ниже. При близких густотах в возрасте 40-45 лет лиственничники в лесотундре в пойменных условиях имеют запас стволовой древесины почти в 2 раза меньше, чем в степи, но в 8 раз больше, чем в лесотундре на плакоре.

Изложенное свидетельствует о специфических адаптационных механизмах лиственницы, наличие которых называют «интригующей загадкой» (Gower, Richards, 1990). И.А. Банникова с соавторами (1999) видят биологический смысл этих адаптаций в том, что в крайних условиях существования, когда «энергетическая цена» жизнедеятельности растёт, наиболее устойчивы те виды, которые поглощают максимум энергии и имеют возможность тратить больше энергии для роста.

2.3.3. Трансконтинентальные климатические градиенты фитомассы лиственничников Евразии

Первые сопоставления биопродуктивности лесных насаждений на глобальном уровне осуществлялись по данным небольшого числа пробных площадей, которые усреднялись для того или иного типа леса по растительным формациям и экстраполировались на последние без учета возраста и морфоструктуры древесных ценозов (Родин, Базилевич, 1965; Базилевич, 1993). Поэтому Н.И. Базилевич (1993) пишет о трудностях, испытываемых ею при генерализации закономерностей распределения фитомассы лесов на территории Северной Евразии.

Первая попытка географического анализа базы данных о фитомассе лиственничников была осуществлена для территории только северной части Евразии с кодированием экорегионов блоковыми фиктивными переменными (Усольцев, 2001). Исходные данные фитомассы лиственничников в количестве 390 определений, позаимствованых из 80 источников, были распределены по трём поясам. Выделены полярный и таёжный поясы, причем полярный подразделён на два разных местообитания – плакоры и речные поймы, - и в каждом исследована динамика фитомассы лиственничников в связи с индексом континентальности по В. Ценкеру. Установлено, что по всем трём поясам надземная и общая фитомасса лиственничников снижается по мере приближения к полюсу континентальности (рис. 2.38).

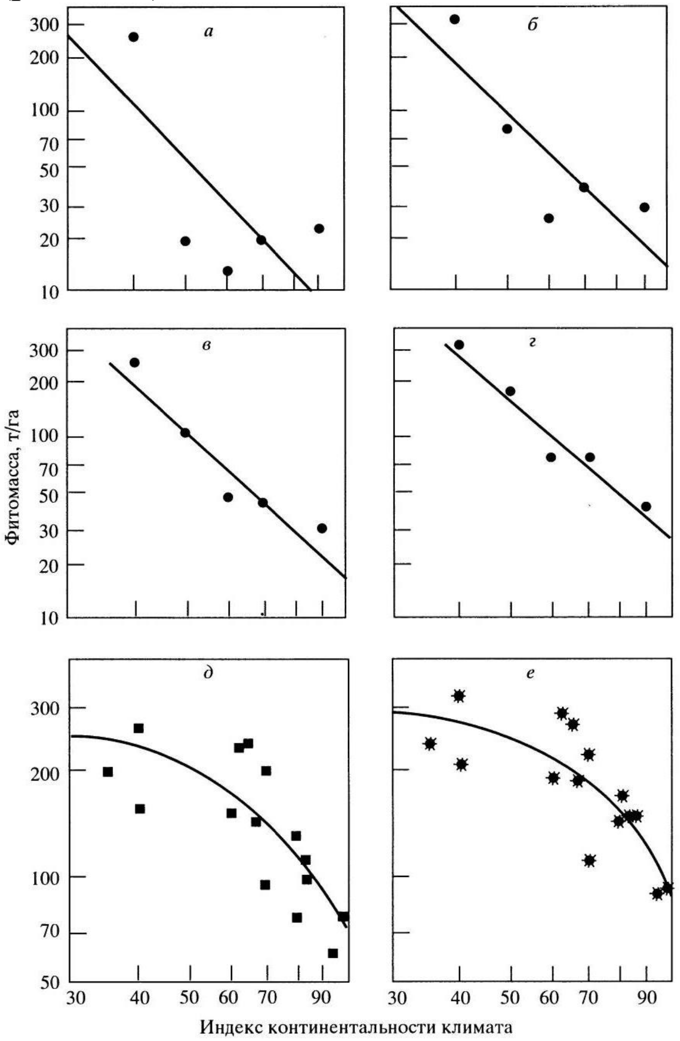


Рис. 2.38. Связь расчетных показателей фитомассы лиственничников Северной Евразии, приведенной к возрасту древостоев 100 лет, с индексом континентальности климата по В. Ценкеру (Усольцев, 2001): *а* и *б* – полярный пояс, плакорные (горные местообитания), соответственно надземная и общая фитомасса; *в* и *г* – полярный пояс, пойменные и долинные местообитания, соответственно надземная и общая фитомасса; *д* и *е* – таёжная зона Евразии (за вычетом полярного пояса Сибири и Дальнего Востока), соответственно надземная и общая фитомасса.

Соотношение надземной и подземной фитомассы существенно изменяется по обоим климатическим градиентам. Если в Восточной Европе (*IC* = 40 %) отношение подземной фитомассы к надземной в таёжной зоне, полярном поясе в пойме и полярном на плакорах составляет соответственно 0,17; 0,46 и 0,71, то в Восточной Сибири (*IC* = 90%) – 0,37; 0,52 и 0,80, т. е. доля корней увеличивается по мере возрастания жесткости лесорастительных условий как в направлении с юга на север, так и в направлении от океанических побережий к полюсу континентальности (табл. 2.5).

Как уже упоминалось, в настоящем исследовании использована база данных в количестве 540 определений (см. табл. 2.3), существенно дополненная материалами по Китаю. Все пробные площади объединены для всего рода *Larix* и структурированы в географическом плане. Совместный анализ разных видов лиственницы вызван невозможностью произрастания одного и того же древесного вида на всей территории Евразии, в результате чего ареалы того или иного древесного вида в пределах рода *Larix* приурочены к определенным экорегионам (например, *L. decidua* Mill., *L. Gmelinii* (Rupr.) Rupr. и *L. Principis-ruprechtii* Mayr).

Таблица 2.5

Соотношения фракций фитомассы лиственничников Северной Евразии в возрасте 100 лет в связи с индексом континентальности климата

Фракции фитомассы	Индекс континентальности					
	40	50	60	70	80	90
Плакоры полярного пояса						
Надземная *Pabo*, т/га	104	54	31	20	14	10
Подземная *Proot*, т/га	74	40	25	16	11	8
Отношение *Proot : Pabo*	0,71	0,74	0,80	0,80	0,80	0,80
Поймы полярного пояса						
Надземная *Pabo*, т/га	200	110	68	45	32	23
Подземная *Proot*, т/га	92	53	34	23	16	12
Отношение *Proot : Pabo*	0,46	0,48	0,50	0,50	0,50	0,52
Таёжная зона						
Надземная *Pabo*, т/га	236	201	165	134	107	86
Подземная *Proot*, т/га	40	40	38	37	34	32
Отношение *Proot : Pabo*	0,17	0,20	0,23	0,28	0,32	0,37

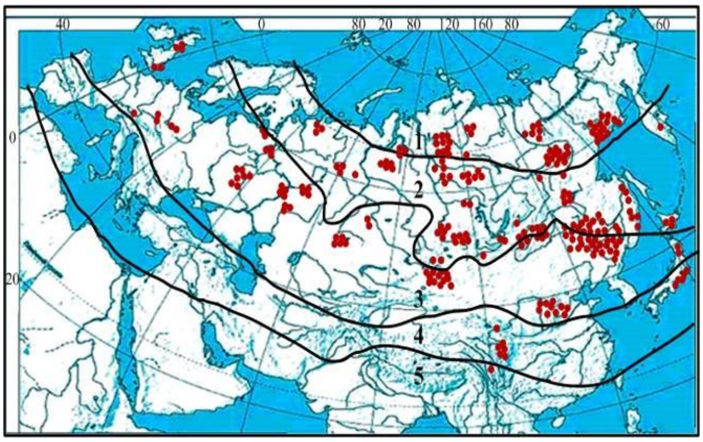


Рис. 2.39. Распределение пробных площадей, на которых определена фитомасса лиственничников, по зональным поясам: 1 – субарктический, 2 – северный умеренный, 3 – южный умеренный, 4 - субтропический, 5 – субэкваториальный (Алисов, Полтараус, 1974; Базилевич, Родин, 1967).

С целью выявления закономерностей в изменении фитомассы лиственничных лесов на территории Евразии по двум климатическим градиентам каждая пробная площадь, на которой было выполнено определение фитомассы насаждений, позиционирована по зональным поясам (от 1-го до 5-го) на карте-схеме Евразии (рис. 2.39) и соотнесена с индексом континентальности на карте-схеме изоконт (**рис. 2.40**), рассчитанных по В. Ценкеру.

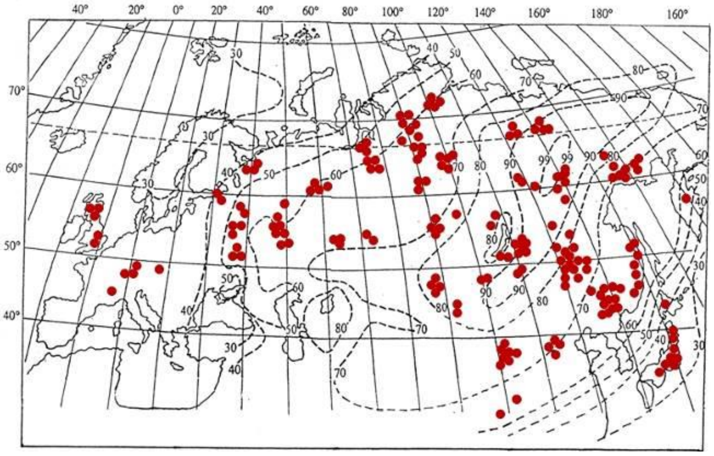


Рис. 2.40. Карта-схема изолиний континентальности климата Евразии, рассчитанных А.А. Борисовым (1967) по упрощенной формуле В. Ценкера с нанесенным положением пробных площадей, на которых выполнено определение фитомассы лиственничных насаждений.

По массиву исходных данных в количестве 540 определений выполнен многофакторный регрессионный анализ климатической ординации запаса стволовой древесины и фитомассы лиственничных насаждений согласно рекурсивной системе уравнений с тем отличием от аналогичных уравнений для сосняков (2.4), что в данном случае вместо карты-схемы С.П. Хромова использована карта-схема, построенная по В. Ценкеру.

$$N = \mathrm{f}(A, Zon, ICC) \rightarrow M = \mathrm{f}(A, N, Zon, ICC) \rightarrow Pi = \mathrm{f}(A, N, M, Zon, ICC), \quad (2.5)$$

где ICC – индекс континентальности климата по В. Ценкеру, %.

В показатели надземной P_A и общей P_T фитомассы входит только фитомасса древостоя (без нижнего яруса). Посредством регрессионного анализа получена характеристика системы уравнений (2.5), приведенная в **табл. 2.6**.

Таблица 2.6

Характеристика системы уравнений (2.5)

Зависимые переменные	Константы и независимые переменные уравнений (2.5)					
	a_0	$a_1(\ln A)$	$a_2(\ln A)^2$	$a_3(\ln N)$	$a_4(\ln N)^2$	$a_5(\ln M)$
$\ln(N)$	3,7817	-1,7388	0,0899	-	-	-
$\ln(M)$	-2,5694	3,1078	-0,2815	0,2645	-	-
$\ln(P_S)$	-0,8444	-0,1810	0,0215	-0,0294	-	0,9877
$\ln(P_B)$	3,2133	-1,4283	0,1472	-	-	0,6936
$\ln(P_F)$	1,5344	-1,7994	0,1751	0,1757	-0,0200	0,6235
$\ln(P_R)$	0,2610	0,1431	-	0,1703	-	0,7333
$\ln(P_A)$	0,7916	-0,5184	0,0583	-	-	0,9094
$\ln(P_T)$	1,6132	-0,6349	0,0745	-	-	0,9073
$\ln(P_U)$	-1,5300	-3,0158	0,4768	0,4523	-	-0,8361

Продолжение таблицы 2.6

	$a_6\ln(Zon)$	$a_7(\ln Zon)^2$	$a_8\ln(ICC)$	R^2	SE
$\ln(N)$	-0,5359	-	0,5831	0,566	0,59
$\ln(M)$	2,0589	-0,5801	-0,3654	0,541	0,56
$\ln(P_S)$	0,1086	-0,1255	0,1435	0,985	0,15
$\ln(P_B)$	0,6134	-0,5145	-0,2752	0,768	0,41
$\ln(P_F)$	0,3759	-0,3007	0,1604	0,707	0,53
$\ln(P_R)$	0,0539	-0,2484	-0,2959	0,764	0,38
$\ln(P_A)$	0,2273	-0,2042	0,0599	0,975	0,18
$\ln(P_T)$	0,1043	-0,1859	-0,0113	0,955	0,19
$\ln(P_U)$	2,6248	-0,6158	2,1051	0,607	0,68

Путем последовательного табулирования системы уравнений, приведенных в табл. 2.6, получены возрастные тренды искомых величин для каждого зонального пояса и в пределах его – для индексов континентальности климата территории в пределах от 35 до 95 % (приложение 2). С расчетных возрастных трендов взяты значения фитомассы фракций в возрасте 100 лет и построены графики их зависимости от соответствующих значений индекса континентальности в зональном поясе 3 и графики зависимости тех же значений фитомассы при индексе континентальности климата, равном 75%, от порядкового номера зонального пояса (рис. 2.41-2.43).

При фиксированном индексе континентальности наблюдается монотонное увеличение надземной фитомассы в направлении от 1-го зонального пояса к 4-му с незначительным снижением в 5-м поясе (см. рис. 2.41). Представленные графики показывают монотонное снижение надземной фитомассы древостоев лиственницы и соответственно увеличение фитомассы нижнего яруса в направлении от океанических побережий к полюсу континентальности. В условиях повышенной континентальности климата древостой уступает свои продукционные позиции в фитоценозе нижнему ярусу, и по мере снижения фитомассы древесного яруса повышается фитомасса нижнего и наоборот (см. рис. 2.42-2.43).

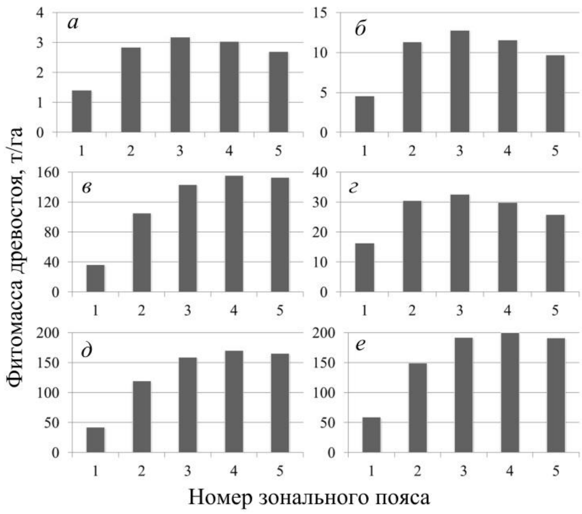


Рис. 2.41. Изменение расчетных показателей фитомассы лиственницы, т/га: хвои (*а*), ветвей (*б*), стволов (*в*), корней (*г*), надземной (*д*) и общей (*е*) в возрасте 100 лет по климатическим поясам при индексе континентальности климата по В. Ценкеру, равном 75%.

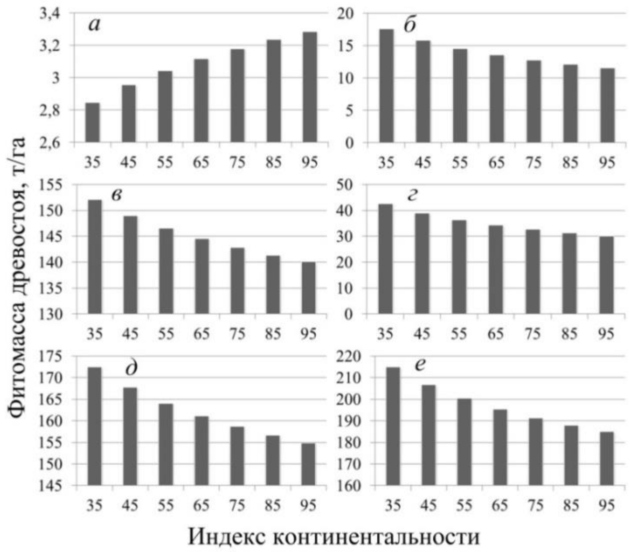


Рис. 2.42. Изменение расчетных показателей фитомассы лиственницы, т/га: хвои (*а*), ветвей (*б*), стволов (*в*), корней (*г*), надземной (*д*) и общей (*е*) в возрасте 100 лет с индексом континентальности, по В. Ценкеру, в южном умеренном климатическом поясе (номер 3 на рис. 2.20).

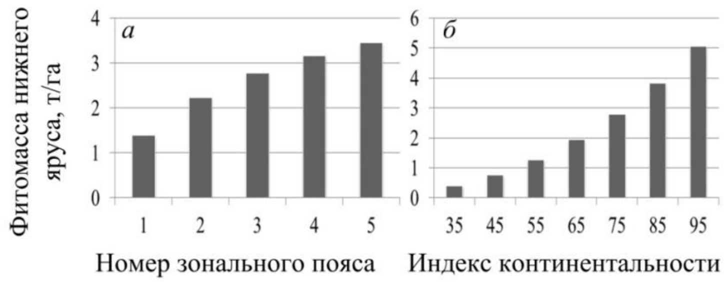


Рис. 2.43. Связь расчетных показателей фитомассы нижнего яруса в возрасте 100 лет с зональной принадлежностью лиственничников при индексе континентальности климата, равном 75% (*а*) и с индексом континентальности, по В. Ценкеру, в южном умеренном климатическом поясе (*б*).

Отношение P_R/P_A в 100-летнем возрасте 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 (рис. 2.44). Отношение фитомассы нижнего яруса к общей фитомассе древостоя возрастает в направлении к полюсу континентальности в пределах одного зонального пояса, а при фиксированном индексе континентальности снижается в направлении от 1-го ко 2-му зональному поясу, а затем к 5-му поясу существенно увеличивается (рис. 2.45).

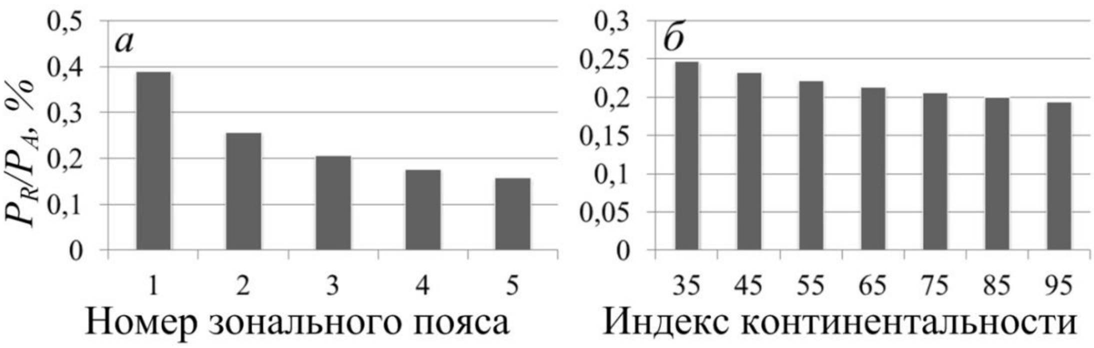


Рис. 2.44. Изменение отношения P_R/P_A в 100-летних лиственничниках в связи с номером зонального пояса при индексе континентальности, по В. Ценкеру, равном 75% (*а*) и с индексом континентальности в южном умеренном климатическом поясе (б).

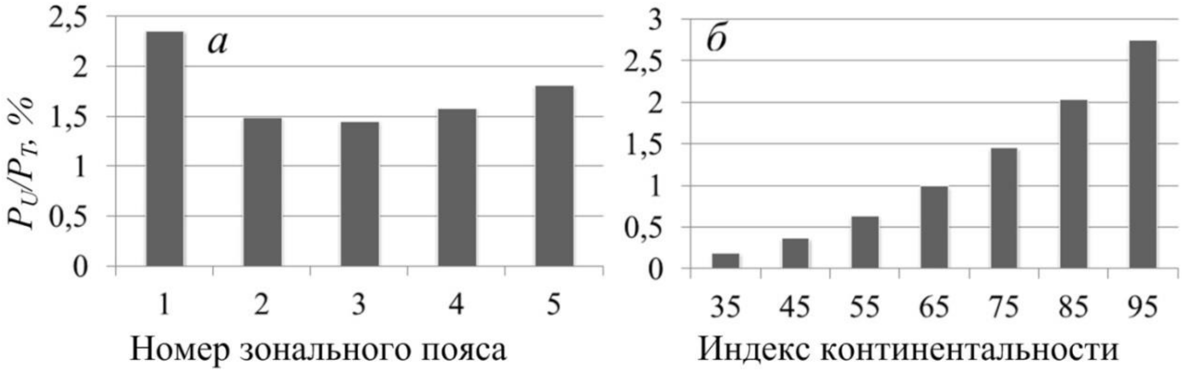


Рис. 2.45. Изменение отношения P_U/P_T в 100-летних лиственничниках в связи с номером зонального пояса при индексе континентальности, равном 75%, (*а*) с индексом континентальности в южном умеренном климатическом поясе (б).

2.4. Насаждения ели и пихты (*Picea* Dietr. и *Abies* Mill.)

2.4.1. Характеристика базы данных о фитомассе елово-пихтарников в лесах Евразии

Известно, что темнохвойные леса бореальной зоны в значительной степени представлены смешанными елово-пихтовыми древостоями: ель и пихта обычно растут совместно с преобладанием той или другой породы. Специальным сравнительным исследованием ельников с примесью пихты (с долей участия ели от 60 до 90%) и пихтарников с примесью ели (с долей участия пихты от 60 до 90%) в условиях Урала не выявлено статистически значимого различия биологической продуктивности тех и других в возрастном диапазоне от 20 до 130 лет (Усольцев и др., 2012).

Нет различий между елью и пихтой и на уровне дерева. На основе сформированной базы данных о фитомассе 926 и 109 модельных деревьев соответственно ели (*Picea* L.) и пихты (*Abies* L.), произрастающих в лесах Евразии, установлено, что у деревьев равного возраста и одинаковых размеров нет статистически значимых различий ели и пихты как по абсолютной величине фитомассы, так и по их фракционной структуре (Усольцев и др., 2015*в*). Ещё раньше Г. Бургером в Швейцарских Альпах было установлено отсутствие различия массы кроны у равновеликих деревьев ели европейской и пихты белой (Burger, 1939*a*. С. 36). С учетом сказанного в ходе нашего исследования сформирована единая база данных о фитомассе насаждений ели и пихты, как с преобладанием той или другой из названных пород, так и чистых ельников и пихтарников (табл. 2.7).

Таблица 2.7

Распределение количества пробных площадей с определениями фитомассы елово-пихтарников (т/га) по видам и странам

Преобладающий вид	Систематическое название	Страна	Количество пробных площадей
Ель европейская	*Picea abies* (L.) H.Karst.	Австрия, Белоруссия, Бельгия, Болгария, Германия, Дания, Италия, Латвия, Литва, Норвегия, Россия, Словакия, Украина, Финляндия, Франция, Чехия, Швеция, Эстония, Япония	554
Е. аянская	*P. jezoensis* (S.&Z.) Carrièr	Китай, Россия	190
Е. сибирская	*P. obovata* L.	Россия	144
Е. Шренка	*P. schrenkiana* F. & C.A.Mey.	Казахстан, Китай	58
Е. ситхинская	*P. sitchensis* (Bong.) Carrière	Великобритания, Ирландия	12
Е. пурпурная	*P. purpurea* Masters	Китай	4
Е. восточная	*P. orientalis* Link	Грузия, Россия	4
Е. корейская	*P. koraiensis* Nakai	Япония	2
Пихта сибирская	*Abies sibirica* L.	Россия	143
П. китайская колючая	*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.	Китай	97
П. европейская	*A. alba* Mill.	Италия, Румыния, Украина	65
П. Вича	*A. veitchii* Lindl.	Япония	28
П. белокорая	*A. nephrolepis* (Trautv.) Maxim.	Россия	12
П. сильная	*A. firma* Sieb. et Zucc.	Япония	11
П. сахалинская	*A. sachalinensis* (Schmidt.) Mast.	Япония	8
П. замечательная	*A. spectabilis* (D.Don) Mirb.	Непал	6
П. кавказская	*A. nordmanniana* (Steven) Spach.	Россия	5
Итого			1343

Сформированная база данных о фитомассе елово-пихтарников Евразии состоит из 1343 определений на пробных площадях, в том числе 770 – в насаждениях с преобладанием ели и 373 – в насаждениях с преобладанием пихты (Usoltsev, 2013). На республики бывшего СССР приходится 776 пробных площадей (около 58%), в том числе на Россию – 565 (около 42%). Распределение пробных площадей с определениями фитомассы насаждений на карте-схеме Евразии показано на рис. 2.46, а по древесным видам и странам - в табл. 2.7.

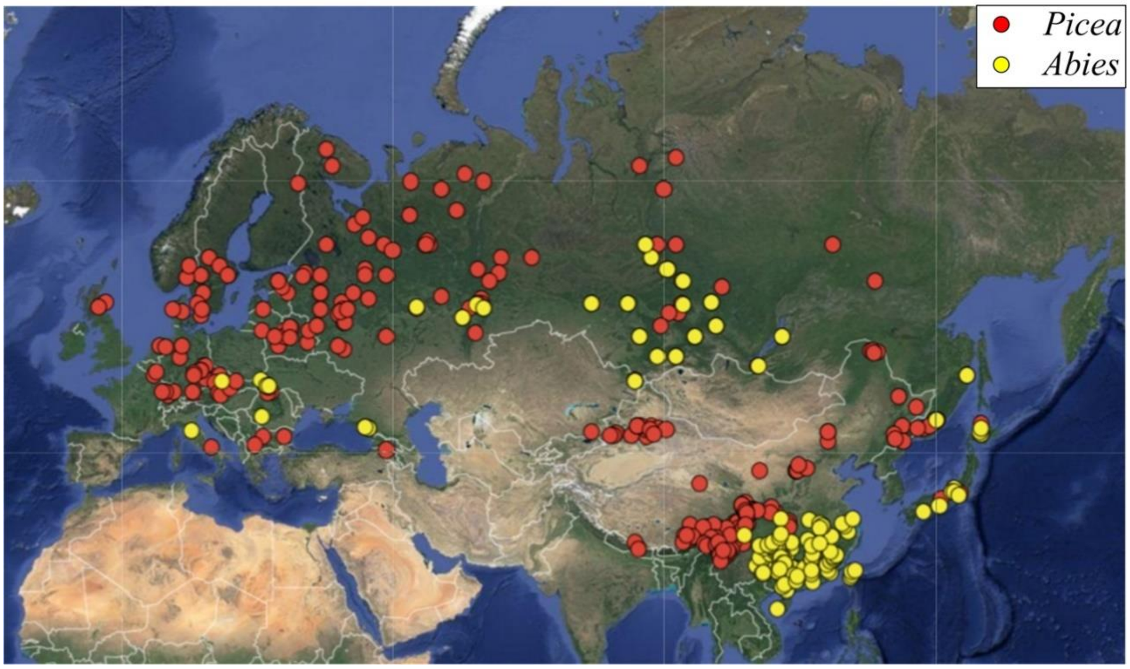


Рис. 2.46. Распределение пробных площадей с измерениями фитомассы (т/га) 1343 елово-пихтовых насаждений на территории Евразии.

2.4.2. Трансконтинентальные климатические градиенты фитомассы елово-пихтарников Евразии

Как и в предыдущем случае, географический анализ фитомассы еловых и пихтовых насаждений в первом варианте был осуществлен для территории только Северной Евразии (Усольцев, 1998, 2001, 2007), поскольку для всей Евразии данных тогда не было. Породы анализировались раздельно. Трансконтинентальные регрессии фитомассы рассчитывались в два этапа с применением блоковых фиктивных переменных (Дрейпер, Смит, 1973).

Для ельников Северной Евразии зональный градиент фитомассы был совмещён с картой-схемой среднемесячных значений суммы эффективных температур выше +5°С по С. Тукканену (см. рис. 2.12), а градиент фитомассы по континентальности климата - с картой-схемой изоконт, построенной А.А. Борисовым (1967) по формуле Ценкера (см. рис. 2.15).

В результате регрессионного анализа исходных данных фитомассы ельников, приведённых к возрасту 100 лет, установлено снижение величины фитомассы как по мере уменьшения суммы эффективных температур (в северном направлении), так и по мере приближения к полюсу континентальности в Якутии от атлантического и тихоокеанского побережий (рис. 2.47).

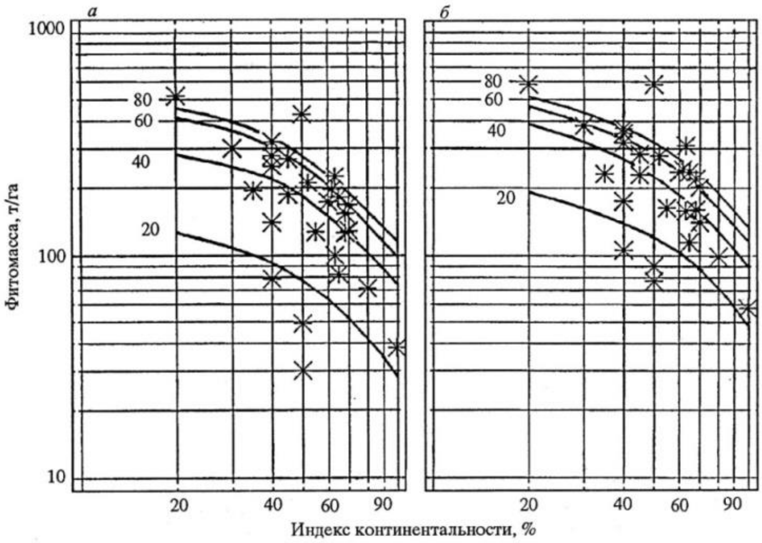


Рис. 2.47. Связь расчетных показателей надземной (а) и общей (б) абсолютно сухой фитомассы ельников Северной Евразии в возрасте 100 лет с индексом континентальности климата, по В. Ценкеру, и суммой эффективных температур (^{0}С), обозначенной цифрами (Усольцев, 2007).

Географический анализ фитомассы пихтарников был выполнен также с применением блоковых фиктивных переменных, но только по градиенту континентальности климата по С.П. Хромову (см. рис. 2.18). Было установлено статистически значимое снижение надземной и общей фитомассы пихтарников в связи с повышением континентальности климата (рис. 2.48).

Настоящим исследованием охвачена территория всей Евразии, включая Китай. Материалы пробных площадей, представленные в табл. 2.3, объединены для ели и пихты в один исходный массив, структурированный в географическом плане. Фактические значения фитомассы 1343 елово-пихтовых насаждений (см. рис. 2.46) соотнесены с пятью климатическими (зональными) поясами (рис. 2.49), а также с индексами континентальности территории Евразии по С.П. Хромову (рис. 2.50), путем нанесения координат каждой пробной площади на упомянутые карты-схемы.

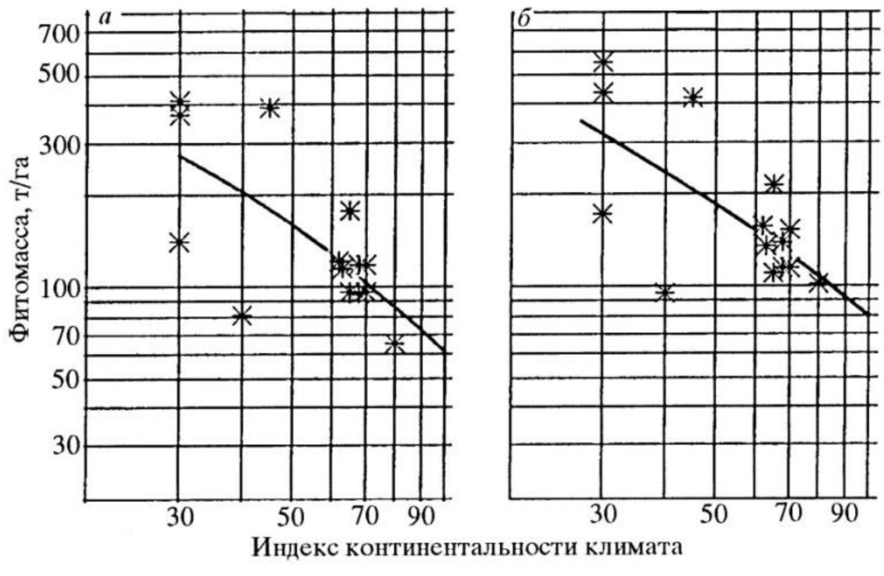


Рис. 2.48. Связь расчетных показателей надземной (а) и общей (б) абсолютно сухой фитомассы пихтарников Северной Евразии в возрасте 100 лет с индексом континентальности климата, по С.П. Хромову (Усольцев, 2001).

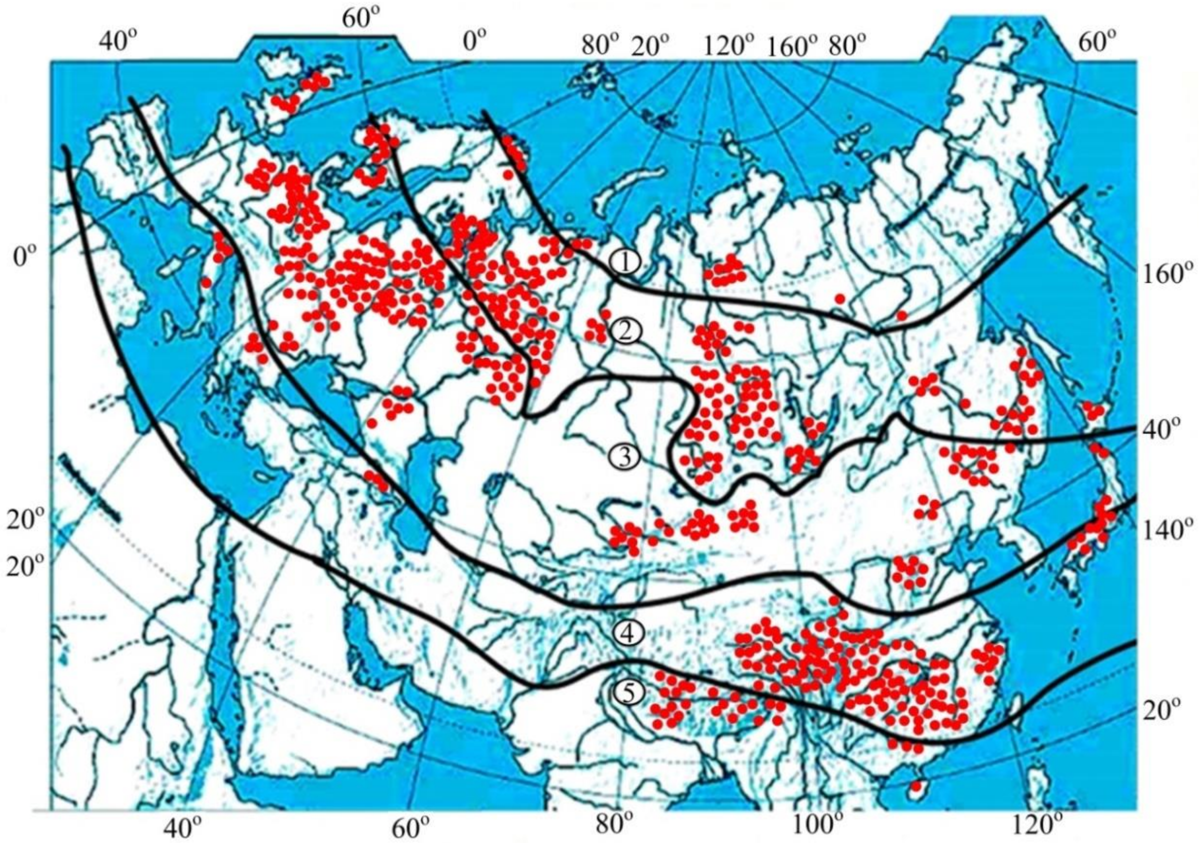


Рис. 2.49. Распределение пробных площадей, на которых определена фитомасса елово-пихтовых насаждений (т/га) Евразии. Обозначения см. на рис. 2.20.

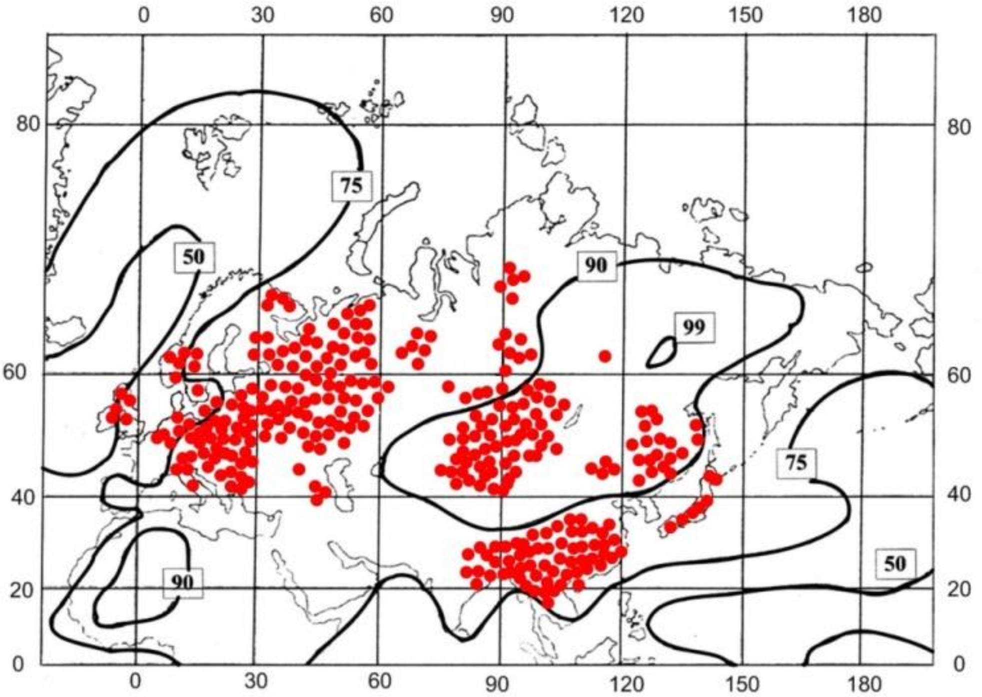


Рис. 2.50. Карта-схема изолиний континентальности климата Евразии (Хромов, 1957) с нанесенным положением пробных площадей, на которых выполнено определение фитомассы елово-пихтовых насаждений (т/га).

По результатам совмещения сформирован массив исходных данных и рассчитана система связанных (рекурсивных) уравнений (2.4), структура которой аналогична той, что использована выше при моделировании климатических градиентов фитомассы сосняков. Характеристика полученных уравнений приведена в табл. 2.8.

Таблица 2.8

Характеристика уравнений (2.4) для елово-пихтовых насаждений Евразии

Зависимые перемен-ные	Константы и независимые переменные					
	a_0	a_1 (ln$A$)	a_2(ln$A$)^2	a_3(ln$N$)	a_4(ln$N$)^2	a_5(ln$M$)
ln (N)	4,5618	-1,7526	0,1043	-	-	-
ln (M)	1,6064	4,8673	-0,5070	-0,0513	-	-
ln (P_S)	0,2418	0,4991	-0,0496	0,0431	-	0,9646
ln (P_B)	2,2327	0,0704	-	0,1403	-0,0163	1,1627
ln (P_F)	6,9741	-0,0546	-	0,2155	-0,0183	0,8913
ln (P_R)	432	0,2097	-	0,1234	-	0,8063
ln (P_A)	3,2649	0,0645	-	0,0502	-	0,9736
ln (P_T)	3,8273	0,0996	-	0,0434	-	0,9758
ln (P_U)	-9,0813	-3,5192	0,4513	0,0877	-	0,1648

Продолжение таблицы 2.8

Зависимые переменные	Константы и независимые переменные				R^2	SE
	a_6(ln$M$)^2	$a_7$ln (Zon)	a_8(lnZon)^2	$a_9$ln($ICKh$)		
ln (N)	-	-0,5658	-	0,3627	0,555	0,58
ln (M)	-	1,9093	-0,4083	-1,9991	0,654	0,54
ln (P_S)	-	0,0955	-0,0896	-0,4966	0,984	0,16
ln (P_B)	-0,0574	1,5001	-0,9012	-1,1131	0,848	0,39
ln (P_F)	-0,0433	1,7634	-0,9477	-1,9892	0,735	0,43
ln (P_R)	-	0,6548	-0,4630	-1,4362	0,910	0,37
ln (P_A)	-0,0148	0,5686	-0,3352	-0,8642	0,972	0,18
ln (P_T)	-0,0181	0,7007	-0,4200	-0,9630	0,974	0,20
ln (P_U)	-	-3,2494	2,0896	3,7656	0,397	0,63

Соотношение фактических и полученных по уравнениям (2.4) значений анализируемых показателей показано на рис. 2.51-2.53.

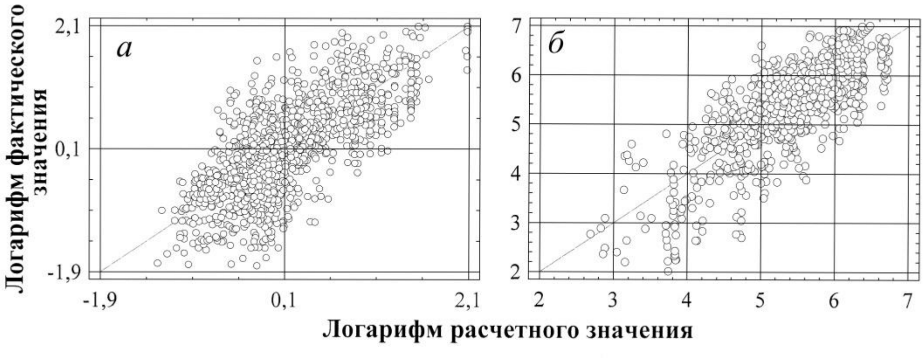


Рис. 2.51. Соотношение фактических и расчетных значений N (*а*) и M (*б*), полученных согласно уравнениям (2.4) для елово-пихтовых насаждений Евразии.

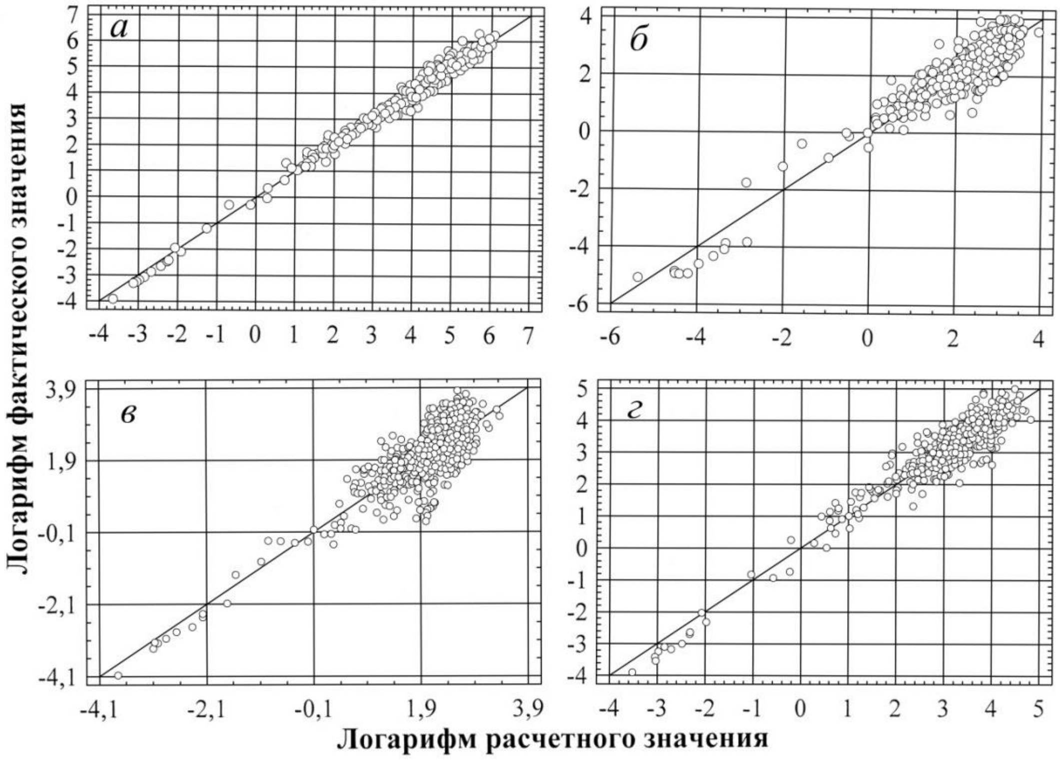


Рис. 2.52. Соотношение фактических и расчетных значений P_S (*а*), P_B (*б*), P_F (*в*) и P_R (*г*), полученных согласно уравнениям (2.4) для елово-пихтовых насаждений Евразии.

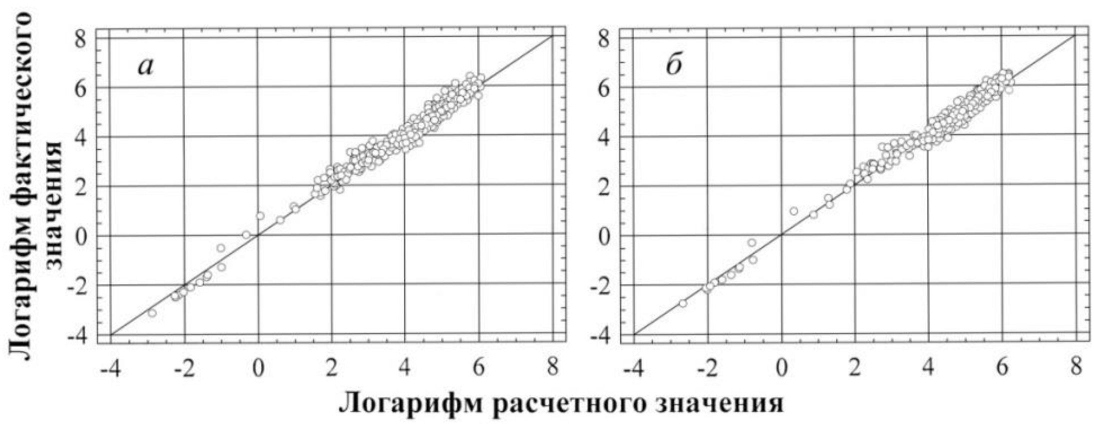


Рис. 2.53. Соотношение фактических и расчетных значений P_A (*а*) и P_T (*б*), полученных согласно уравнениям (2.4) для елово-пихтовых насаждений Евразии

Уравнения таблицы 2.4 протабулированы в последовательности, показанной стрелками, по задаваемым значениям возраста в диапазоне от 10 до 200 лет. Из полученной таблицы взяты значения искомых показателей для возраста 100 лет и представлены в виде графиков их связи как с зональностью территории, так и с континентальностью ее климата (рис. 2.54 и 2.55).

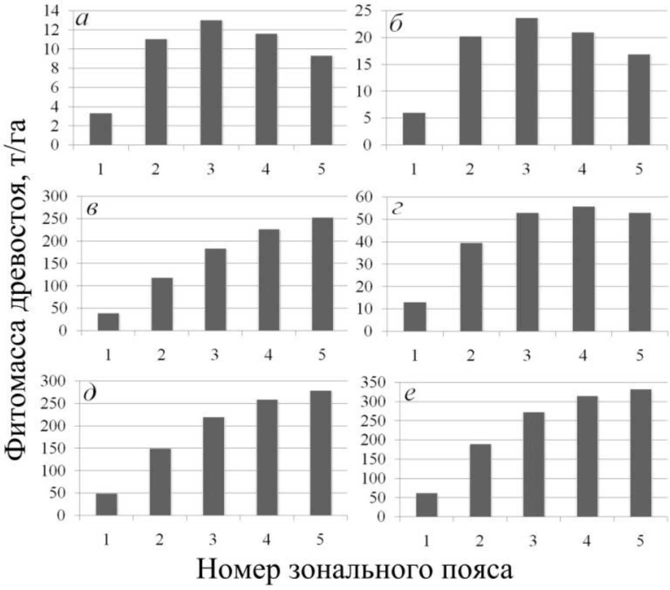


Рис. 2.54. Изменение расчетных показателей фитомассы елово-пихтарников, т/га: хвои (*а*), ветвей (*б*), стволов (*в*), корней (*г*), надземной (*д*) и общей (*е*) в возрасте 100 лет по климатическим поясам при индексе континентальности климата по С.П. Хромову, равном 80%.

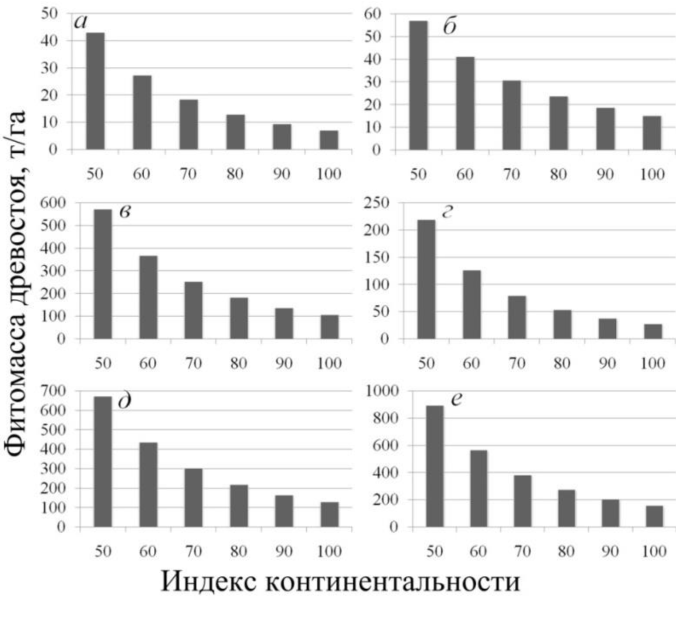


Рис. 2.55. Изменение расчетных показателей фитомассы елово-пихтарников, т/га: хвои (*а*), ветвей (*б*), стволов (*в*), корней (*г*), надземной (*д*) и общей (*е*) в возрасте 100 лет с индексом континентальности, по С.П. Хромову, в южном умеренном климатическом поясе (номер 3 на рис. 2.20).

Согласно полученным результатам, масса хвои и ветвей елово-пихтарников изменяется по колоколообразной кривой с максимумом в 3-м зональном поясе (рис. 2.54 *а, б*), а масса стволов и корней, надземная и общая фитомасса монотонно возрастает в направлении от 1-го к 5-му зональным поясам (рис. 2.54 *в, г, д, е*).

При фиксированном зональном поясе (пояс 3) все фракции фитомассы и её совокупные показатели в елово-пихтарниках, как и в сосняках, монотонно снижаются в направлении от атлантического и тихоокеанского побережий к полюсу континентальности в Якутии (рис. 2.55).

Необходимо отметить, что, несмотря на разные алгоритмы расчётов и различия в начальных условиях при моделировании фитомассы елово-пихтарников на территории Северной Евразии (см. рис. 2.47 и 2.48) и данного анализа на территории всей Евразии (см. рис. 2.54 *д, е* и 2.55 *д, е*), а именно, - на разные базовые карты-схемы зонального градиента и разные географические диапазоны при анализе изменения фитомассы в связи с континентальностью климата, закономерности климатически обусловленных трендов фитомассы одни и те же.

Изменение расчетных показателей фитомассы нижнего яруса по трансконтинентальным градиентам елово-пихтарников (рис. 2.56) отличается от таковых для сосняков (см. рис. 2.27), т.е. не повторяет закономерности изменения надземной и общей фитомассы, как наблюдалось в сосняках. В противоположность соснякам, фитомасса нижнего яруса в направлении от атлантического и тихоокеанского побережий к полюсу континентальности в Якутии не снижается, а возрастает (рис. 2.56*б*). Минимальная фитомасса нижнего яруса приходится на 2-й зональный пояс (северный умеренный) и увеличивается в направлении субарктического и субэкваториального поясов (рис. 2.56*б*).

Отношение подземной фитомассы к надземной (P_R/P_A) снижается как в направлении от субарктического к субэкваториальному поясу, так и в направлении полюса континентальности климата (рис. 2.57).

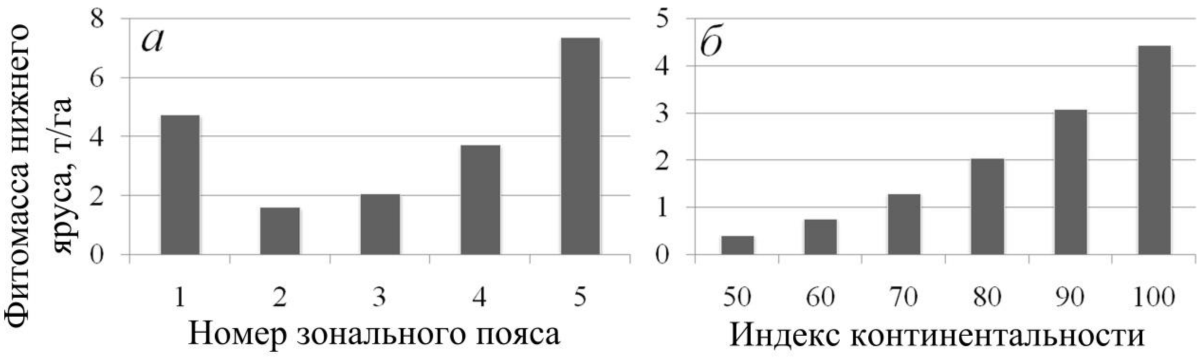


Рис. 2.56. Связь расчетных показателей фитомассы нижнего яруса в возрасте 100 лет с зональной принадлежностью елово-пихтарников при индексе континентальности климата, равном 80% (*а*) и с индексом континентальности, по С.П. Хромову, в южном умеренном климатическом поясе (*б*).

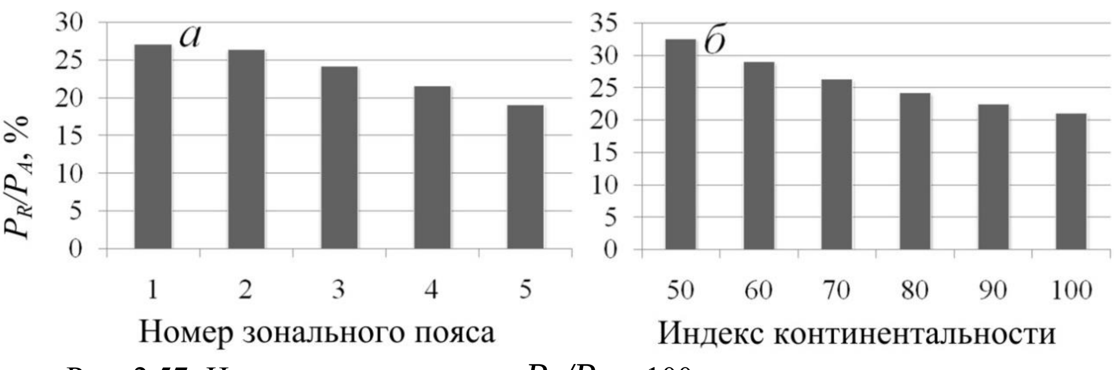


Рис. 2.57. Изменение отношения P_R/P_A в 100-летних елово-пихтарниках в связи с номером зонального пояса при индексе континентальности, по С.П. Хромову, равном 80% (*а*) и с индексом континентальности , по С.П. Хромову, в южном умеренном климатическом поясе (б).

Отношение фитомассы нижнего яруса к общей фитомассе древостоя снижается в направлении от субарктического пояса к умеренному и затем увеличивается вплоть до субэкваториального пояса, а в направлении от океанических побережий к полюсу континентальности монотонно возрастает (рис. 2.58).

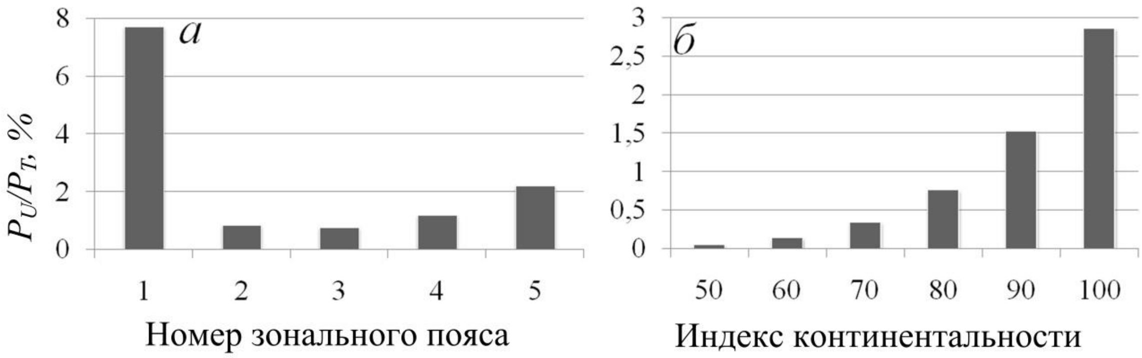


Рис. 2.58. Изменение отношения P_U/P_T в 100-летних елово-пихтарниках в связи с номером зонального пояса при индексе континентальности, равном 80% (*а*), и с индексом континентальности, по С.П. Хромову, в южном умеренном климатическом поясе (б).

2.5. Насаждения 5-хвойных (кедровых) сосен, или кедров (подрод *Haploxylon* (Koehne))

2.5.1. Характеристика базы данных о фитомассе кедровых сосен в лесах Азии

С целью исследования межвидовых различий и региональных особенностей распределения фитомассы кедровых сосен в пределах их ареалов на территории Азии по литературным источникам сформирована база данных из 194 определений фракционного состава фитомассы насаждений (Usoltsev, 2013). В неё вошли взятые из 60 литературных источников данные 98 пробных площадей, заложенных в древостоях кедра сибирского (Урал, Западная Сибирь, Средняя Сибирь, Алтай и Забайкалье), 47 пробных площадей, заложенных в древостоях кедра корейского (Дальний Восток России, Северо-Восточный Китай и Южная Корея) и 35 пробных площадей для кедрового стланика (Дальний Восток, Забайкалье и Япония).

В базу включены также данные о фитомассе темнохвойных насаждений 70-120-летнего возраста с преобладанием кедра сибирского, полученные нами в среднетаежной подзоне Урала на 14 пробных площадях (рис. 2.59). В отношении названия данного древесного вида: мы считаем возможным использовать термин как «сосна кедровая», так и «кедр», как это принято во всех таксационных справочниках и лесоустроительных материалах.

Рис. 2.59. 70-летний кедровник долгомошно-сфагновый. Состав 3К2С2П2Б1Ос. Новолялинское лесничество Свердловской области.

Территориальное распределение пробных площадей в ареалах кедровых сосен показано на рис. 2.60.

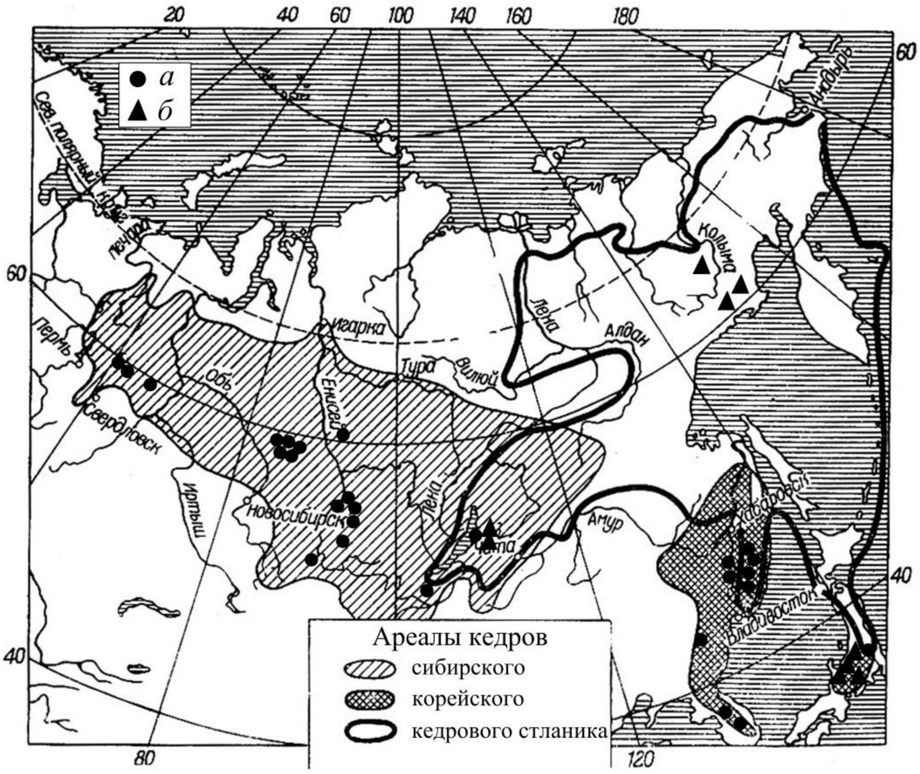


Рис. 2.60. Местоположение пробных площадей с определениями фитомассы кедров в их ареалах, выведенных по И.Ю. Коропачинскому (1983). Насаждения: *а* - кедров сибирского и корейского, *б* - кедрового стланика.

2.5.2. Исследование межвидовых различий в структуре фитомассы древостоев кедров сибирского и корейского

Как было неоднократно показано (Усольцев, 2003, 2004б, 2007; Usoltsev, 2007), данной морфоструктуре (или комплексу таксационных показателей) древостоев может соответствовать лишь одна, строго определенная структура их фитомассы. Поскольку кедры сибирский и корейский, с одной стороны, близки по своей морфоструктуре, а с другой – произрастают в разных природных зонах и имеют отдельные, взаимно не перекрывающиеся ареалы (см. рис. 2.60), предстоит по материалам базы данных выяснить, есть ли при прочих равных условиях различия в структуре их фитомассы, установленной на заложенных пробных площадях.

Если репрезентативность местоположений пробных площадей при их закладке исследователями в большей или меньшей степени соблюдалась, то возрастной диапазон выбирался произвольно, и тем самым объекты по возрасту не сопоставимы. Для обеспечения сопоставимости местоположений по их биопродуктивности необходимо исключить влияние не только возраста, но и других массоопределяющих показателей древостоев.

Поскольку фитомасса древостоя определяется его морфоструктурой, а различия морфоструктуры в пределах одного вида могут превышать таковые между видами, непосредственное сравнение фитомассы древостоев кедров сибирского и корейского, скорее всего, окажется непродуктивным. Поэтому анализируются, как и в предыдущих разделах, не обезличенные совокупности наблюдений, а многофакторные уравнения, объясняющие изменчивость фитомассы в пределах региона посредством включенных в них переменных. Для совмещения данных традиционной лесной таксации с показателями фитомассы древостоев Л.К. Поздняковым с соавт. (1969) было предложено понятие переводного коэффициента ($P_i\,/M$) как отношения фитомассы (т/га) к запасу (м^3/га). Как было установлено (Усольцев, 1988), оптимальная структурная форма регрессионной модели для переводных коэффициентов фитомассы имеет вид:

$$\ln\,(P_i\,/M) = f\,(\ln A,\ \ln H,\ \ln D,\ \ln N). \qquad (2.6)$$

Здесь и далее P_i - фитомасса в абсолютно сухом состоянии стволов с корой, коры стволов, скелета ветвей, хвои, корней и нижнего яруса (соответственно P_S, P_{SB}, P_B, P_F, P_R и P_U, т/га); M – запас стволовой древесины, м^3/га; A – возраст древостоя, лет; H – средняя высота деревьев, м; D – средний диаметр, см, и N - число стволов, тыс. экз /га.

В случае, когда вклад возраста и морфометрических показателей полога древостоя в объяснение изменчивости фракции фитомассы (например, массы ствола или коры ствола) слишком мал в сравнении с вкладом запаса стволовой древесины M, то последний для обеспечения бóльшей корректности модели переносится в правую часть уравнения и используется в качестве одного из регрессоров (Усольцев, 1985, 1998; Monserud et al., 1996):

$$\ln P_i = f(\ \ln A,\ \ln H,\ \ln D,\ \ln N,\ \ln M). \qquad (2.7)$$

Анализ фитомассы кедровников, как и других пород выше, выполнен по отдельным фракциям. В предыдущих публикациях (Усольцев, 1998, 2001) на основе уравнений (2.6) разработан метод приведения к сопоставимому виду фактических данных о фитомассе насаждений на пробных площадях с применением так называемых «фиктивных» переменных (Дрейпер, Смит, 1973), включаемых в многофакторные уравнения для фитомассы наряду с массообразующими независимыми переменными.

Для выявления межвидовых различий в фитомассе кедров сибирского и корейского уравнение (2.6) модифицировано (приняты «гармонизированные» показатели морфоструктуры) путем введения еще одной независимой переменной - «фиктивной», или, в данном случае, бинарной переменной X, представляющей простейшую модификацию фиктивной переменной:

$$\ln(P_i/M) = f(\ln A, \ln H, \ln D, \ln N, X). \qquad (2.8)$$

В (2.8) бинарная переменная X = 0 для кедра сибирского и X=1 – для кедра корейского. Далее был применен рекурсивный принцип, согласно которому уравнение (2.8) совмещается с возрастными трендами массообразующих показателей и запасов стволовой древесины:

$$\ln H = f(\ln A, X) \rightarrow \ln D = f(\ln A, \ln H, X) \rightarrow \ln N = f(\ln A, \ln H, \ln D, X) \rightarrow$$
$$\rightarrow \ln M = f(\ln H, \ln D, \ln N, X). \qquad (2.9)$$

Этот приём обеспечивает последовательное накопление региональных различий в возрастной динамике массообразующих показателей и запасов стволовой древесины по цепочке взаимозависимых уравнений. Результаты расчета уравнений (2.8) и (2.9) сведены в таблицы 2.9 и 2.10.

Таблица 2.9

Характеристика уравнений (2.8) для фитомассы кедровников

Зависимые переменные	Константы и независимые переменные уравнений (2.8)						
	a_0	a_1 $\ln A$	a_2 $(\ln A)^2$	a_3 $\ln H$	a_4 $(\ln H)^2$	a_5 $\ln D$	a_6 $(\ln D)^2$
$\ln(P_S/M)$, т/м^3	-2,4344	0,6241	-0,0514	-0,1012	-	-	-
$\ln(P_{SB}/P_S)$, т/т	0,6784	-0,1221	-	-1,6472	0,1758	0,3812	-
$\ln(P_F/M)$, т/м^3	4,5954	-3,3306	0,2969	-	-0,1791	1,5549	-0,2686
$\ln(P_B/M)$, т/м^3	0,7033	-2,1325	0,2424	-	-0,2936	1,9991	-0,3156
$\ln(P_R/M)$, т/м^3	-1,5868	-	-	-0,2517	-	-	-

Окончание таблицы 2.9

Зависимые переменные	Константы и независимые переменные уравнений (2.8)				
	$a_7\ln N$	$a_8(\ln N)^2$	a_9X	R^2	*SE*
$\ln(P_S/M)$, т/м^3	0,0505	-	0,1641	0,728	0,09
$\ln(P_{SB}/P_S)$, т/т	-	-0,0838	-0,2281	0,910	0,16
$\ln(P_F/M)$, т/м^3	-	-	0,3537	0,829	0,32
$\ln(P_B/M)$, т/м^3	-	-	0,9270	0,701	0,48
$\ln(P_R/M)$, т/м^3	-0,0673	-0,0589	0,1835	0,745	0,09

Таблица 2.10

Характеристика вспомогательных уравнений (2.9) для морфологических показателей кедровников

Зависимые переменные	Константы и независимые переменные уравнений (2.9)						
	a_0	$a_1(\ln A)$	$a_2(\ln A)^2$	$a_3(\ln D)$	$a_4(\ln D)^2$	$a_5(\ln H)$	$a_6(\ln H)^2$
ln(*H*), м	-5,6592	2,9559	-0,2429	-	-	-	-
ln(*D*), см	0,1408	0,1711	-	-	-	0,6147	0,0563
ln(*N*),тыс.шт/га	11,8564	-6,8266	0,6407	2,8874	-0,8634	-	0,6369
ln(*M*), м^3/га	-1,4897	-	-	0,7846	-	1,6332	-

Окончание таблицы 2.10

Зависимые переменные	Константы и независимые переменные уравнений (2.9)			
	$a_7(\ln N)$	a_8X	R^2	*SE*
ln(*H*), м	-	-0,1019	0,953	0,20
ln(*D*), см	-	0,0392	0,951	0,20
ln(*N*),тыс. шт/га	-	0,3594	0,468	0,68
ln(*M*), м^3/га	0,7574	-0,1812	0,957	0,43

Высокая степень адекватности уравнений (2.8) наглядно подтверждается графиками остатков, т.е. корреляцией между фактическими и расчетными данными (рис. 2.61).

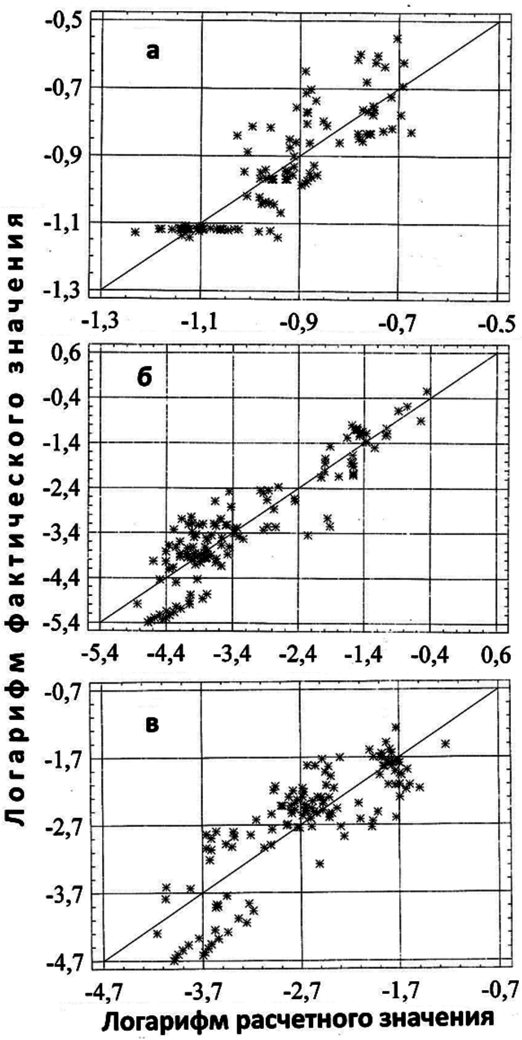


Рис. 2.61. Соотношение фактических и расчетных значений переводных коэффициентов фитомассы кедровников на территории Азии по фракционному составу: (*а*) стволов, (*б*) хвои, (*в*) ветвей согласно уравнениям (4.3)

Путем табулирования уравнений (2.9) и затем – (2.8) составлена таблица возрастной динамики морфометрических показателей и фитомассы кедров сибирского и корейского (табл. 2.11).

Установлено, что по совокупности пробных площадей древостои кедра сибирского и корейского относятся к разным классам бонитета – соответственно IV и V, со средней высотой в 100-летнем возрасте соответственно 16,5 и 14,9.

Средняя высота кедра сибирского по отношению к корейскому выше на 11%, средняя густота, напротив, ниже на 13%, а запас стволовой древесины выше на 33%. Накопление запасов общей фитомассы и составляющих ее фракций в

Таблица 2.11

Таблица возрастной динамики фитомассы кедров сибирского и корейского

Кедр сибирский

Возраст, лет	Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Густота, тыс. экз/га	Запас стволов $м^3$/га	Фитомасса, т/га						
					стволов		хвои	ветвей	надземная	корней	Итого
					всего	коры					
20	2,8	3,8	1,137	3,7	1,2	0,6	1,01	0,68	2,9	0,6	3,5
40	7,0	8,8	0,981	29	10,4	2,4	3,18	3,51	17,1	3,7	20,7
60	10,7	13,7	0,879	76	28,5	5,0	4,46	6,00	38,9	8,7	47,6
80	13,9	18,1	0,792	134	51,1	7,9	5,02	7,57	63,7	14,3	78,0
100	16,5	22,0	0,722	193	74,8	10,7	5,23	8,57	88,6	19,9	108,4
120	18,6	25,5	0,669	250	97,7	13,2	5,29	9,26	112,2	24,9	137,2
140	20,4	28,6	0,628	302	118,9	15,6	5,29	9,80	134,0	29,5	163,5
160	21,9	31,2	0,597	350	138,3	17,6	5,28	10,27	153,8	33,6	187,4
180	23,1	33,6	0,573	393	155,7	19,4	5,27	10,73	171,7	37,2	208,9
200	24,1	35,7	0,556	431	171,5	21,1	5,28	11,20	188,0	40,4	228,3
220	24,9	37,5	0,543	465	185,6	22,5	5,30	11,69	202,6	43,2	245,8
240	25,6	39,1	0,533	496	198,4	23,8	5,34	12,21	215,9	45,8	261,7
260	26,2	40,5	0,527	524	209,9	25,0	5,39	12,77	228,0	48,0	276,1
280	26,7	41,7	0,524	549	220,3	26,0	5,46	13,37	239,1	50,1	289,2
300	27,0	42,8	0,522	572	229,7	27,0	5,54	14,01	249,2	52,0	301,3

Кедр корейский

Возраст, лет	Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Густота, тыс. экз/га	Запас стволов $м^3$/га	Фитомасса, т/га						
					стволов		хвои	ветвей	надземная	корней	Итого
					всего	коры					
20	2,5	3,7	1,407	3,01	1,18	0,5	1,17	1,40	3,8	0,57	4,3
40	6,3	8,4	1,142	22,2	9,53	1,9	3,65	7,38	20,6	3,41	24,0
60	9,7	13,0	1,009	57,6	25,74	3,8	5,17	12,88	43,8	7,99	51,8
80	12,5	17,2	0,906	100,5	45,97	6,0	5,89	16,59	68,4	13,17	81,6
100	14,9	20,8	0,826	144,9	67,17	8,0	6,20	19,06	92,4	18,25	110,7
120	16,8	24,1	0,767	187,4	87,73	10,0	6,33	20,85	114,9	22,95	137,9
140	18,4	27,0	0,721	226,8	106,90	11,7	6,38	22,29	135,6	27,20	162,8
160	19,7	29,5	0,687	262,7	124,45	13,2	6,41	23,57	154,4	31,00	185,4
180	20,8	31,7	0,661	295,1	140,37	14,6	6,44	24,80	171,6	34,38	206,0
200	21,8	33,6	0,642	324,3	154,75	15,8	6,48	26,04	187,3	37,40	224,7
220	22,5	35,3	0,629	350,6	167,73	16,9	6,53	27,32	201,6	40,09	241,7
240	23,1	36,8	0,619	374,3	179,45	17,9	6,60	28,67	214,7	42,52	257,2
260	23,7	38,1	0,613	395,7	190,07	18,8	6,69	30,10	226,9	44,71	271,6
280	24,1	39,2	0,610	415,1	199,70	19,6	6,79	31,62	238,1	46,70	284,8
300	24,4	40,2	0,609	432,7	208,46	20,3	6,91	33,23	248,6	48,51	297,1

древостоях кедра сибирского и корейского происходит на всем исследованном возрастном интервале от 20 до 380 лет. Фитомасса стволов в коре выше на 11%, а хвои и ветвей – напротив, ниже соответственно на 16 и 55%.

В результате компенсации противоположных трендов суммарная надземная фитомасса различается всего на 4%, а общая (надземная и подземная) – на 2%. Эти различия находятся в пределах точности оценки. Поэтому расхождение показателей как надземной, так и общей фитомассы, древостоев кедров сибирского и корейского, полученных на пробных площадях в пределах их ареалов, можно считать статистически не значимым, но в структуре фитомассы, т.е. в соотношениях ее фракций, раличия между двумя породами существенные.

Таким образом, при исследовании географических закономерностей распределения фитомассы кедров сибирского и корейского можно использовать общий массив исходных данных, с учетом отраженных в нем особенностей морфоструктуры древостоев той и другой породы.

2.5.3. Климатические градиенты фитомассы кедров сибирского и корейского в Азии

В нашем исследовании географических закономерностей распределения фитомассы кедров сибирского и корейского применён описанный в разделе 2.1 рекурсивный принцип. Согласно ему, уравнение (2.7) или (2.8) является основным. Оно, как и другие подобные ему многофакторные выражения, не может быть использовано как оценочное непосредственно, поскольку мы можем задать в нем только возраст A, а соответствующие этому возрасту характеристики морфоструктуры (H, D, N и M) древостоев остаются неизвестными.

Как отмечалось выше, в лесной экологии многие явления и признаки характеризуются лишь на описательном уровне, их нельзя пока выразить числом и мерой, а одно из ограничений математического моделирования заключается в степени формализуемости исследуемых признаков. Когда требуется количественно описать принадлежность той или иной совокупности пробных площадей к тому или иному региону и ранжировать упомянутые совокупности по ряду регионов, то эти совокупности можно закодировать, но нельзя их упорядочить. Такие переменные относятся к особому типу, и С.А. Айвазян с соавт. (1985) называют их номинальными.

Чтобы «гармонизировать», или согласовать между собой регрессионные модели фитомассы насаждений для каждого экорегиона, их необходимо объединить в какую-то систему. Подобная система, в которой описание признаков (независимых переменных) можно закодировать, но нельзя упорядочить, получила распространение в эконометрии под названием блоковых фиктивных переменных (Дрейпер, Смит, 1973). В настоящем разделе подобная методология применена для оценки степени “дистанцирования” показателей фитомассы кедровников по зональному и провинциальному градиентам. В частности, предпринята попытка построить по материалам сформированной базы данных систему регрессионных оценочных моделей фитомассы и на их основе выявить климатически обусловленные различия по запасам фитомассы стволов, ветвей, хвои, корней и нижних ярусов кедровников, а также – общие закономерности ее распределения на территории их ареалов в Азии.

С целью выявления в пределах каждой природной зоны (подзоны) провинциальных закономерностей биопродуктивности лесов на зональную схему Н.И. Базилевич и Л.Е. Родина (1967) нами наложены схемы лесорастительного районирования (Курнаев, 1973; Смагин и др., 1978). Экспериментальные данные распределились по ареалам кедровых сосен (см. рис. 2.60) и после нанесения на схему зонально-провинциального деления территории - по экорегионам (рис. 2.62).

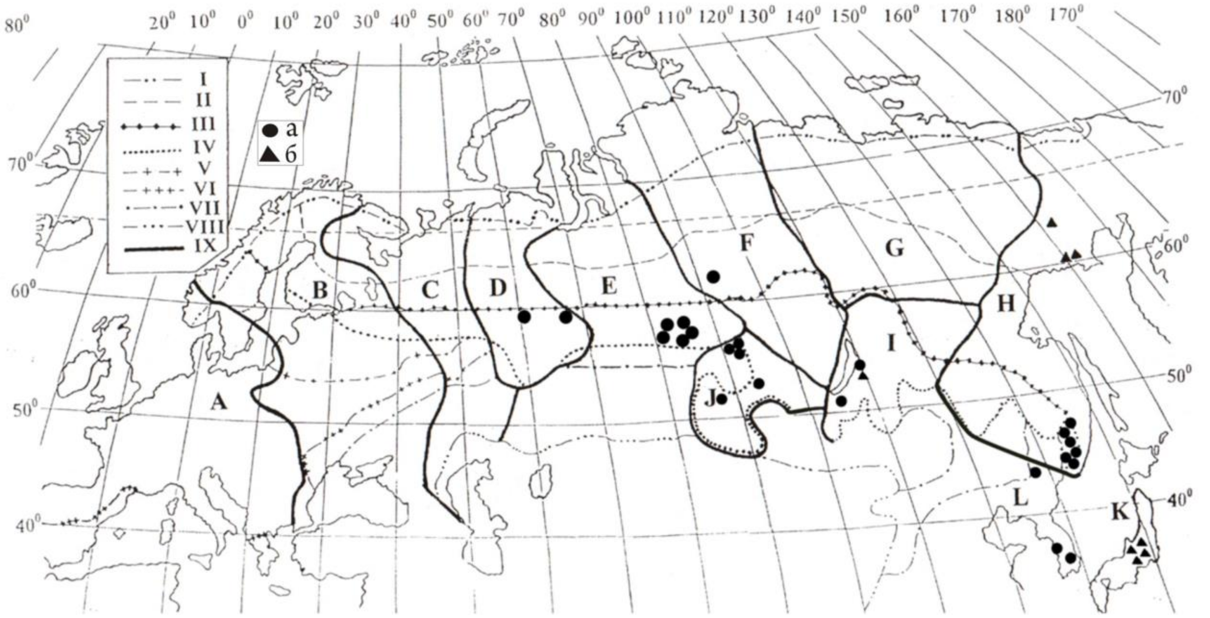


Рис. 2.62. Распределение экспериментальных данных о фитомассе насаждений кедровых сосен на схеме зонально-провинциального деления Евразии; а – кедры сибирский и корейский; б – кедровый стланик.

I – южная граница тундры; **II** – южная граница подзоны северной тайги; **III** – южная граница подзоны средней тайги; **IV** – южная граница подзоны южной тайги; **V** – южная граница хвойно-широколиственных лесов; **VI** – юго-восточная граница широколиственных лесов; **VII** – южная граница лесостепи; **VIII** – южная граница степи. **IX** – границы лесохозяйственных провинций: **A** – Среднеевропейская; **B** – Скандинавско-Русская; **C** - Восток Русской равнины; **D** – Уральская; **E** – Западносибирская; **F** – Среднесибирская; **G** – Восточносибирская; **H** – Дальний Восток; **I** – Забайкальская горная; **J** – Алтае-Саянская горная; **K** – Японская; **L** - Юго-Восточная. Каждая точка на схеме соответствует одной или нескольким территориально сближенным пробным площадям.

Все регионы закодированы соответствующими блоковыми фиктивными переменными (табл. 2.12). Каждый блок переменных (X_0,…, X_7), представляющий группу пробных площадей, приходящуюся на данный регион, повторяется в исходной матрице экспериментальных данных столько раз, сколько имеется пробных площадей в регионе (Усольцев, 1998). Всего выделено 8 регионов. Более дробное деление территории пока не имеет смысла из-за относительно слабой наполненности регионов данными о фитомассе кедровников.

Таблица 2.12

Схема кодирования блоковыми переменными региональных массивов данных о фитомассе кедров сибирского и корейского

Регион*	X_1	X_2	X_3	X_4	X_5	X_6	X_7
УРср (*Pinus sibirica*)	0	0	0	0	0	0	0
ЗСюж (*P. sibirica*)	**1**	0	0	0	0	0	0
ССср (*P. sibirica*)	0	**1**	0	0	0	0	0
АСюж (*P. sibirica*)	0	0	**1**	0	0	0	0
ЗБюж (*P. sibirica*)	0	0	0	**1**	0	0	0
ДВхш (*P. koraiensis*)	0	0	0	0	**1**	0	0
Кит (*P. koraiensis*)	0	0	0	0	0	**1**	0
ЮК (*P. koraiensis*)	0	0	0	0	0	0	**1**

* Обозначения регионов: УРср – Уральская провинция, средняя тайга; ЗСюж – Западно-Сибирская равнинная провинция, южная тайга; ССср – Средне-Сибирская плоскогорная провинция, средняя тайга; АСюж – Алтае-Саянская горная провинция, южная тайга; ЗБюж - Забайкальская провинция, южная тайга; ДВхш – Дальний Восток, хвойно-широколиственные леса; Кит – Северо-Восточный Китай; ЮК – Южная Корея.

За исходный (нулевой) принят уровень продуктивности кедровников Среднего Урала, соответствующий естественным насаждениям кедра сибирского подзоны средней тайги. Исходный уровень закодирован нулями для всех регионов (см. табл. 2.12). Каждый из остальных 7 регионов имеет в блоке одну единицу.

Выделенные регионы, закодированные блоковыми фиктивными переменными X_0,…, X_7, включены в уравнения (2.6) с целью установления степени отличия показателей фитомассы каждого региона от базового, соответствующего насаждениям кедра сибирского подзоны средней тайги на Урале. Эти отличия количественно характеризуются константами при блоковых фиктивных переменных соответствующих регионов в многофакторных уравнениях. Таким образом, уравнение (2.6) приведено к виду:

$$\ln (Pi /M) = f(X_0, \ldots, X_7, \ln A, \ln H, \ln D, \ln N). \qquad (2.10)$$

Подобный прием предопределяет согласованность, или гармонизацию регрессионных трендов биопродуктивности насаждений в разных регионах и является одним из способов приведения показателей продуктивности к сопоставимому виду.

В уравнении (2.10) в качестве характеристики плотности ценоза вместо показателя относительной полноты включается совокупность двух таксационных признаков – среднего диаметра (*D*, см) и числа стволов (*N*, тыс. экз/га). От использования интегрального показателя полноты, обычно применяемого при оценке запасов стволовой древесины, в нашем исследовании пришлось отказаться, поскольку при одной и той же полноте, но диаметрально противоположных сочетаниях густоты и среднего диаметра ствола, фитомасса полога древостоя может различаться в два-три раза (Усольцев, 1998).

Полученная расчетом характеристика уравнения (2.10) подтверждает их достаточную адекватность фактическим данным (R^2 = 0,82-0,89) (табл. 2.13). При расчете уравнения (2.10), включающего в себя блоковые переменные, устанавливается степень «дистанцирования», или отличия показателей фитомассы каждого региона от исходного. Выводится и количественный критерий названного отличия, характеризуемый константой при блоковой переменной для того или иного региона (см. табл. 2.13).

В таблице 2.13 из констант при показателях *A, D, H* и *N* приведены лишь значимые на уровне вероятности не ниже $P_{95.}$ И напротив, при блоковых фиктивных переменных (X_0,…, X_7) показаны все константы независимо от уровня их значимости, поскольку цель расчета последних состоит не в выявлении достоверности отличия данного региона от исходного, а в упорядочении и ранжировании всех регионов по исследуемому показателю. В таком случае статистическая значимость названных переменных не играет роли, а отсев малозначимых блоковых переменных означал бы игнорирование принципа непрерывности при моделировании экологических явлений (Нильсон, 1978).

Таблица 2.13

Характеристика уравнений (2.10) для *Pinus sibirica* и *P. koraiensis*

Зависимые переменные	Константы и независимые переменные						
	a_0	a_1X_1	a_2X_2	a_3X_3	a_4X_4	a_5X_5	a_6X_6
$\ln(P_S/M)$, т/м^3	-1,2330	0,5152	0,3166	0,0556	0,1916	0,3292	0,1651
$\ln(P_{SB}/P_S)$, т/т	-0,3180	0,1595	0,1547	0,1975	0,1914	0,0293	0,0203
$\ln(P_F/M)$, т/м^3	2,8247	0,7768	0,6422	-0,5053	0,3151	0,6025	-0,2868
$\ln(P_B/M)$, т/м^3	1,5753	0,8909	0,9872	-0,7230	0,7360	1,1061	0,4040
$\ln(P_R/M)$, т/м^3	-1,3775	0,1692	1,0590	-0,2328	-0,5455	0,0315	-0,6835
$\ln(P_U/M)$, т/м^3	3,0660	1,0156	2,2602	0,5198	1,5443	0,7811	2,8571

Окончание таблицы 2.13

Зависимые переменные	Константы и независимые переменные					R^2	*SE*
	a_7X_7	$a_8\ln(A)$	$a_9\ln(H)$	$a_{10}\ln(D)$	$a_{11}\ln(N)$		
$\ln(P_S/M)$, т/м^3	0,2000	-	0,0609	-	-	0,856	0,070
$\ln(P_{SB}/P_S)$, т/т	-0,5807	-0,1664	-0,3611	-	-	0,875	0,187
$\ln(P_F/M)$, т/м^3	-0,3585	-1,0237	-0,6706	-	-0,3759	0,893	0,426
$\ln(P_B/M)$, т/м^3	0,0913	-0,8253	-0,3060	-	-0,3024	0,842	0,338
$\ln(P_R/M)$, т/м^3	-0,5096	-	-	-0,2423	-0,1075	0,824	0,174
$\ln(P_U/M)$, т/м^3	1,5682	-	-2,8638	-	-0,8997	0,878	0,585

Использование блоковых фиктивных переменных обеспечивает согласованный (без пересечений) ход возрастных трендов фитомассы и в конечном итоге – их унификацию, или “гармонизацию” (термин см.: Jacobs, Cunia, 1980) по зональному и провинциальному градиентам. Правда, в отличие от местных ТХР, при этом игнорируются некоторые региональные особенности возрастных трендов, но зато появляется возможность сопоставления запасов фитомассы насаждений данного возраста хотя бы в первом приближении.

Уравнения (2.10), как и полученные выше (2.8), «работают» по принципу “Что будет, если…?” и обеспечивают сопоставимость фракционного состава фитомассы разных регионов, если в эти уравнения подставить соответствующие характеристики насаждений: *A, H, D, N* и *M*. В предыдущем разделе был реализован именно этот принцип: вначале последовательно рассчитывалась (а затем табулировалась) рекурсивная цепочка уравнений (2.9), а затем – уравнения (2.8).

Но значения названных морфометрических (массообразующих) показателей древостоев не являются общими для всех экорегионов, а изменяются при переходе от одного к другому. Поэтому вначале необходимо выявить различия регионов по каждому из массообразующих показателей, объединенных в некоторую систему рекурсивных уравнений.

Известно, что продуктивность древостоя определяется по соотношению его возраста и высоты. Поэтому в качестве базовой в упомянутой системе нами принята зависимость $H = \mathrm{f}(A)$, дифференцированная по регионам с помощью блоковых фиктивных переменных.

Следующий морфометрический показатель – средний диаметр древостоя *D* зависит уже не только от возраста, но и от средней высоты. Поэтому рассчитывается 2-факторная зависимость $D = \mathrm{f}(A, H)$, так же, как и предыдущая, дифференцированная по регионам блоковыми фиктивными переменными. Региональные особенности последней зависимости характеризуются соответствующим набором констант при блоковых переменных, и эти зависимости накладываются в рекурсивной последовательности на различия регионов согласно зависимости $H = \mathrm{f}(A)$.

Следующий морфометрический показатель – число стволов на 1 га *N* варьирует и соответственно описывается уравнением зависимости уже от трех факторов: $N = \mathrm{f}(A, H, D)$. И эта зависимость также дифференцируется блоковыми фиктивными переменными, и ее региональные различия кумулятивно накладываются на предыдущий результат, т.е. на рекурсивную систему $H = \mathrm{f}\ (A) \rightarrow D = \mathrm{f}\ (A, H)$. Завершается последовательность соотношением $M = \mathrm{f}\ (A, H, D, N)$.

Таким образом, рекурсивный принцип построения регрессионной системы обеспечивает последовательное накопление региональных различий в возрастной динамике массообразующих показателей и запасов стволовой древесины по цепочке взаимозависимых уравнений:

$$\ln H=\mathrm{f}(X_0,\ldots, X_7, \ln A, (\ln A)^2) \rightarrow \ln D=\mathrm{f}(X_0,\ldots, X_7, \ln A, \ln H) \rightarrow$$
$$\rightarrow \ln N=\mathrm{f}(X_0,\ldots,X_7, \ln A, \ln H, \ln D) \rightarrow \ln M=\mathrm{f}(X_0,\ldots, X_7, \ln H, \ln D, \ln N). \quad (2.11)$$

Характеристика уравнений (2.11) дана в таблице 2.14. Высокая степень адекватности уравнений (2.11) наглядно подтверждается графиками остатков, т.е. корреляцией между фактическими и расчетными данными (рис. 2.63).

Таблица 2.14

Характеристика уравнений (2.11) для *Pinus sibirica* и *P. koraiensis*

Зависимые переменные	Константы и независимые переменные уравнений (2.11)							
	a_0	$a_1 X_1$	$a_2 X_2$	$a_3 X_3$	$a_4 X_4$	$a_5 X_5$	$a_6 X_6$	$a_7 X_7$
ln(*H*), м	-5,8046	-0,2650	-0,6632	-0,1526	-0,2939	-0,2427	-0,2680	0,1180
ln(*D*), см	-0,3885	-0,0404	-0,0114	0,2758	0,2106	0,2194	-0,0268	0,6209
ln(*N*),тыс. шт/га	1,3174	-0,0318	0,3625	-0,3935	0,7883	0,2795	0,0843	-0,4607
ln(*M*), м^3/га	-1,7800	0,0887	-0,2751	0,0924	-0,6662	-0,3950	0,3578	0,8135

Окончание таблицы 2.14

Зависимые переменные	Константы и независимые переменные уравнений					R^2	*SE*
	$a_8(\ln A)$	$a_9(\ln A^2)$	$a_{10}(\ln D)$	$a_{11}(\ln H)$	$a_{12}(\ln N)$		
ln(*H*), м	3,1046	-0,2597	-	-	-	0,954	0,198
ln(*D*), см	0,1847	-	-	0,8810	-	0,946	0,205
ln(*N*), тыс. шт/га	-0,5265	-	-0,9064	1,2942	-	0,581	0,436
ln(*M*), м^3/га	-	-	0,9310	1,6389	0,8903	0,972	0,351

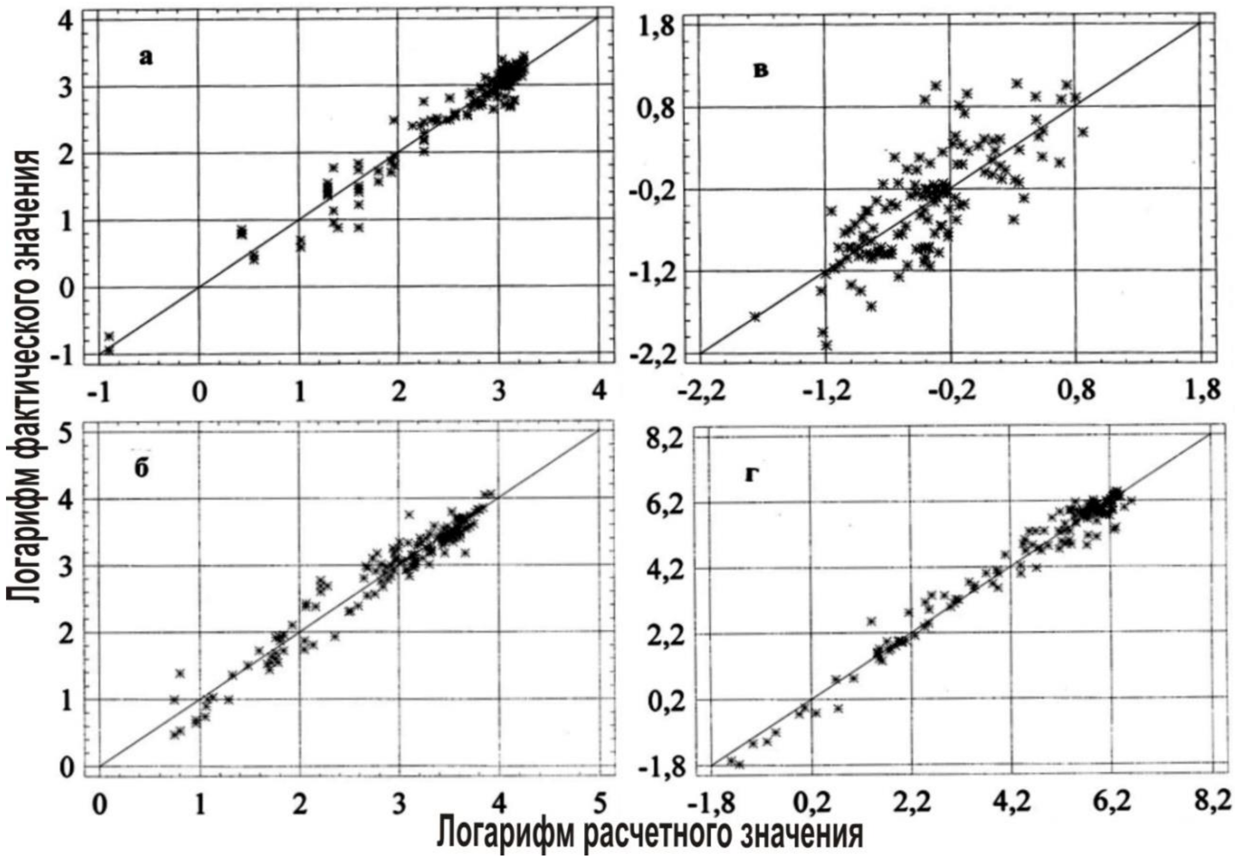


Рис. 2.63. Соотношение фактических и расчетных значений массообразующих показателей кедровников на территории Азии согласно уравнениям (2.11): (а) средней высоты древостоя, (б) среднего диаметра древостоя, (в) густоты и (г) запаса стволовой древесины

Если с помощью системы уравнений (2.10) оценивается степень региональных различий в структуре фитомассы при условии равенства массообразующих показателей, то система (2.11) определяет степень региональных различий самих массообразующих показателей, накапливая вклад каждого из них в конечный результат – запас стволовой древесины. Таким образом, региональные различия запасов фитомассы раскладываются на две составляющие, которым соответствуют две системы уравнений.

Последовательным табулированием систем уравнений (2.11) и (2.10) (см. табл. 2.14 и 2.13) по задаваемым значениям возраста получены возрастные тренды всех массообразующих показателей и запасов фитомассы кедровников по каждому экорегиону (приложение 4). Приведенные в приложении 4 региональные возрастные тренды массообразующих показателей и фракционного состава фитомассы кедровников не имеют ничего общего с региональными таблицами хода роста (ТХР) фитомассы. Назначение таких трендов, обобщенных для двух видов кедра, – приведение древостоев разного возраста и морфоструктуры к сопоставимому по экорегионам виду. Назначение же местных ТХР или составленных на их основе таблиц биологической продуктивности совершенно иное – отразить региональные особенности хода роста древостоев данного вида. Упомянутые возрастные тренды фитомассы в определенном смысле могут служить в качестве специфичных характеристик естественных насаждений кедровых сосен и могут быть использованы для сопоставления последних с другими древесными породами.

Анализ фитомассы кедровников подтверждает наличие профиля продуктивности по зональному градиенту. Запасы фитомассы кедров сибирского и корейского в возрасте 100 лет закономерно возрастают в направлении от Сибири до Корейского полуострова, составляя в средней тайге 78, в южной тайге Западной Сибири и Забайкалья 110-176, в хвойно-широколиственных лесах Приморья 137-197 и в широколиственных лесах Южной Кореи 537 т/га. По провинциальному градиенту (в направлении с запада на восток) названный показатель последовательно снижается от 207 т/га на Урале до 78 т/га в Средней Сибири, а затем возрастает с 110 т/га в Забайкалье до 137 т/га в Приморье.

Наибольшие запасы массы хвои приходятся на возраст 120 лет во всех экорегионах независимо от степени жесткости климатических условий. На рис. 2.64 показаны региональные соотношения фракционной структуры фитомассы кедровников в возрасте 100 лет, полученные путем наложения расчетных данных фитомассы кедровников в возрасте 100 лет, взятых из приложения 4, на схему зонально-провинциального деления территории (см. рис. 2.62)

В специальном сравнительном исследовании (Усольцев, 2003) было показано, что при сопряжении показателей фитомассы с индексами континентальности схема изоконт, построенная А.А. Борисовым (1967) по формуле Ценкера (см. рис. 2.15), более приемлема по сравнению со схемой (см. рис. 2.17), предложенной Л. Г. Полозовой (1954). Для анализа географии распределения запасов фитомассы в насаждениях кедров сибирского и корейского мы выбрали для провинциального градиента схему А.А. Борисова-Ценкера (см. рис. 2.15) и для зонального – схему С. Тукканена (Tuhkanen, 1984) (см. рис. 2.16).

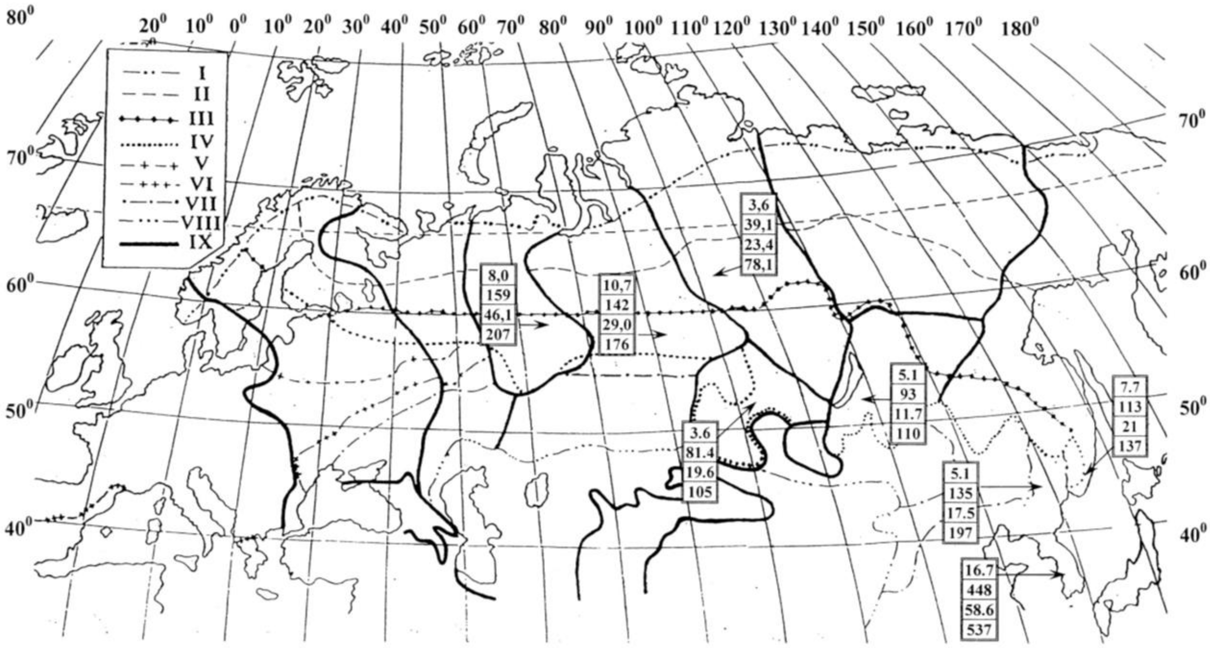


Рис. 2.64. Фракционный состав фитомассы 100-летних кедровников (*P. sibirica* и *P. koraiensis*) в регионах Азии. Пояснения см. на рис. 2.62. Выделенные регионы соответствуют таковым на рис. 2.62.

Со схемы регионального распределения расчётных данных фитомассы (см. рис. 2.64) сняты числовые данные, наложены на схемы зонального и провинциального деления территории (см. рис. 2.12 и 2.16) и составлена двухвходовая таблица для фитомассы кедровников, в которой входами служат значения континентальности климата (*IC*) и суммы эффективных температур (*T*) выше +5^{0}C за вегетационный период в Северной Евразии (табл. 2.15).

По цифровым данным табл. 2.15 рассчитаны уравнения

$$\ln P_{abo} = 6{,}704 - 1{,}791(\ln IC) + 1{,}453(\ln T),\ R^2 = 0{,}684;\ SE = 0{,}46; \quad (2.12)$$
$$\ln P_{tot} = 10{,}574 - 2{,}259(\ln IC) + 1{,}028(\ln T),\ R^2 = 0{,}761;\ SE = 0{,}34; \quad (2.13)$$

где P_{abo} и P_{tot} – расчетные значения соответственно надземной и общей фитомассы кедровников в возрасте 100 лет, т/га; *IC* – индекс континентальности климата, значения которых взяты со схемы изоконт (см. рис. 2.15); *T* – сумма эффективных температур выше +5^{0}C за вегетационный период, значения которой взяты со схемы изотерм (см. рис. 2.12).

Таблица 2.15

Расчетные значения надземной (P_{abo}) и общей (P_{tot}) фитомассы в абсолютно сухом состоянии (т/га) для спелых насаждений кедровых сосен по регионам Азии в связи с индексом континентальности (*IC*), по Борисову-Ценкеру (1967) и суммой эффективных температур (*T*), по Тукканену (1984)

Регион*	*IC*	*T*	Расчетные показатели фитомассы кедровых сосен (*Pinus sibirica*, *P. koraiensis*) в возрасте 100 лет	
			P_{abo}	P_{tot}
УРср	65	40	159	207
ЗСюж	65	40	142	176
ССср	65	30	39	78
АСюж	70	45	81	105
ЗБюж	80	40	93	110
ДВхш	62	50	113	137
Кит	65	65	135	197
ЮК	50	70	448	537

*Обозначения регионов в таблице 3.15: УРср – Уральская провинция, средняя тайга; ЗСюж – Западно-Сибирская равнинная провинция, южная тайга; ССср – Средне-Сибирская плоскогорная провинция, средняя тайга; АСюж – Алтае-Саянская горная провинция, южная тайга; ЗБюж - Забайкальская провинция, южная тайга; ДВхш – Дальний Восток, хвойно-широколиственные леса; Кит – Северо-Восточный Китай; ЮК – Южная Корея.

Оба климатических параметра статистически значимы. Уравнения (2.12) и (2.13) объясняют изменчивость надземной фитомассы кедра на 68 % и общей – на 76 %. Поскольку к западу от Уральского хребта данные о фитомассе кедровников отсутствуют, уравнения (2.12) и (2.13) действительны при *IC* > 50-60 %.

Результаты их табулирования (табл. 2.16) показывают, что отношение подземной фитомассы к общей существенно снижается по мере увеличения индекса континентальности от 50 до 90%: например, при $T = 50^0$C названное отношение изменяется с 26 до 16%.

Графическая интерпретация уравнений (2.12) и (2.13) на рис. 2.65 демонстрирует положительную связь фитомассы с суммой эффективных температур и отрицательную – с индексом континентальности. Иными словами, фитомасса кедровников снижается в направлении с юга на север (зональный градиент) и от Урала и тихоокеанского побережья – к полюсу континентальности в центре Сибири (провинциальный градиент). Более наглядно уравнения (2.12) и (2.13) даны на рис. 2.66 и 2.67 в трехмерном изображении.

Таблица 2.16

Соотношения фракций фитомассы кедровников в возрасте 100 лет в связи с индексом континентальности климата и суммой эффективных температур

Индекс континентальности IC	Сумма температур, град.	Общая фитомасса, т/га (P_{tot})	Надземная фитомасса, т/га (P_{abo})	Фитомасса корней, т/га (P_{tot}-P_{abo})	% корней в общей фитомассе
50	30	188	104	73	39
	40	253	157	79	31
	50	318	218	83	26
	60	383	284	87	23
	70	449	355	91	20
60	30	124	75	42	34
	40	167	113	45	27
	50	210	157	48	23
	60	254	205	50	20
	70	297	256	52	17
70	30	88	57	26	30
	40	118	86	28	24
	50	149	119	30	20
	60	179	155	31	17
	70	210	194	32	15
80	30	65	45	17	27
	40	87	68	19	21
	50	110	94	20	18
	60	133	122	21	16
	70	155	153	21	14
90	30	50	36	12	24
	40	67	55	13	19
	50	84	76	14	16
	60	102	99	14	14
	70	119	124	15	13

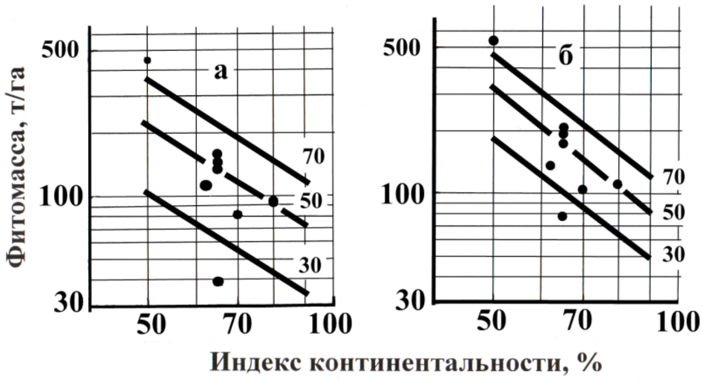
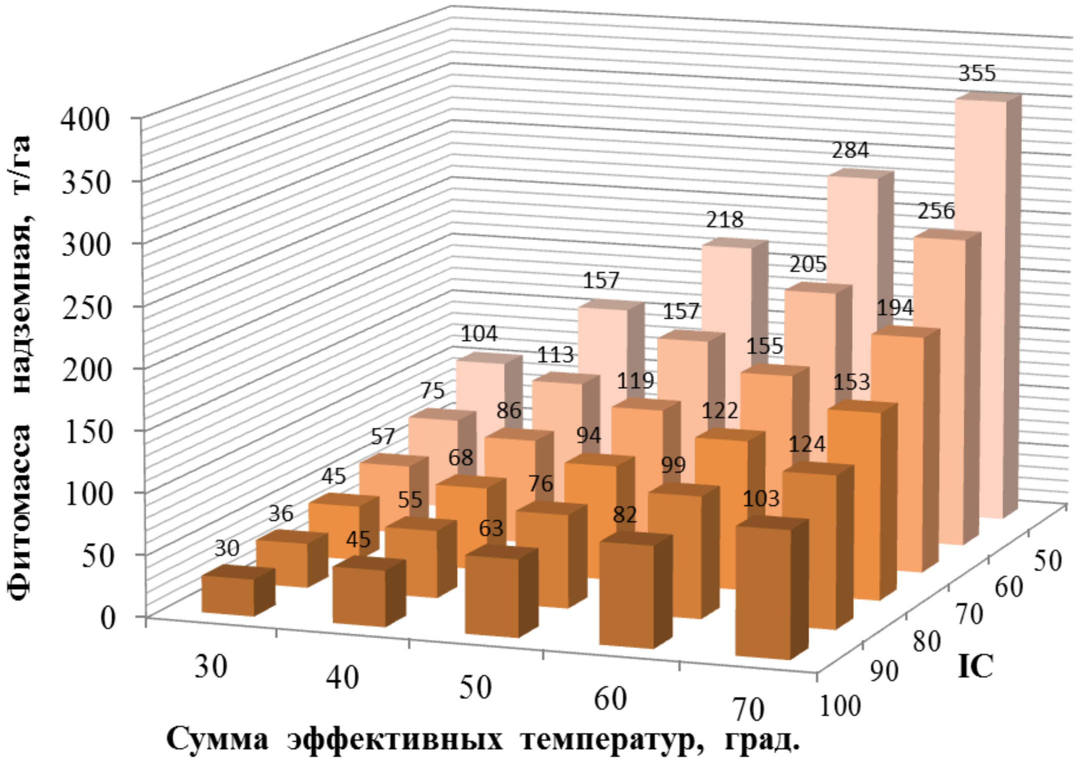


Рис. 2.65. Связь расчетных показателей надземной (а) и общей (б) абсолютно сухой фитомассы кедровников с индексом континентальности климата (%) и суммой эффективных температур (^{0}С), обозначенной цифрами



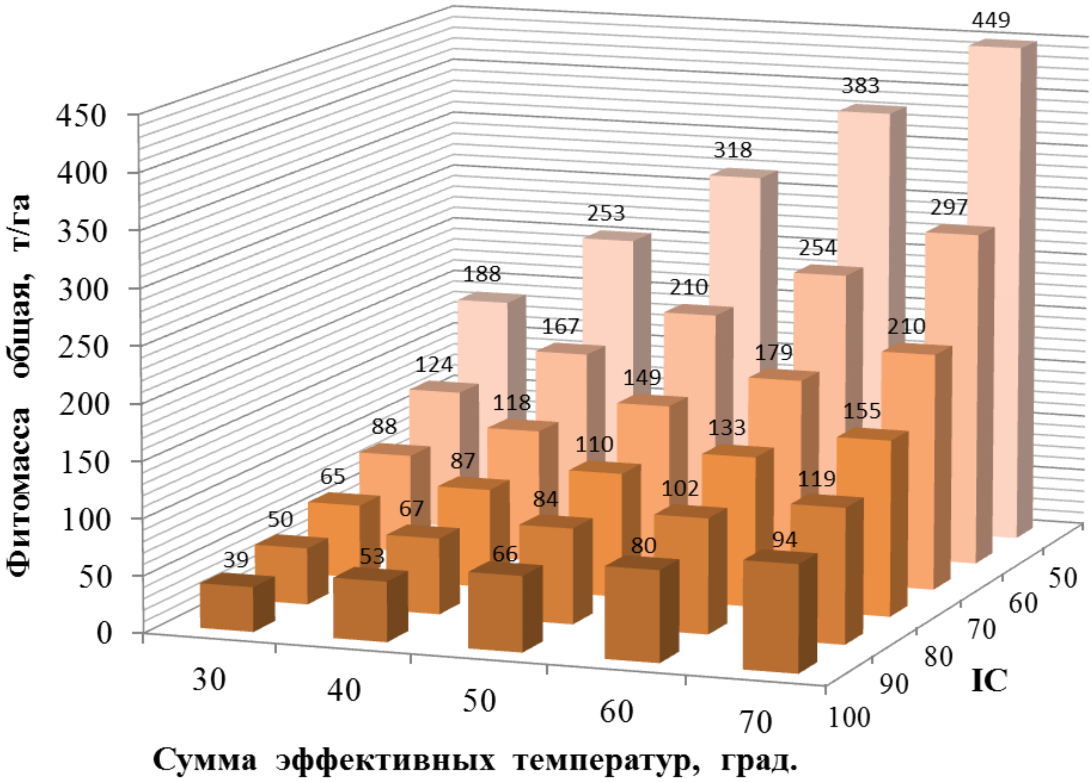
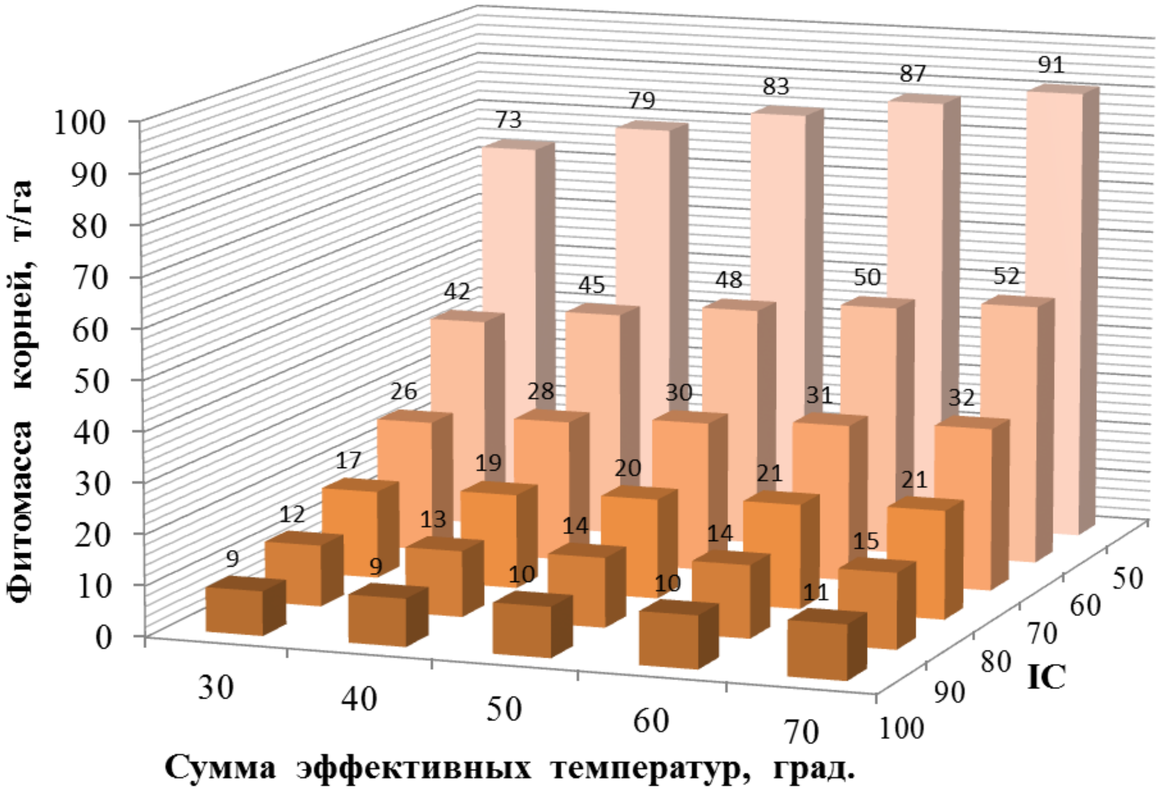


Рис. 2.66. Связь расчетных показателей надземной (верхний рисунок) и общей (нижний рисунок) фитомассы кедровников (*Pinus sibirica, P. koraiensis*) в возрасте 100 лет с индексом континентальности климата (%) и суммой эффективных температур (^{0}C).



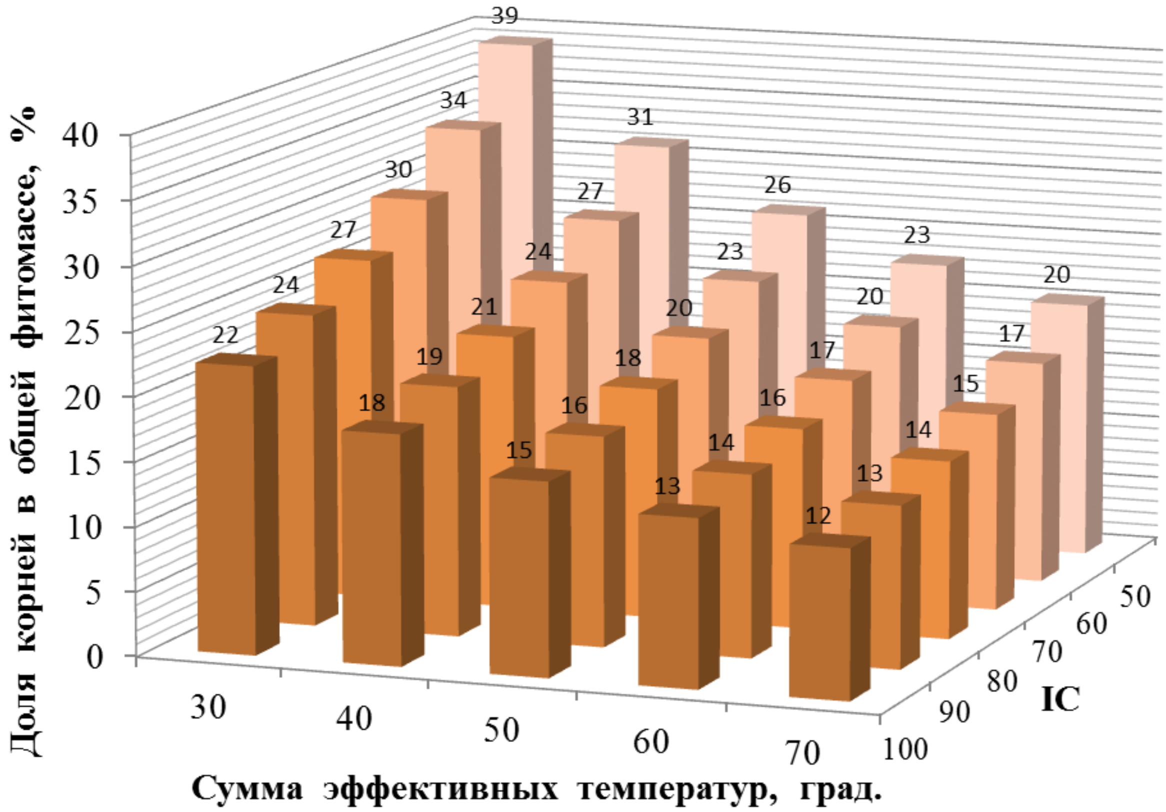


Рис. 2.67. Связь расчетных показателей подземной фитомассы (верхний рисунок) и ее доли в общей (нижний рисунок) фитомассе кедровников (*Pinus sibirica, P. koraiensis*) в возрасте 100 лет с индексом континентальности климата (%) и суммой эффективных температур (^{0}C).

2.5.4. Географические закономерности распределения фитомассы кедрового стланика

В сформированную базу данных (Usoltsev, 2013) включены 35 определений фитомассы, полученных в зарослях кедрового стланика, в том числе 12 – для северной тайги Дальнего Востока, 9 – для южной тайги в подгольцовом поясе Забайкалья и 14 – для подгольцового пояса в зоне хвойно-широколиственных лесов Японии. Для выявления региональных различий фитомассы кедрового стланика три названные региона закодированы блоковыми фиктивными переменными (X_1, X_2) (табл. 2.17).

Таблица 2.17

Схема кодирования региональных массивов данных о фитомассе кедровостлаников (*Pinus pumila)* блоковыми фиктивными переменными

Регион*	X_1	X_2
ДВсев	0	0
ЗБюж	**1**	0
ЯПхш	0	**1**

*Обозначения регионов: ДВсев – Дальний Восток, северная тайга; ЗБюж – Забайкальская горная провинция, южная тайга; ЯП – Японские острова, хвойно-широколиственные леса.

За исходный уровень продуктивности принят север Дальнего Востока, для которого X_1=0, X_2=0. Регион Забайкалья закодирован как X_1=1, X_2=0 и Япония как X_1=0, X_2=1 (см. табл. 2.17).

Для кедрового стланика уравнения фитомассы рассчитаны по упрощенной схеме со значительно меньшим числом независимых переменных в соответствии со спецификой его морфоструктуры (рис. 2.68) и особенностями морфометрических характеристик.

Рис. 2.68. Кедровый стланик (http://www.farmazia.ru/sosna-stlanikovaya-kedrovyj-stlanik/).

Рассчитаны уравнения

$$\ln P_i = f\ (X_1, X_2, \ln H, \ln M), \qquad (2.14)$$

где H – средняя высота (длина стволов), м; M – запас стволовой древесины, м^3/га. Характеристика уравнений (2.14) дана в табл. 2.18. Уравнения объясняют от 92 до 99,9% изменчивости надземной и подземной фитомассы кедровостлаников и 79% изменчивости фитомассы нижнего яруса.

Таблица 2.18

Характеристика уравнений (2.14)

Зависимые переменные	Константы и независимые переменные уравнений (2.14)						
	a_0	$a_1 X_1$	$a_2 X_2$	$a_3(\ln M)$	$a_4 (\ln H)$	R^2	SE
$\ln(P_S)$, т/га	-0,7569	-0,0001	-0,0007	1,0001	-	0,999	0,001
$\ln(P_F)$, т/га	-1,9309	0,6474	0,3343	0,9297	-0,7167	0,924	0,458
$\ln(P_B)$, т/га	-2,5356	0,5815	-0,0214	1,0472	-0,1264	0,983	0,235
$\ln(P_R)$, т/га	-1,5341	0,8453	0,3504	1,1248	-	0,927	0,579
$\ln(P_U)$,т/га	1,5931	0	0	-	-06459	0,793	0,236

Далее применен рекурсивный принцип, согласно которому уравнение (2.14) совмещается с возрастными трендами средней длины ствола и показателя запаса стволовой древесины кедровостланика согласно уравнений

$$\ln H = f\ (X_1, X_2, \ln A) \rightarrow \ln M = f\ (X_1, X_2, \ln A, \ln H), \qquad (2.15)$$

характеристика которых приведена в табл. 2.19. Это обеспечивает последовательное накопление региональных различий в возрастной динамике средней высоты и запаса стволовой древесины по цепочке взаимозависимых уравнений (2.15) и (2.14).

Таблица 2.19

Характеристика уравнений (2.15)

Зависимые перемен-ные	Константы и независимые переменные уравнений (2.15)							
	a_0	$a_1 X_1$	$a_2 X_2$	$a_3(\ln A)$	$a_4(\ln A)^2$	$a_5 (\ln H)$	R^2	SE
$\ln H$, м	-2,4758	-0,0254	-0,6478	0,8286	-0,0299	-	0,819	0,325
$\ln M$, м^3/га	-0,5356	0,1800	1,8689	0,7617	-	0,6519	0,744	0,551

Последовательным табулированием рекурсивных систем уравнений (2.15) и (2.14) по задаваемым значениям возраста получены возрастные тренды средней высоты, запаса стволовой древесины и показателей фитомассы кедрового стланика по каждому региону (табл. 2.20).

Таблица 2.20

Расчетные возрастные тренды массообразующих показателей и фитомассы кедровостлаников на востоке Азии, полученные по материалам базы данных на основе уравнений (2.15) и (2.14)

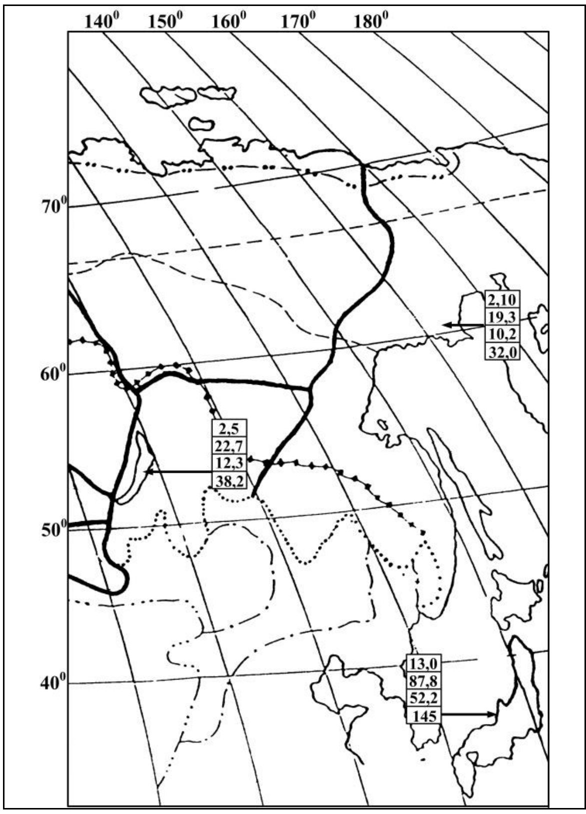
Возраст, лет	Средняя высота, м	Запас стволов, $м^3$/га	Фитомасса, т/га						
			Стволы	Хвоя	Ветви	Надземная	Корни	Нижний ярус	Всего
ДАЛЬНИЙ ВОСТОК									
Северная тайга									
10	0,48	2,1	1,0	0,49	0,19	1,67	0,50	7,90	10,1
20	0,77	4,8	2,3	0,76	0,43	3,46	1,27	5,82	10,6
40	1,19	10,9	5,1	1,18	0,94	7,23	3,16	4,40	14,8
60	1,51	17,3	8,1	1,53	1,49	11,15	5,34	3,77	20,3
80	1,78	24,0	11,3	1,84	2,05	15,16	7,70	3,39	26,3
100	2,02	30,9	14,5	2,13	2,63	19,27	10,23	3,12	32,6
120	2,23	37,9	17,8	2,39	3,22	23,39	12,86	2,93	39,2
140	2,43	45,1	21,1	2,65	3,82	27,61	15,63	2,77	46,0
160	2,60	52,1	24,5	2,89	4,41	31,76	18,41	2,65	52,8
180	2,77	59,4	27,9	3,12	5,02	36,03	21,33	2,55	59,9
200	2,92	66,6	31,3	3,34	5,62	40,24	24,27	2,46	67,0
ЗАБАЙКАЛЬСКАЯ ГОРНАЯ ПРОВИНЦИЯ									
Южная тайга									
10	0,47	2,5	1,2	0,58	0,22	1,96	0,60	8,01	10,6
20	0,75	5,7	2,7	0,90	0,51	4,08	1,52	5,92	11,5
40	1,16	12,8	6,0	1,40	1,12	8,54	3,80	4,47	16,8
60	1,47	20,4	9,6	1,81	1,77	13,14	6,40	3,84	23,4
80	1,74	28,3	13,3	2,18	2,45	17,92	9,27	3,44	30,6
100	1,97	36,4	17,1	2,52	3,14	22,74	12,29	3,17	38,2

Продолжение таблицы 2.20

Возраст, лет	Средняя высота, м	Запас стволов, $м^3$/га	Фитомасса, т/га						
			Стволы	Хвоя	Ветви	Надземная	Корни	Нижний ярус	Всего
120	2,18	44,7	21,0	2,84	3,84	27,65	15,48	2,97	46,1
140	2,37	53,1	24,9	3,14	4,55	32,60	18,79	2,82	54,2
160	2,54	61,5	28,8	3,42	5,26	37,52	22,16	2,69	62,4
180	2,70	70,0	32,8	3,69	5,97	42,49	25,64	2,59	70,7
200	2,85	78,5	36,9	3,96	6,70	47,52	29,19	2,50	79,2
ЯПОНСКИЕ ОСТРОВА									
Широколиственные леса									
10	0,25	8,9	4,2	2,98	0,93	8,08	2,51	12,04	22,6
20	0,40	20,5	9,6	4,63	2,10	16,33	6,43	8,89	31,7
40	0,62	46,2	21,7	7,20	4,65	33,51	16,05	6,70	56,3
60	0,79	73,6	34,5	9,34	7,36	51,24	27,14	5,73	84,1
80	0,93	101,9	47,8	11,25	10,14	69,22	39,14	5,16	113,5
100	1,06	131,6	61,8	12,99	13,03	87,77	52,16	4,74	144,7
120	1,17	161,2	75,7	14,61	15,91	106,19	65,56	4,44	176,2
140	1,27	191,3	89,8	16,15	18,84	124,77	79,46	4,22	208,5
160	1,36	221,4	103,9	17,62	21,77	143,32	93,68	4,03	241,0
180	1,45	252,5	118,5	19,02	24,78	162,34	108,62	3,87	274,8
200	1,53	283,4	133,0	20,37	27,77	181,16	123,65	3,74	308,6

Накопление запасов общей фитомассы, а также массы хвои в кедровостланиках происходит на всем исследованном возрастном интервале вплоть до 200 лет; в 20 лет запасы фитомассы составляют 22-32%, в 40 лет – 39-45%, в 60 лет – 58-62% и в 200 лет 205-213% к запасам в возрасте 100 лет. Фитомасса нижнего яруса (куда входят живой напочвенный покров и подлесок), с возрастом кедровостланиковых зарослей уменьшается.

На рис. 2.69 показаны региональные соотношения фракционной структуры фитомассы кедровостлаников для возраста 100 лет, а на рис. 2.70 они представлены в виде столбчатой диаграммы. Запасы общей фитомассы закономерно возрастают по зональному градиенту в последовательности: северная тайга Дальнего Востока, южная тайга Забайкалья, субтропики Японии, составляя соответственно 32, 38 и 145 т/га. Аналогичная закономерность имеет место для каждой из фракций.



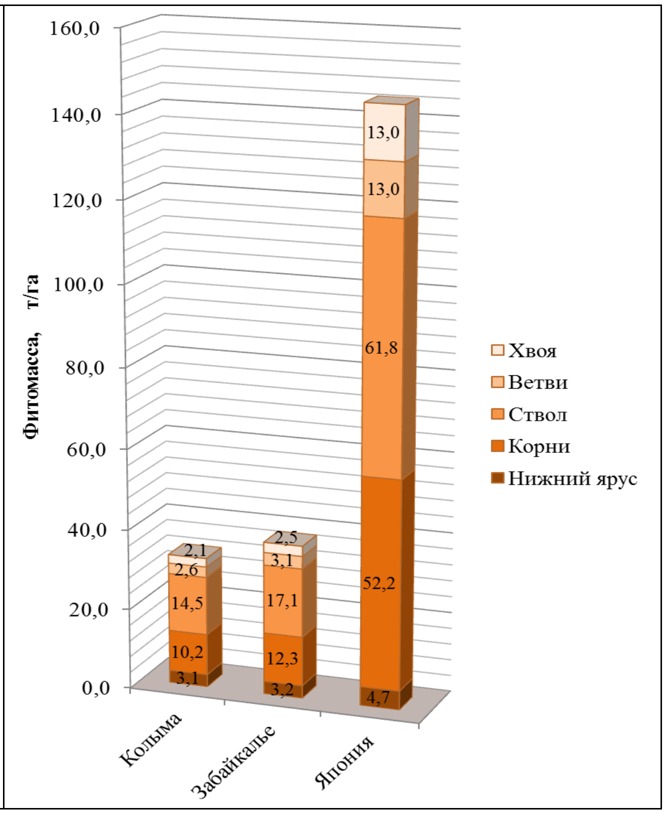


Рис. 2.69. Фракционный состав фитомассы 100-летних кедровостлаников (*P. pumila*) в восточных регионах Азии. Пояснения см. на рис. 2.62. Выделенные регионы соответствуют таковым на рис. 2.62.

Рис. 2.70. Структура фитомассы 100-летних кедровостлаников в трех регионах на востоке Азии.

Поскольку определение возраста кедровостланика связано с некоторыми трудностями, рассчитано упрощенное вспомогательное уравнение, в котором возраст стланика не участвует в качестве независимой переменной:

$\ln M = 3{,}1192 - 0{,}1875\ X_1 + 1{,}4447\ X_2 + 1{,}1826 \ln H$; $R^2 = 0{,}633$; $SE = 0{,}56$.(2.16)

Табулированием уравнений (2.16) и (2.14) по задаваемым значениям средней высоты кедрового стланика получена табл. 2.21.

Таблица 2.21

Изменение массообразующих показателей и фитомассы кедровостлаников по градациям их средней высоты на востоке Азии, полученные по материалам базы данных на основе уравнений (2.16) и (2.14)

Средняя высота, м	Запас стволов, $м^3$/га	Фитомасса, т/га					
		Стволы	Хвоя	Ветви	Корни	Нижний ярус	Всего
ДАЛЬНИЙ ВОСТОК, *северная тайга*							
0,5	10,0	4,7	2,02	0,96	2,86	7,70	18,2
1,0	22,6	10,6	2,64	2,08	7,20	4,92	27,5
1,5	36,6	17,2	3,08	3,26	12,3	3,79	39,6
2,0	51,4	24,1	3,44	4,49	18,1	3,14	53,3
2,5	66,9	31,4	3,74	5,75	24,4	2,72	68,0
3,0	83,0	38,9	4,01	7,05	31,1	2,42	83,5
ЗАБАЙКАЛЬСКАЯ ГОРНАЯ ПРОВИНЦИЯ, *южная тайга*							
0,5	8,3	3,9	3,24	1,41	5,40	7,70	21,6
1,0	18,8	8,8	4,23	3,05	13,6	4,92	34,6
1,5	30,3	14,2	4,94	4,79	23,3	3,79	51,0
2,0	42,6	20,0	5,51	6,60	34,1	3,14	69,4
2,5	55,4	26,0	6,01	8,46	45,9	2,72	89,2
3,0	68,8	32,3	6,44	10,36	58, 6	2,42	110,1
ЯПОНСКИЕ ОСТРОВА, *широколиственные леса*							
0,5	42,3	19,8	10,8	4,27	20,6	7,70	63,3
1,0	96,0	45,0	14,1	9,23	51,9	4,92	125,2
1,5	155,0	72,7	16,5	14,5	89,1	3,79	196,5
2,0	217,8	102,2	18,4	19,9	130,6	3,14	274,2
2,5	283,6	133,0	20,0	25,6	175,7	2,72	357,0
3,0	351,8	165,0	21,5	31,3	223,9	2,42	444,1

2.6. Насаждения берёзы (*Betula* L.)

2.6.1. Характеристика базы данных о фитомассе березняков в лесах Евразии

Для анализа климатически обусловленных закономерностей распределения фитомассы березовых лесов Евразии из упомянутой сводки (Usoltsev, 2013) извлечены и использованы данные 683 пробных площадей с определениями на них фитомассы разных видов рода *Betula* L. (рис.

2.71). Материалы по ним объединены в один исходный массив, структурированный в географическом плане.

Рис. 2.71. Распределение пробных площадей с измерениями фитомассы (т/га) 683 насаждений берёзы (род *Betula* L.) на территории Евразии.

Данные о фитомассе березняков распределены на территории Евразии следующим образом: Западная и Средняя Европа – 93, Россия – 392, Казахстан – 58, Китай - 131 и Япония - 9 определений.

Род *Betula L.* включает в себя около 120 видов, из которых данные о фитомассе имеются по 13 евразийским видам с количеством определений, показанным в табл. 2.22.

Таблица 2.22

Распределение количества пробных площадей с определениями фитомассы рода *Betula* L. (т/га) по видам и странам

Вид	Систематическое название	Страна	Количество пробных площадей
Берёза белая	*Betula pendula* Roth. *B. pubescens* Ehrh.	Россия, Украина, Казахстан, Великобритания, Белоруссия, Азербайджан, Финляндия, Япония, Швеция, Монголия, Литва, Бельгия, Норвегия, Франция, Дания (Гренландия)	523
Б. полезная	*B. utilis* D.Don	Китай	127
Б. извилистая	*B. tortuosa* Ldb.	Россия	9
Б. плосколистная	*B. platyphylla* Suk.	Китай, Россия, Япония	6
Б. каменная	*B. ermanii* Cham.	Китай, Япония	4
Б. ребристая	*B. costata* Trautv.	Россия	4
Б. Максимовича	*B. maximowicziana* Rgl.	Япония	3
Б. Кузмищева	*B. kusmisscheffii* (Rgl) Suk.	Россия	2
Б. граболистная	*B. grossa* Sieb. et Zucc.	Япония	1
Б. шерстистая	*B. lanata* (Rgl.) V.Vas.	Россия	1
Б. Гмелина	*B. gmelinii* Bunge	Россия	1
Б. японская	*B. japonica* Sieb.	Россия	1
Б. карликовая	*B. nana* L.	Россия	1
Итого			683

С целью выявления географических закономерностей в изменении биопродуктивности березовых лесов на территории Евразии каждая пробная площадь, на которой было выполнено определение фитомассы насаждений, позиционирована по зональным поясам (от 1-го до 5-го) на карте-схеме Евразии (рис. 2.72) и соотнесена с индексом континентальности на карте-схеме изоконт (рис. 2.73), рассчитанных по С.П. Хромову (1957).

В предыдущих исследованиях (Усольцев, 2001, 2002*б*) изменение фитомассы лесообразующих видов Северной Евразии оценивалось в связи со среднемесячной суммой эффективных температур, возрастающей в направлении с севера на юг от 0 до 70^0C в широтном диапазоне от 74 до 50^0с.ш. В этом диапазоне пробные площади были позиционированы по карте-схеме изотерм С. Тукканена (Tuhkanen, 1984). Для целей настоящего исследования схема С. Тукканена непригодна, поскольку не охватывает территорию всей Японии и Китая, а соответствующей карты-схемы для территории Евразии нет. Поэтому наши пробные площади с определениями фитомассы позиционированы по зональным поясам Б.П. Алисова.

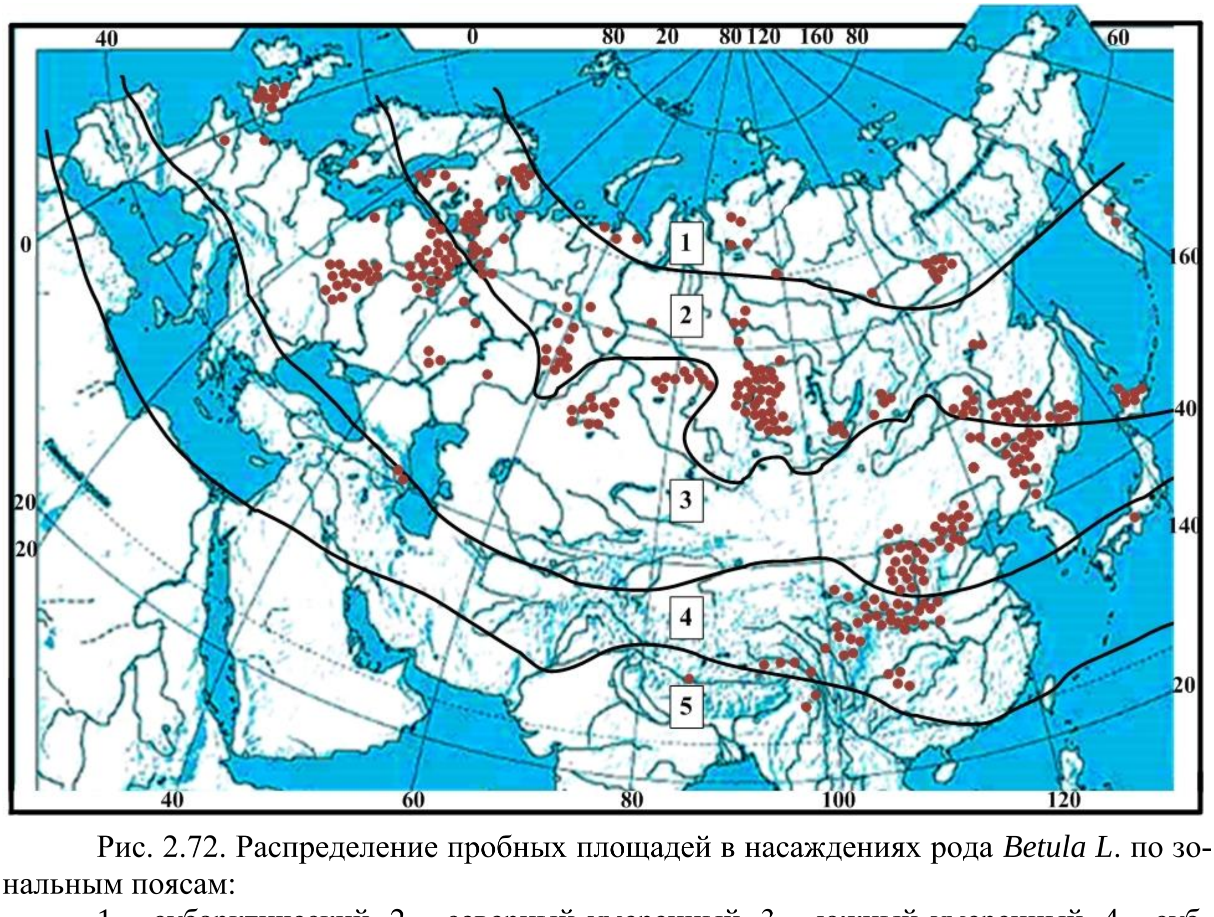


Рис. 2.72. Распределение пробных площадей в насаждениях рода *Betula L*. по зональным поясам:

1 – субарктический, 2 – северный умеренный, 3 – южный умеренный, 4 - субтропический, 5 – субэкваториальный (Алисов, Полтараус, 1974; Базилевич, Родин, 1967)

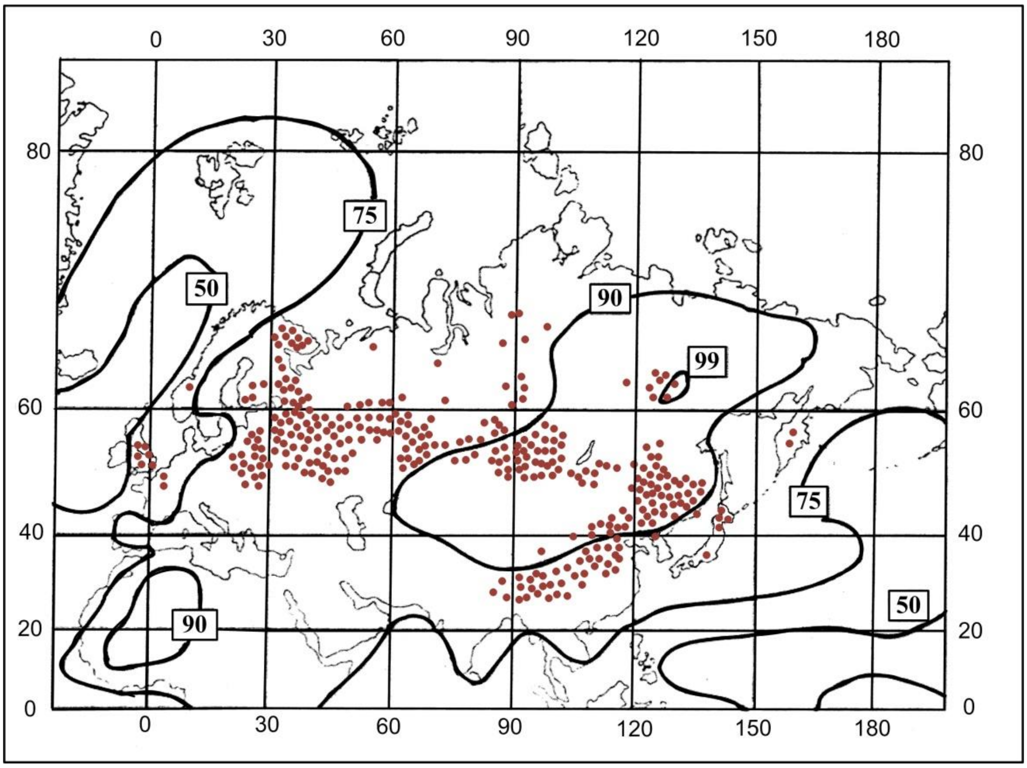


Рис. 2.73. Распределение пробных площадей в насаждениях рода *Betula L*. на карте-схеме изоконт Евразии, предложенной С.П. Хромовым (1957); индексы континентальности показаны цифрами

2.6.2. Трансконтинентальные климатические градиенты фитомассы березняков Евразии

Биологическая продуктивность берёзовых насаждений, как и насаждений других пород, анализируемых выше, определяется климатическими факторами, но лишь в первом приближении, поскольку есть еще онтогенетический, ценотический, эдафический и другие уровни ее изменчивости. Поэтому в регрессионные уравнения в качестве объясняющих изменчивость независимых переменных включаются, наряду с климатическими параметрами, возраст, запас и густота древостоя. Последняя оказалась статистически незначимой для большинства фракций фитомассы и была исключена из последующих расчётов.

Как и при анализе фитомассы ели, пихты и лиственницы, применена «цепочка» последовательно связанных уравнений. По массиву исходных данных в количестве 683 определений выполнен многофакторный регрессионный анализ географической ординации запаса стволовой древесины и фитомассы березовых насаждений согласно рекурсивной системе уравнений (стрелкой показана последовательность расчетов):

$$M = \mathrm{f}\,(A, Zon, ICKh) \rightarrow Pi = \mathrm{f}\,(A, M, Zon, ICKh), \qquad (2.17)$$

где *ICKh* – индекс континентальности климата, по С.П. Хромову (см. рис. 2.18). В результате получена характеристика уравнений (2.17), приведенная в табл. 2.23.

Таблица 2.23

Характеристика уравнений (2.17) для берёзовых насаждений

Зависимые переменные	Константы и независимые переменные уравнений (2.17)								
	a_0	a_1 (ln*A*)	a_2 $(\ln A)^2$	a_3 (ln*M*)	a_4 ln(*Zon*)	a_5 $(\ln Zon)^2$	a_6 (ln*ICKh*)	R^2	*SE*
ln(*M*)	1,5590	1,9763	–0,1567	-	2,5994	–1,4548	–0,6363	0,615	0,46
ln(*Ps*)	–0,9771	0,2356	–0,0342	0,9855	-	-	-	0,980	0,14
ln(*Pb*)	–1,6200	0,2536	-	0,6321	-	-	-	0,801	0,34
ln(*Pf*)	–5,6293	–0,1350	-	0,4342	-	-	1,1758	0,478	0,35
ln(*Pr*)	–7,4267	0,9400	–0,1271	0,6859	0,4507	-	1,1510	0,821	0,31
ln(*Pa*)	–0,0233	-	-	0,9132	-	-	-	0,975	0,14
ln(*Pt*)	0,8694	0,0823	-	0,7313	-	-	-	0,906	0,17
ln(*Pu*)	–2,1554	0,3683	-	0,2157	0,7952	-	-	0,327	0,55

Уравнения, приведенные в табл. 2.23, за некоторыми исключениями, характеризуются достаточно высокими коэффициентами R^2, которые составили: для *M* 0,615; для *Ps, Pb, Pf, Pr, Pa, Pt* и *Pu* соответственно 0,980; 0,801; 0,478; 0,821; 0,975; 0,906 и 0,327; для *Zs, Zb, Zf, Zr, Za, Zt* и *Zu* соответственно 0,933; 0,835; 0,940; 0,932; 0,874; 0,903 и 0,891. Но независимо от величины R^2, все регрессионные коэффициенты при независимых переменных значимы на уровне вероятности P_{95}, что свидетельствует об их адекватности и воспроизводимости. Соотношение фактических и полученных по уравнениям (2.17) значений анализируемых показателей показано на рис. 2.74-2.76.

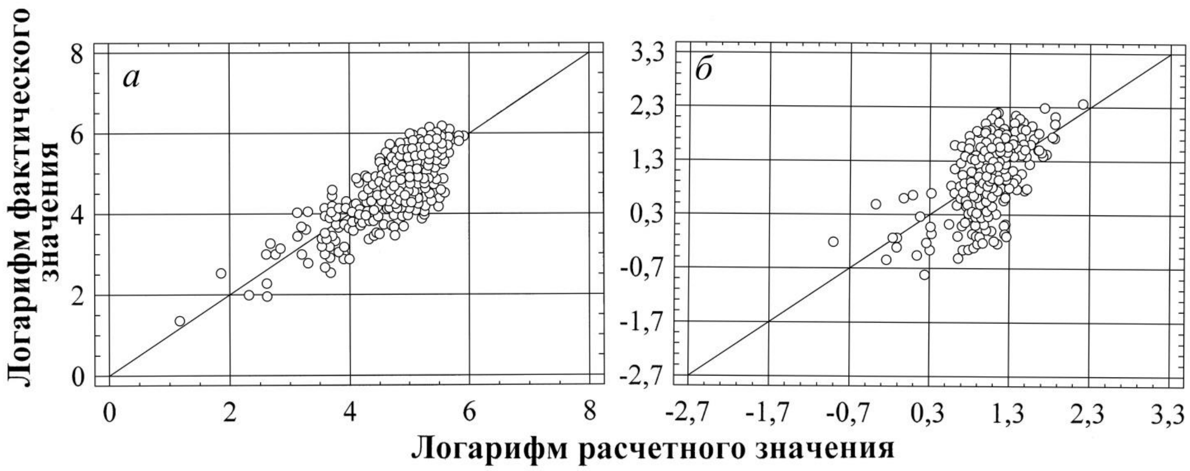


Рис. 2.74. Соотношение фактических и расчетных значений *M* (а) и *Pu* (б), полученных согласно уравнениям (2.17) для берёзовых насаждений Евразии.

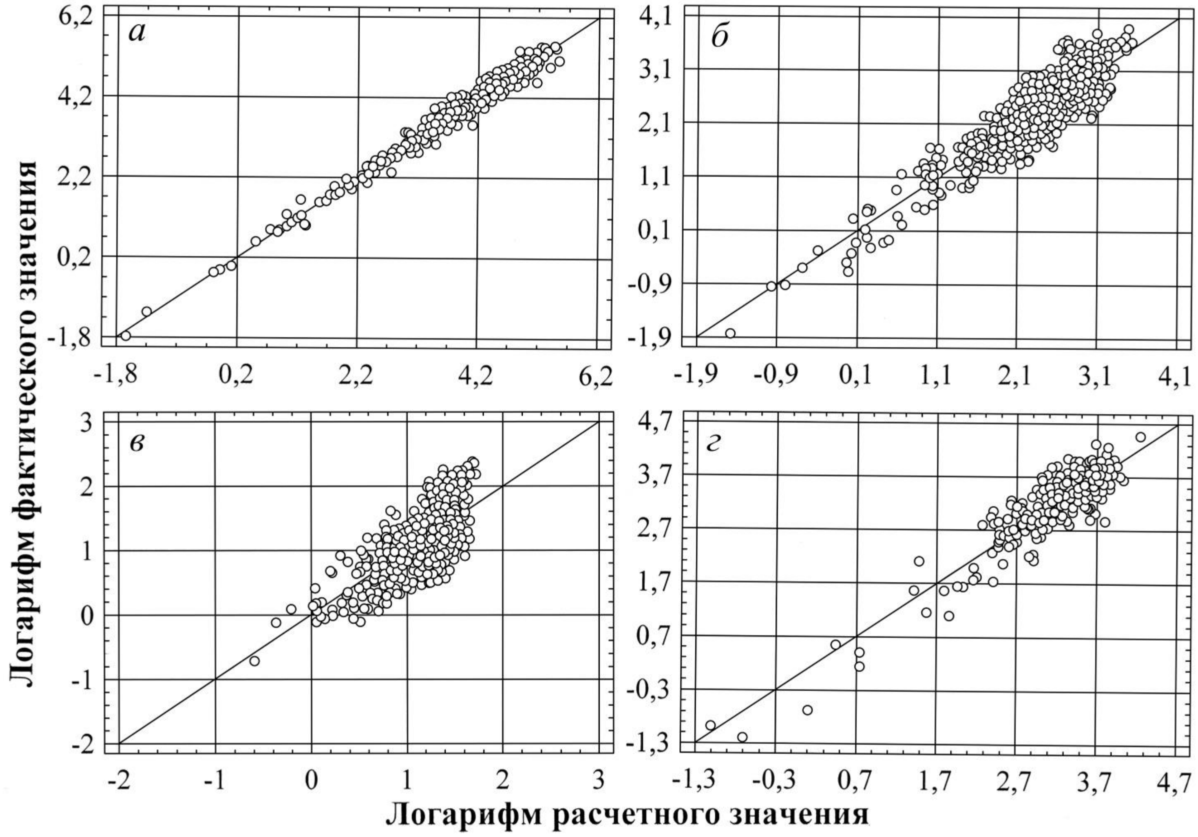


Рис. 2.75. Соотношение фактических и расчетных значений P_S (*а*), P_B (*б*), P_F (*в*) и P_R (*г*), полученных согласно уравнениям (2.17) для берёзовых насаждений Евразии.

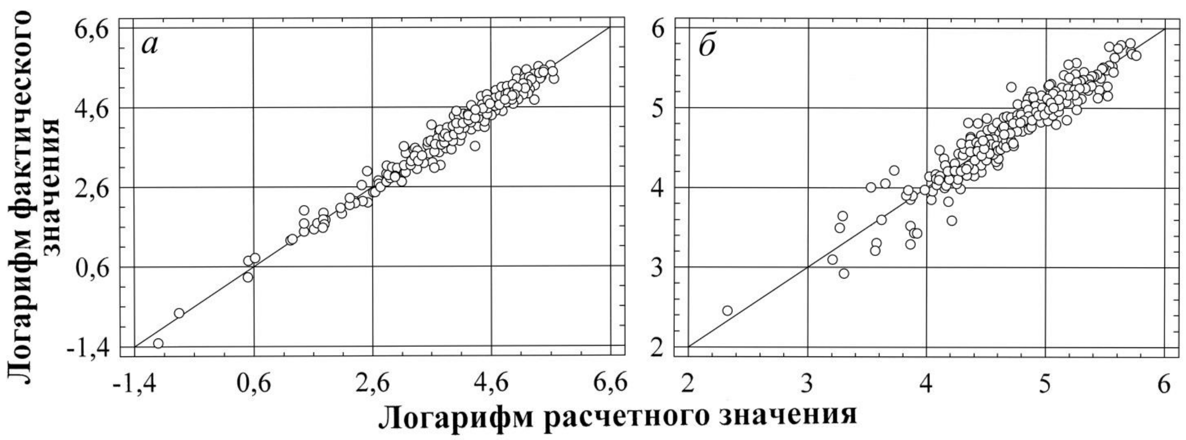


Рис. 2.76. Соотношение фактических и расчетных значений P_A (*а*) и P_T (*б*), полученных согласно уравнениям (2.17) для берёзовых насаждений Евразии

Расчет регрессионных коэффициентов a_i «цепочки» уравнений (2.17) выполнен в следующей последовательности: вначале рассчитывается уравнение для *M* в системе (2.17) с использованием независимых переменных *A*, *Zon* и *ICKh*; затем уравнения для фракций фитомассы *Pi* с использованием тех же независимых переменных *A*, *Zon* и *ICKh*, а также переменной *M*, статус которой сменился, и ранее зависимая переменная на данном этапе стала независимой (по рекурсивному принципу).

Путем последовательного табулирования уравнений (2.17), приведенных в табл. 2.23, получены возрастные тренды искомых величин для каждого зонального пояса, а в зональных поясах – для индексов континентальности климата в пределах от 55 до 95. Из расчетных возрастных трендов взяты значения фракций фитомассы для возраста 50 лет, построены графики ее зависимости от порядкового номера зонального пояса при индексе континентальности климата территории, равном 75 (рис. 2.77), а также графические представления связи фитомассы со значениями индекса континентальности в 3-м зональном поясе (рис. 2.78).

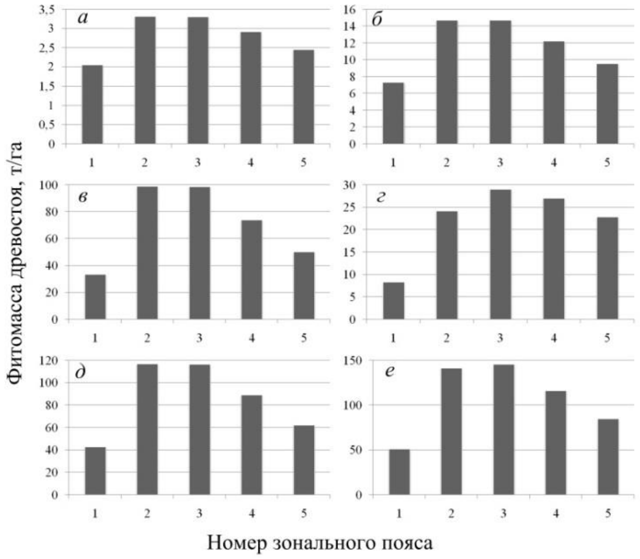


Рис. 2.77. Изменение расчетных показателей фитомассы березняков: листвы (а), ветвей (б), стволов (в), корней (г), надземной (д) и общей (е) в возрасте 50 лет по климатическим поясам при индексе континентальности климата по С.П. Хромову, равном 75%.

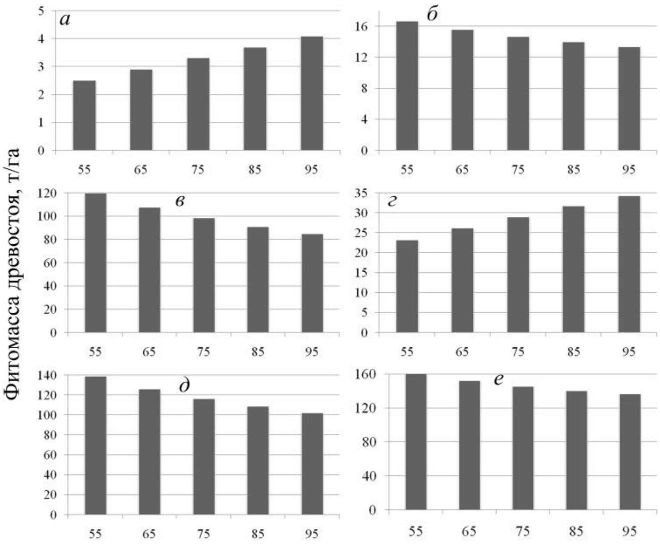


Рис. 2.78. Изменение расчетных показателей фитомассы березняков: листвы (а), ветвей (б), стволов (в), корней (г), надземной (д) и общей (е) в возрасте 50 лет с индексом континентальности, по С.П. Хромову, в южном умеренном климатическом поясе (номер 3 на рис. 2.20).

Согласно полученным результатам, при данном индексе континентальности фитомасса всех фракций березняков и её совокупные показатели изменяются по колоколообразной кривой с максимумом во 2-3-м зональных поясах (см. рис. 2.77), а при фиксированном зональном поясе (пояс 3) фитомасса стволов, ветвей, надземная и общая в направлении от атлантического и тихоокеанского побережий к полюсу континентальности в Якутии снижается, а фитомасса листвы и корней возрастает (см. рис. 2.78).

Изменение расчетных показателей фитомассы нижнего яруса по зональному градиенту берёзовых насаждений (рис. 2.79а) отличается от такового для надземной и общей фитомассы, монотонно увеличиваясь в направлении с севера на юг, а в пределах одного зонального пояса тренды фитомассы нижнего яруса и общей фитомассы совпадают, последовательно снижаясь в направлении полюса континентальности (рис. 2.79*б*), как это наблюдалось и в сосняках (см. рис. 2.26 и 2.27).

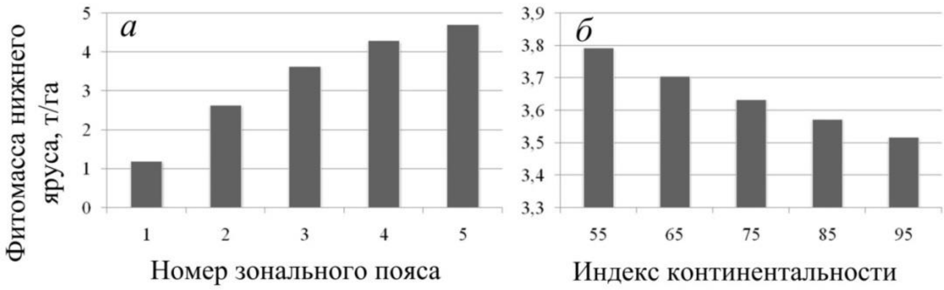


Рис. 2.79. Связь расчетных показателей фитомассы нижнего яруса в возрасте 50 лет с зональной принадлежностью березняков при индексе континентальности климата, равном 75% (*а*) и с индексом континентальности, по С.П. Хромову, в южном умеренном климатическом поясе (*б*).

Отношение подземной фитомассы к надземной (P_R/P_A) повышается как в направлении от субарктического к субэкваториальному поясу, так и в направлении полюса континентальности климата (рис. 2.80), т.е. изменяется прямо противоположно данному соотношению в лиственничниках (см. рис. 2.43 и 2.44).

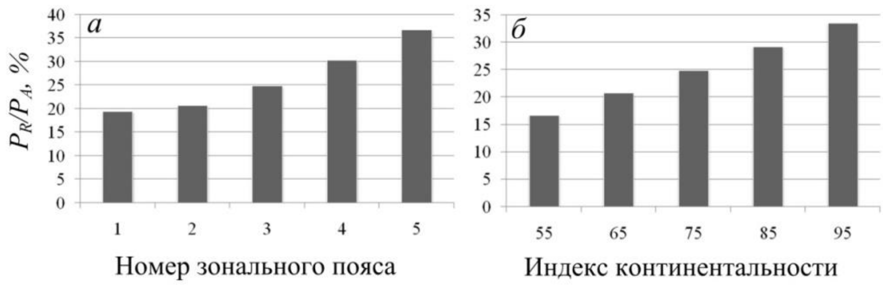


Рис. 2.80. Изменение отношения P_R/P_A в 50-летних березняках в связи с номером зонального пояса при индексе континентальности, по С.П. Хромову, равном 75% (а) и с индексом континентальности, по С.П. Хромову, в южном умеренном климатическом поясе (б).

Отношение фитомассы нижнего яруса к общей фитомассе березняков повышается как в направлении от 1-го зонального пояса к 5-му при одном и том же индексе континентальности, так и в направлении к полюсу континентальности в пределах одного зонального пояса (**рис. 2.81**).

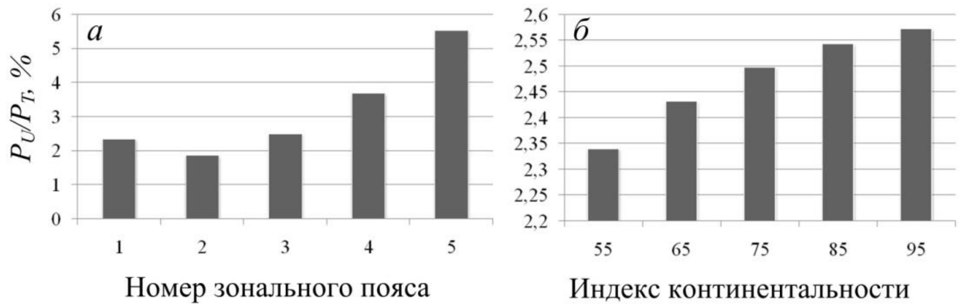


Рис. 2.80. Изменение отношения P_U/P_T в 50-летних березняках в связи: (*а*) с номером зонального пояса при индексе континентальности, равном 75%, и (*б*) с индексом континентальности, по С.П. Хромову, в южном умеренном климатическом поясе.

2.7. Насаждения осины и тополей (*Populus* L.)

2.7.1. Характеристика базы данных о фитомассе насаждений Populus в лесах Евразии

Для анализа климатически обусловленных закономерностей распределения фитомассы осиновых и тополёвых лесов Евразии из сформированной сводки (Usoltsev, 2013) взяты данные 413 пробных площадей с определениями на них фитомассы 12 видов рода *Populus* L. Распределение пробных площадей с определениями фитомассы насаждений на карте Евразии показано на рис. 2.82, а по древесным видам и странам - в табл. 2.24.

Рис. 2.82. Распределение пробных площадей с измерениями фитомассы (т/га) 413 насаждений осины и тополей (род *Populus* L.) на территории Евразии.

2.7.2. Трансконтинентальные климатические градиенты фитомассы насаждений Populus Евразии

С целью выявления географических закономерностей в изменении биопродуктивности насаждений *Populus* на территории Евразии каждая пробная площадь, на которой было выполнено определение фитомассы насаждений, позиционирована по зональным поясам (от 1-го до 5-го) на карте-схеме Евразии (рис. 2.83) и соотнесена с индексом континентальности на карте-схеме изоконт (рис. 2.84), рассчитанных по С.П. Хромову (1957).

По массиву исходных данных в количестве 413 определений выполнен многофакторный регрессионный анализ географической ординации густоты, запаса стволовой древесины и фитомассы насаждений рода *Populus* согласно рекурсивной системе уравнений:

N= f(A, Zon, $ICKh$)→M=f (A, N, Zon, $ICKh$)→Pi=f (A, N, M, Zon, $ICKh$),(2.18)

где *ICKh* – индекс континентальности климата, по С.П. Хромову (см. рис. 2.18).

Таблица 2.24

Распределение количества пробных площадей с определениями фитомассы рода *Populus* (т/га) по видам и странам

Вид	Систематическое название	Страна	Количество пробных площадей
Осина	*Populus tremula* L.	Россия, Украина, Казахстан, Эстония, Белоруссия	188
Осина Давида	*P. davidiana* Dode	Китай, Япония	129
Тополь волосистоплодный	*P. trichocarpa* Torr. & A.Gray *ex* Hook.	Франция, Австрия, Великобритания, Бельгия, Нидерланды	37
Тополь лавролистный	*P. laurifolia* Ledeb.	Россия	12
Тополь белый	*P. alba* Ledeb	Россия, Казахстан	10
Тополь евроамериканский «Робуста»	*Populus × euroamericana*	Украина	10
Туранга евфратская	*P. euphratica Olivier*	Китай	9
Гибрид	*Populus hybrid*	Япония	8
Тополь дельтовидный	*P. deltoides* W.Bartram *ex* Humphry Marshall	Китай	6
Тополь чёрный	*P. nigra* L.	Россия	2
Тополь Бахелье	*Populus × bachelieri* Solemacher	Болгария	1
Тополь сизолистный	*P. pruinosa* Schrenk	Таджикистан	1
Итого			413

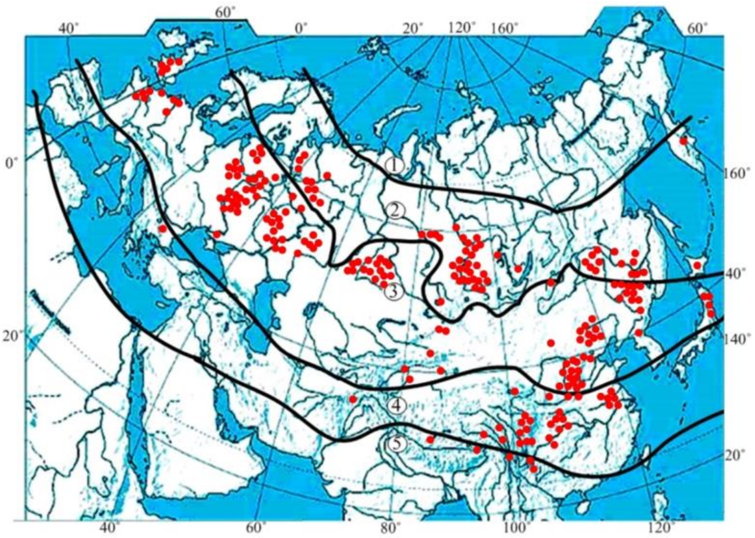


Рис. 2.83. Распределение пробных площадей насаждений *Populus* по зональным поясам (Алисов, Полтараус, 1974; Базилевич, Родин, 1967).

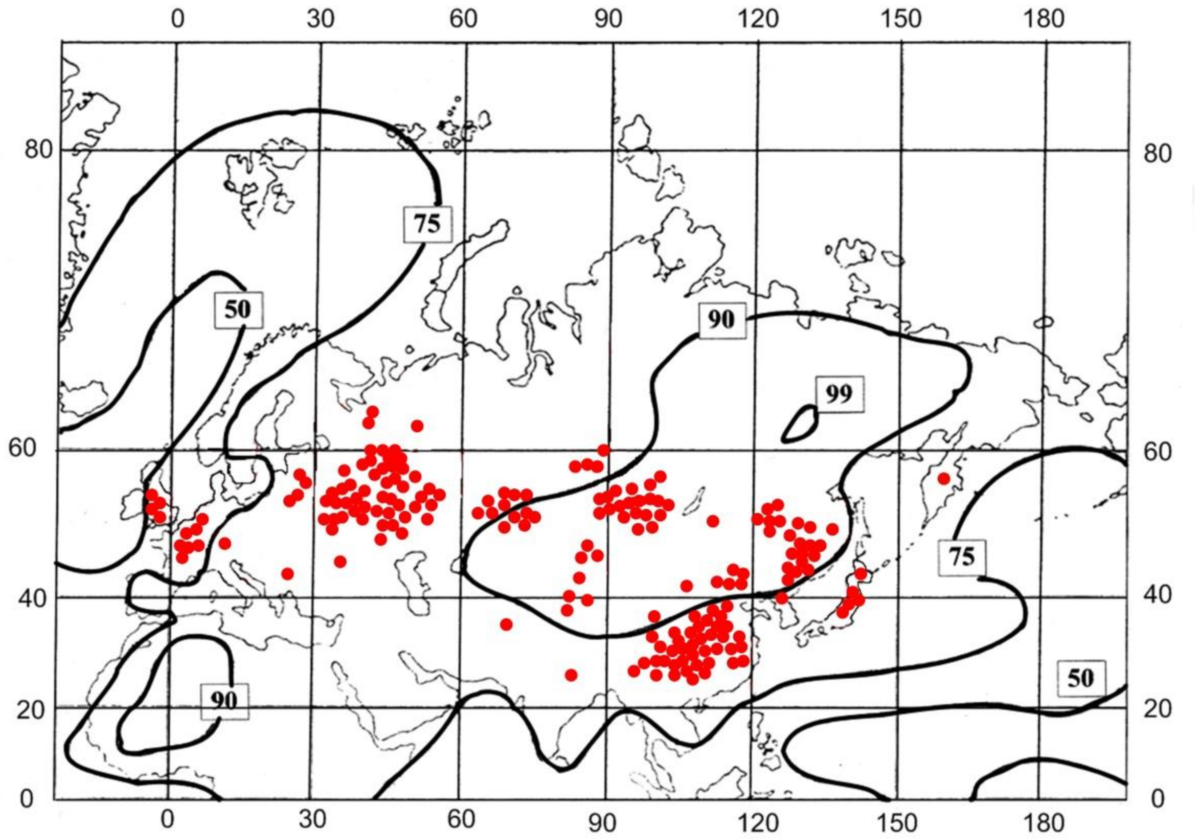


Рис. 2.84. Распределение пробных площадей насаждений *Populus* на карте-схеме изоконт Евразии (Хромов, 1957); индексы континентальности показаны цифрами.

В результате получена характеристика уравнений (2.18), приведенная в табл. 2.25. Все уравнения, приведенные в табл. 2.25, за некоторыми исключениями, характеризуются достаточно высокими коэффициентами R^2, свидетельствующими о их адекватности исходным данным. Соотношение фактических и полученных по уравнениям (2.17) значений анализируемых показателей показано на рис. 2.85-2.87.

Таблица 2.25

Характеристика уравнений (2.18) для насаждений *Populus*

Зависимые переменные	Константы и независимые переменные уравнений (2.18)					
	a_0	$a_1(\ln A)$	$a_2(\ln A)^2$	$a_3(\ln N)$	$a_4(\ln N)^2$	$a_5(\ln M)$
$\ln(N)$	-9,7129	-1,3162	-	-	-	-
$\ln(M)$	20,7867	1,4888	-0,1525	-0,1447	-	-
$\ln(P_S)$	-0,3102	0,7072	-0,0759	0,0656	-	0,8904
$\ln(P_B)$	-10,2663	0,0818	-	-0,0809	-	0,6149
$\ln(P_F)$	-9,0230	-1,6727	0,2464	0,2037	-0,0584	1,0169
$\ln(P_R)$	-7,4416	0,1362	-	0,2147	-0,0672	2,1117
$\ln(P_A)$	-1,4823	0,1480	-	0,0733	-0,0235	0,8222
$\ln(P_T)$	-2,5039	0,7009	-0,0759	0,1372	-0,0480	0,7408
$\ln(P_U)$	-27,8283	-2,5891	0,3591	0,0724	-0,1466	0,2040

Продолжение таблицы 2.25

	a_6 $(\ln M)^2$	a_7 $\ln(Zon)$	a_8 $(\ln Zon)^2$	a_9 $\ln(ICKh)$	R^2	SE
$\ln(N)$	-	-0,3785	-	3,4152	0,671	0,60
$\ln(M)$	-	-0,9917	-	-4,0415	0,410	0,56
$\ln(P_S)$	-	0,4460	-0,1743	-0,3913	0,964	0,16
$\ln(P_B)$	-	1,6649	-0,4247	1,8440	0,731	0,39
$\ln(P_F)$	-0,0656	0,7527	-	1,9643	0,552	0,38
$\ln(P_R)$	-0,1535	0,5646	-	0,6824	0,721	0,31
$\ln(P_A)$	-	0,2234	-	0,2387	0,954	0,17
$\ln(P_T)$	-	0,9806	-0,3071	0,3089	0,908	0,17
$\ln(P_U)$	-	1,4548	-	6,9682	0,557	0,40

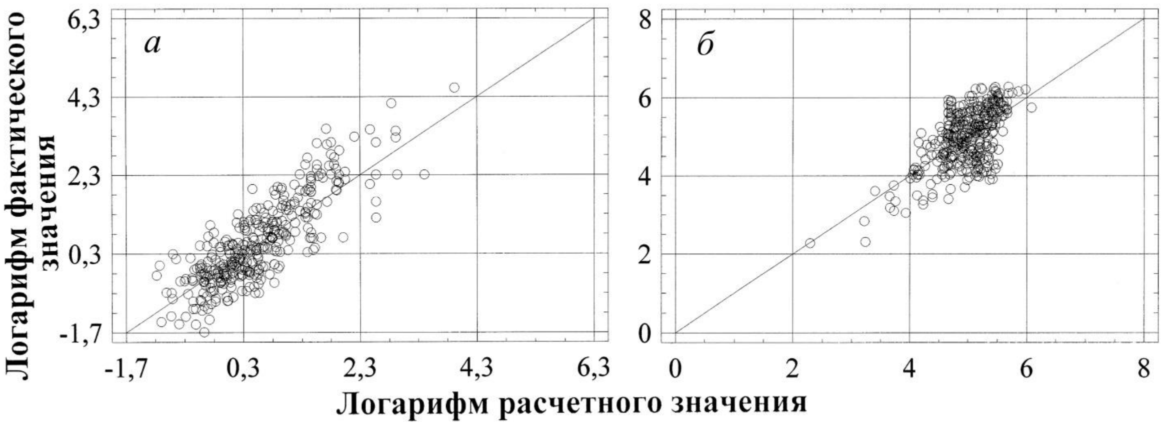


Рис. 2.85. Соотношение фактических и расчетных значений *N* (*а*) и *M* (*б*), полученных согласно уравнениям (2.18) для насаждений *Populus* Евразии.

Путем табулирования уравнений (2.18), приведенных в табл. 2.25, получены возрастные тренды искомых величин для каждого зонального пояса, а в зональных поясах – для индексов континентальности климата в пределах от 55 до 95. Из расчетных возрастных трендов взяты значения фракций фитомассы для возраста 50 лет, построены графики ее зависимости от порядкового номера зонального пояса при индексе континентальности климата территории, равном 75 (рис. 2.88), а также графические представления связи фитомассы со значениями индекса континентальности в 3-м зональном поясе (рис. 2.89).

В отличие от зонального тренда надземной и общей фитомассы березняков, характеризующегося наличием оптимума во 2-м и 3-м поясах (см. рис. 2.77), подобный тренд для насаждений *Populus* совершенно иной, а именно, происходит монотонное снижение надземной и общей фитомассы в направлении от 1-го к 5-му зональным поясам (см. рис. 2.88 *д, е*), а в направлении к полюсу континентальности для одного и того же зонального пояса совокупные по фракциям показатели - надземная и общая фитомасса – снижаются примерно в 6 раз (см. рис. 2.89 *д, е*). Это означает совпадение трендов фитомассы насаждений берез и *Populus* по градиенту континентальности, но в березняках это снижение составляет всего 20-30%.

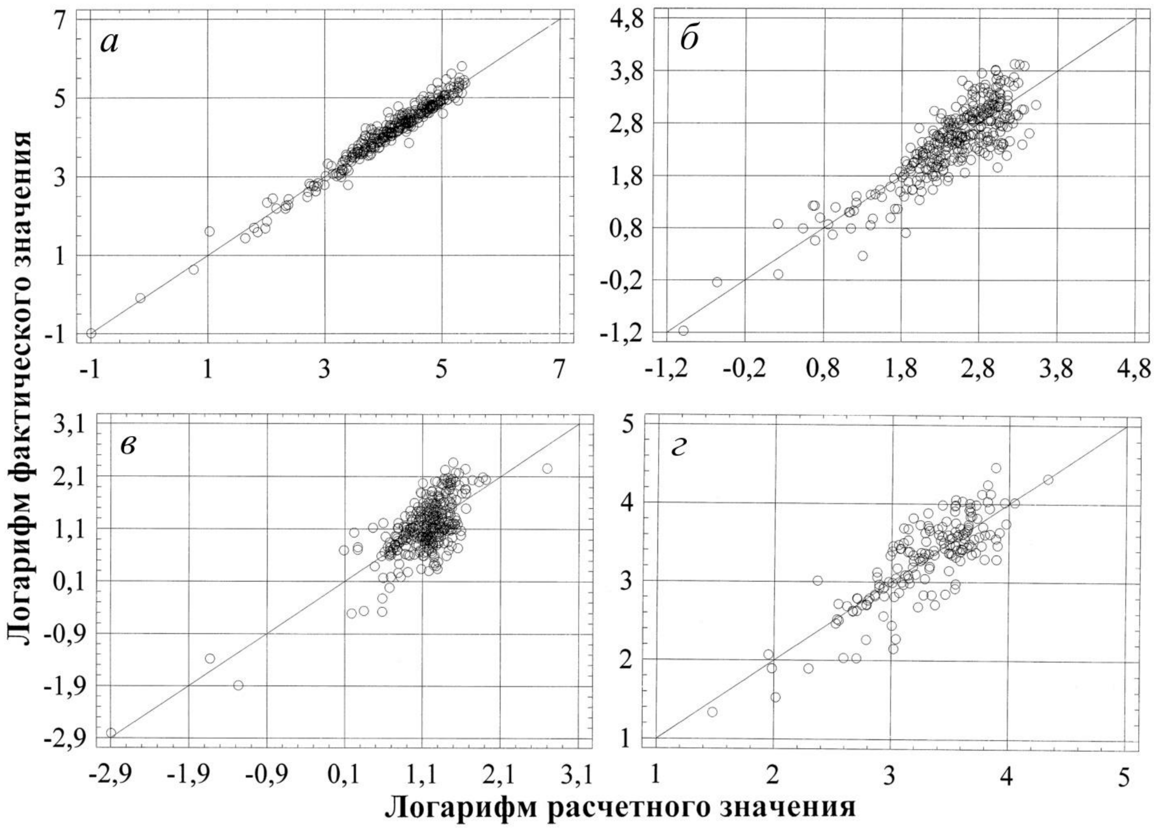


Рис. 2.86. Соотношение фактических и расчетных значений P_S (*а*), P_B (*б*), P_F (*в*) и P_R (*г*), полученных согласно уравнениям (2.18) для насаждений *Populus* Евразии.

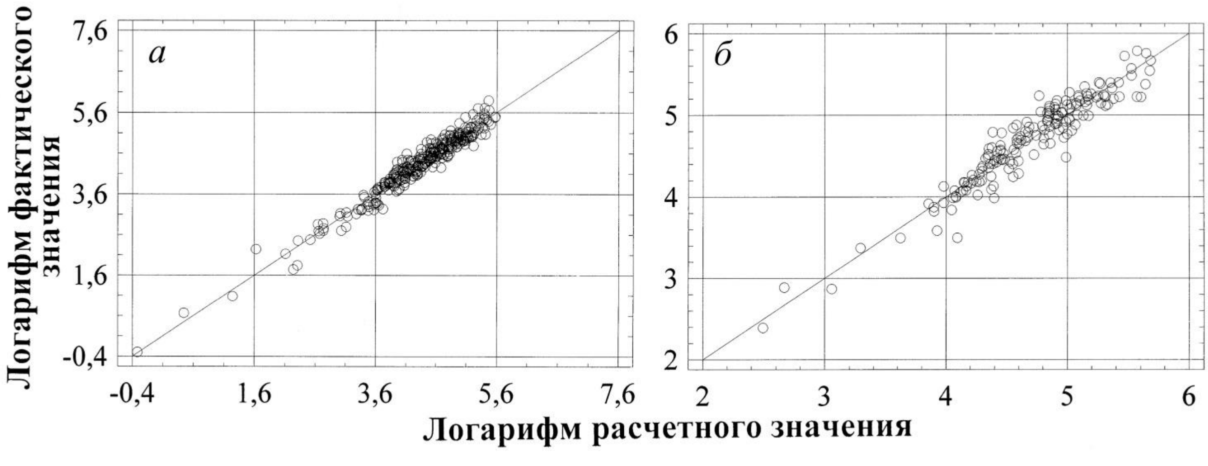


Рис. 2.87. Соотношение фактических и расчетных значений P_A (*а*) и P_T (*б*), полученных согласно уравнениям (2.18) для насаждений *Populus* Евразии.

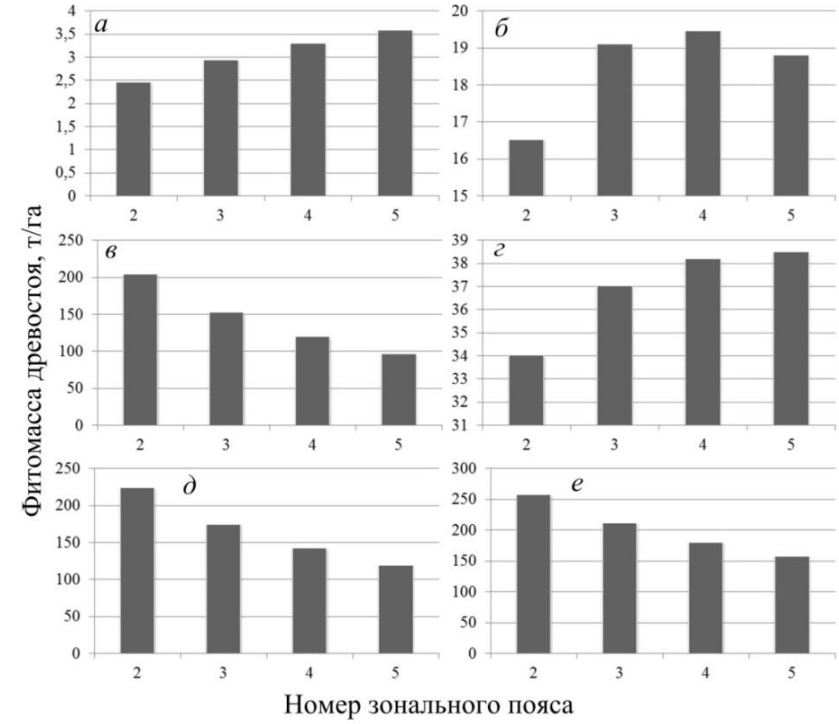


Рис. 2.88. Изменение расчетных показателей фитомассы насаждений *Populus*: листвы (а), ветвей (б), стволов (в), корней (г), надземной (д) и общей (е) в возрасте 50 лет по климатическим поясам при индексе континентальности климата по С.П. Хромову, равном 75%.

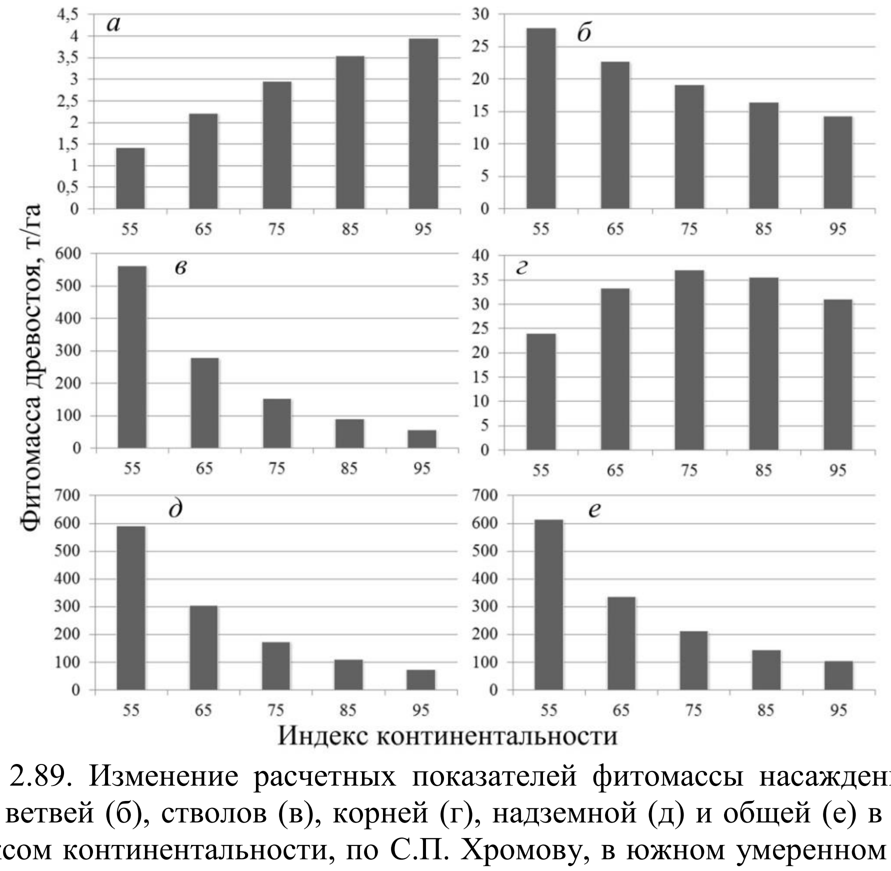


Рис. 2.89. Изменение расчетных показателей фитомассы насаждений *Populus*: листвы (а), ветвей (б), стволов (в), корней (г), надземной (д) и общей (е) в возрасте 50 лет с индексом континентальности, по С.П. Хромову, в южном умеренном климатическом поясе (номер 3 на рис. 2.20).

Изменение расчетных показателей фитомассы нижнего яруса в насаждениях *Populus* по обоим трансконтинентальным градиентам противоположно изменению надземной и общей фитомассы древостоев, т.е. в направлении как с севера на юг, так и от океанических побережий к полюсу континентальности древостои по своему продукционному потенциалу уступают позиции нижнему ярусу (рис. 2.90).

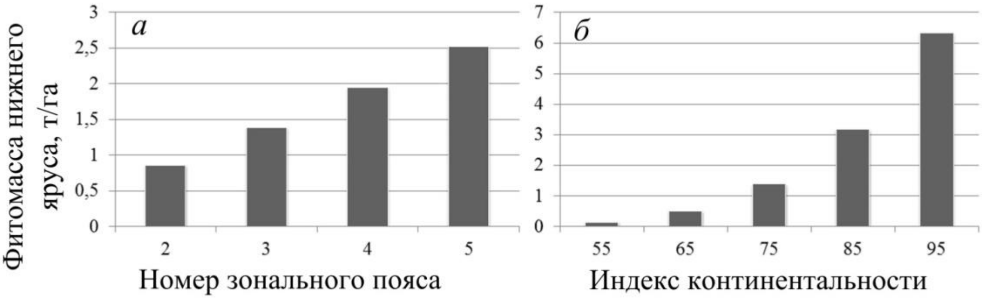


Рис. 2.90. Связь расчетных показателей фитомассы нижнего яруса в возрасте 50 лет с зональной принадлежностью насаждений *Populus* при индексе континентальности климата, равном 75% (а) и с индексом континентальности, по С.П. Хромову, в южном умеренном климатическом поясе (б).

Отношение подземной фитомассы к надземной (P_R/P_A), а также фитомассы нижнего яруса к общей древостоя (P_U/P_T), по зональным поясам и градиенту континентальности изменяются аналогично фитомассе нижнего яруса, т.е. увеличиваются как в направлении с севера на юг, так и в направлении к полюсу континентальности (рис. 2.91 и 2.92).

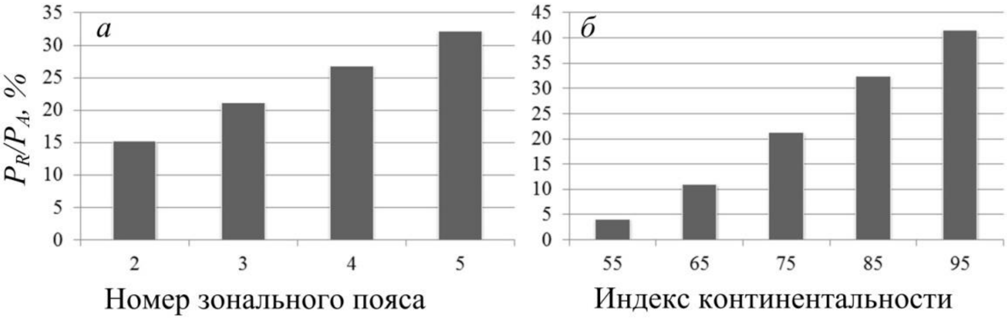


Рис. 2.91. Изменение отношения P_R/P_A в 50-летних насаждениях *Populus* в связи с номером зонального пояса при индексе континентальности, по С.П. Хромову, равном 75% (а) и с индексом континентальности, по С.П. Хромову, в южном умеренном климатическом поясе (б).

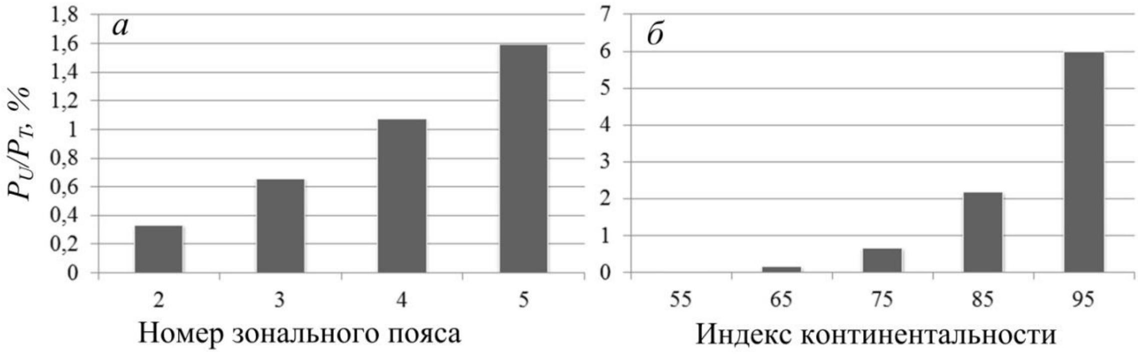


Рис. 2.92. Изменение отношения P_U/P_T в 50-летних насаждениях *Populus* в связи: (*а*) с номером зонального пояса при индексе континентальности, равном 75%, и (*б*) с индексом континентальности, по С.П. Хромову, в южном умеренном климатическом поясе.

2.8. Насаждения дуба (*Quercus* L.)

2.8.1. Характеристика базы данных о фитомассе дубовых насаждений в лесах Евразии

Из сформированной сводки (Usoltsev, 2013) с целью анализа климатически обусловленных закономерностей распределения фитомассы дубовых лесов Евразии взяты данные 694 пробных площадей с определениями на них фитомассы 20 видов рода *Quercus* L. Распределение пробных площадей с определениями фитомассы насаждений на карте Евразии показано на рис. 2.93, а по древесным видам и странам - в табл. 2.26.

Рис. 2.93. Распределение пробных площадей с измерениями фитомассы (т/га) 413 насаждений дуба (род *Quercus* L.) на территории Евразии.

Каждая пробная площадь, на которой было выполнено определение фитомассы насаждений дуба, позиционирована, как и в предыдущих случаях, по зональным поясам (от 2-го до 5-го) на карте-схеме Евразии (рис. 2.94) и соотнесена с индексом континентальности на карте-схеме изоконт (рис. 2.95), рассчитанных по С.П. Хромову (1957). По результатам совмещения сформирован массив исходных данных фитомассы и рассчитана система связанных (рекурсивных) уравнений (2.18), структура которой аналогична той, что использована выше при моделировании климатических градиентов фитомассы насаждений *Populus*.

Таблица 2.26

Распределение количества пробных площадей с определениями фитомассы дуба (т/га) по видам и странам

Вид	Систематическое название	Страна	Количество пробных площадей
Дуб черешчатый	*Quercus robur* L.	Россия, Белоруссия, Украина, Бельгия, Великобритания, Дания, Молдавия, Швейцария, Швеция, Испания, Чехия, Франция, Польша, Эстония	388
Дуб острейший	*Q. acutissima* Carruth.	Китай	188
Дуб скальный	*Q. petraea* Liebl.	Франция, Болгария, Молдавия, Венгрия, Белоруссия, Бельгия, Великобритания, Нидерланды	35
Дуб монгольский	*Q. mongolica* Fisch. ex Turcz.	Россия	15
Дуб пильчатый	*Q. serrata* Murray	Китай, Япония	10
Дуб хермесовый	*Q. coccifera* L.	Испания	8
Дуб каменный	*Q. ilex* L.	Испания, Италия, Франция	7
Дуб имеретинский	*Q. imeretina* Stev.	Грузия	6
Дуб красный	*Q. rubra* L.	Болгария, Великобритания	5
Дуб пушистый	*Q. pubescens* Willd.	Молдавия, Франция, Румыния	4
Дуб грузинский	*Q. iberica* Stev.	Грузия, Азербайджан	4
Дуб пиренейский	*Q. pyrenaica* Willd.	Испания	4
Дуб седой	*Q. leucotrichophora* A.Camus	Грузия, Пакистан	4
Дуб каштанолистный	*Q. castaneifolia C. A. Mey.*	Азербайджан	3
Дуб сизый	*Q. glauca Thunb.*	Япония	3
Дуб филлиреeподобный	*Q. phillyraeoides* Gray.	Япония	3
Дуб курчавый	*Q. crispula* Blume	Япония	2
Дуб длинноножковый	*Q. longipes* Stev.	Болгария	2
Дуб пушистый	*Q. lanuginosa* Thuill.	Пакистан	2
Дуб ножкоцветный	*Q. pedunculiflora C.Koch.*	Румыния	1
Итого			694

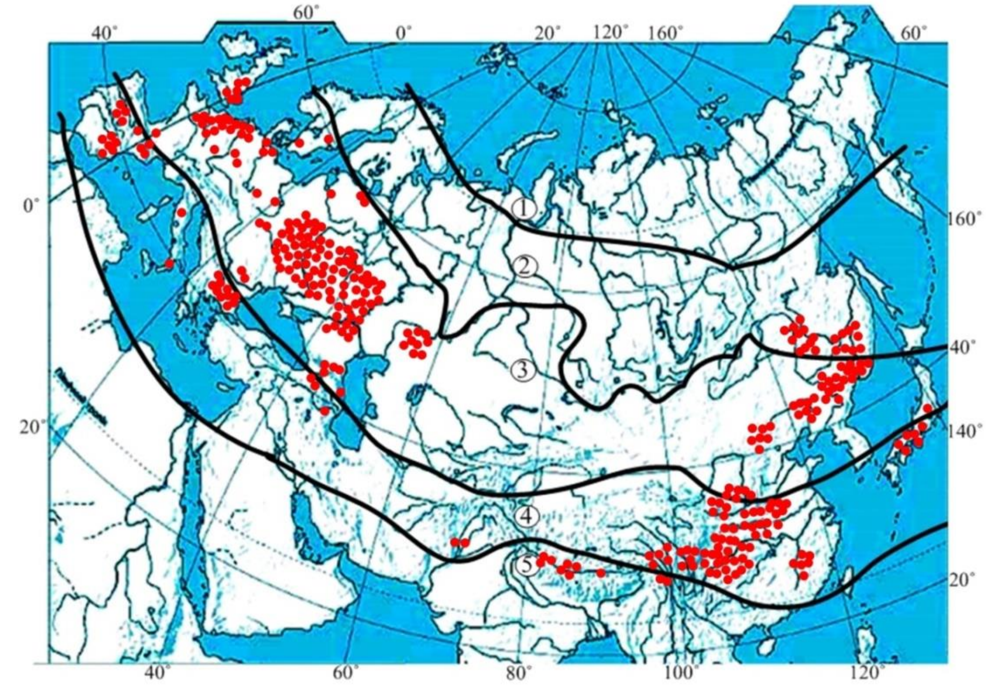


Рис. 2.94. Распределение пробных площадей насаждений дуба по зональным поясам.

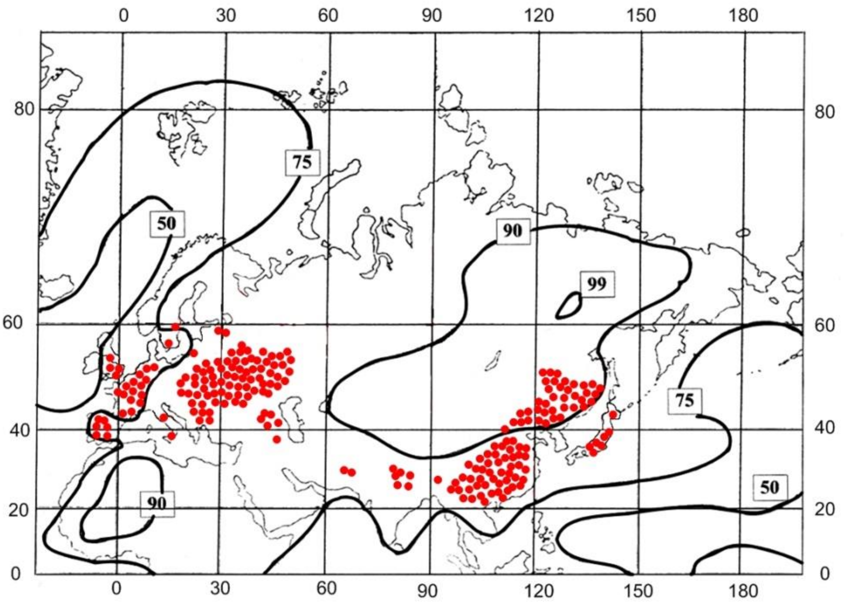


Рис. 2.95. Распределение пробных площадей насаждений дуба на карте-схеме изоконт Евразии (Хромов, 1957); индексы континентальности показаны цифрами.

Необходимо отметить, что ареал рода *Quercus* по сравнению со всеми выше рассмотренными древесными породами охватывает лишь территории, прилегающие к атлантическому и тихоокеанскому побережьям, избегая районов с наиболее континентальным климатом (рис. 2.96). Эта специфика экологии дуба отражена и в характере распределения пробных площадей на территории Евразии (см. рис. 2.93-2.95). Наиболее протяжённым ареалом в восточном направлении обладает дуб черешчатый, распространяясь от Атлантики до Урала. Несколько уступают ему по протяженности ареалов дуб хермесовый на западе и пильчатый на востоке (см. рис. 2.96). Более узкий диапазон градиента континентальности климата у дуба по сравнению с остальными рассмотренными породами может снизить надежность климатически обусловленных трендов фитомассы дубовых насаждений.

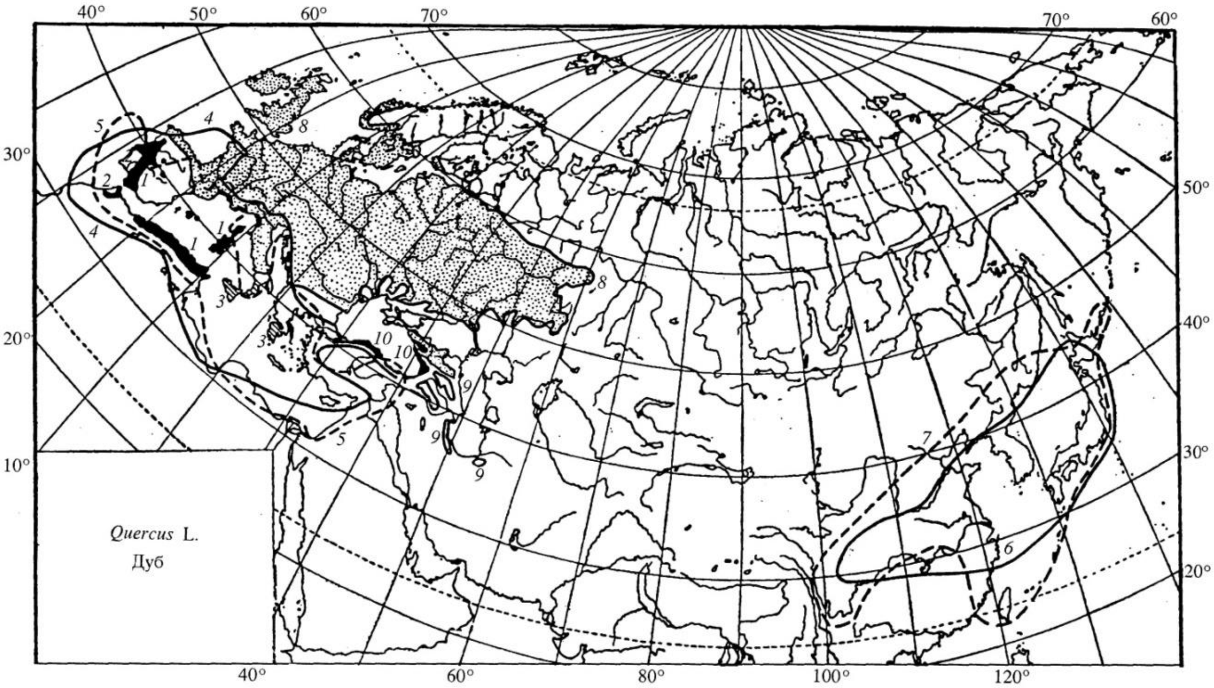


Рис. 2.96. Ареалы *Quercus suber* L. (1), *Q. occidentalis* Y. Gay. (2), *Q. hispanica* Lam (3), *Q. ilex* L. и *Q. rotundifolia* Lam (4), *Q. coccifera* L. (5), *Q. serrata* Carruth. (6), *Q. dentata* Thunb. (7), *Q. robur* L. (8), *Q. macranthera* F. *et* M. (9), *Q. hartwissiana* Stev. (10) (Деревья…, 1951).

2.8.2. Трансконтинентальные климатические градиенты фитомассы дубовых насаждений Евразии

Характеристика полученных уравнений приведена в табл. 2.27.

Таблица 2.27

Характеристика уравнений (2.18) для дубовых насаждений

Зависимые перемен-ные	Константы и независимые переменные уравнений (2.18)				
	a_0	$a_1(\ln A)$	$a_2(\ln A)^2$	$a_3(\ln N)$	$a_5(\ln M)$
$\ln(N)$	7,3361	-3,1362	0,2347	-	-
$\ln(M)$	15,078	0,9191	-	0,0130	-
$\ln(P_S)$	0,2689	0,0457	-	0,0387	0,9835
$\ln(P_B)$	-0,5538	1,5991	-0,1346	-0,0761	0,3251
$\ln(P_F)$	-6,3808	0,5289	-	0,0875	-0,0804
$\ln(P_R)$	-2,1633	0,4277	-	0,2984	0,5461
$\ln(P_A)$	1,4214	0,5152	-0,0470	0,0155	0,7998
$\ln(P_T)$	3,7198	0,5532	-0,0460	0,0973	0,6994
$\ln(P_U)$	20,7609	0,3398	-	0,1917	0,2175

Продолжение таблицы 2.27

	a_6 ln(*Zon*)	a_7 (ln*Zon*)^2	a_8 ln(*ICKh*)	R^2	SE
ln(*N*)	-2,0054	1,1114	0,5047	0,666	0,63
ln(*M*)	-1,3471	0,2027	-2,8197	0,609	0,48
ln(P_S)	1,0585	-0,4329	-0,3530	0,971	0,15
ln(P_B)	0,4776	-	-0,6299	0,730	0,37
ln(P_F)	0,8818	-	1,1603	0,359	0,34
ln(P_R)	0,4886	-	0,0918	0,709	0,33
ln(P_A)	0,9950	-0,3674	-0,5959	0,952	0,17
ln(P_T)	0,1655	-	-0,8928	0,934	0,16
ln(P_U)	-8,1656	3,6061	-3,9259	0,265	0,64

Все константы уравнений, приведенных в табл. 2.27, несмотря на низкие коэффициенты R^2 по некоторым фракциям, значимы на уровне вероятности не ниже P_{95}. Соотношение фактических и полученных по уравнениям (2.18) для дуба значений анализируемых показателей показано на рис. 2.97-2.99.

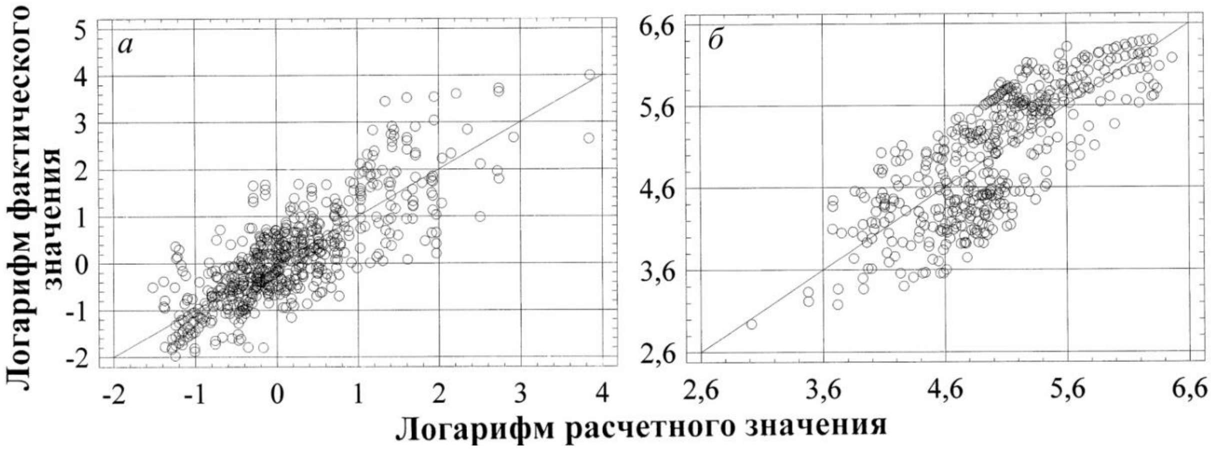


Рис. 2.97. Соотношение фактических и расчетных значений *N* (*а*) и *M* (*б*), полученных согласно уравнениям (2.18) для дубовых насаждений Евразии.

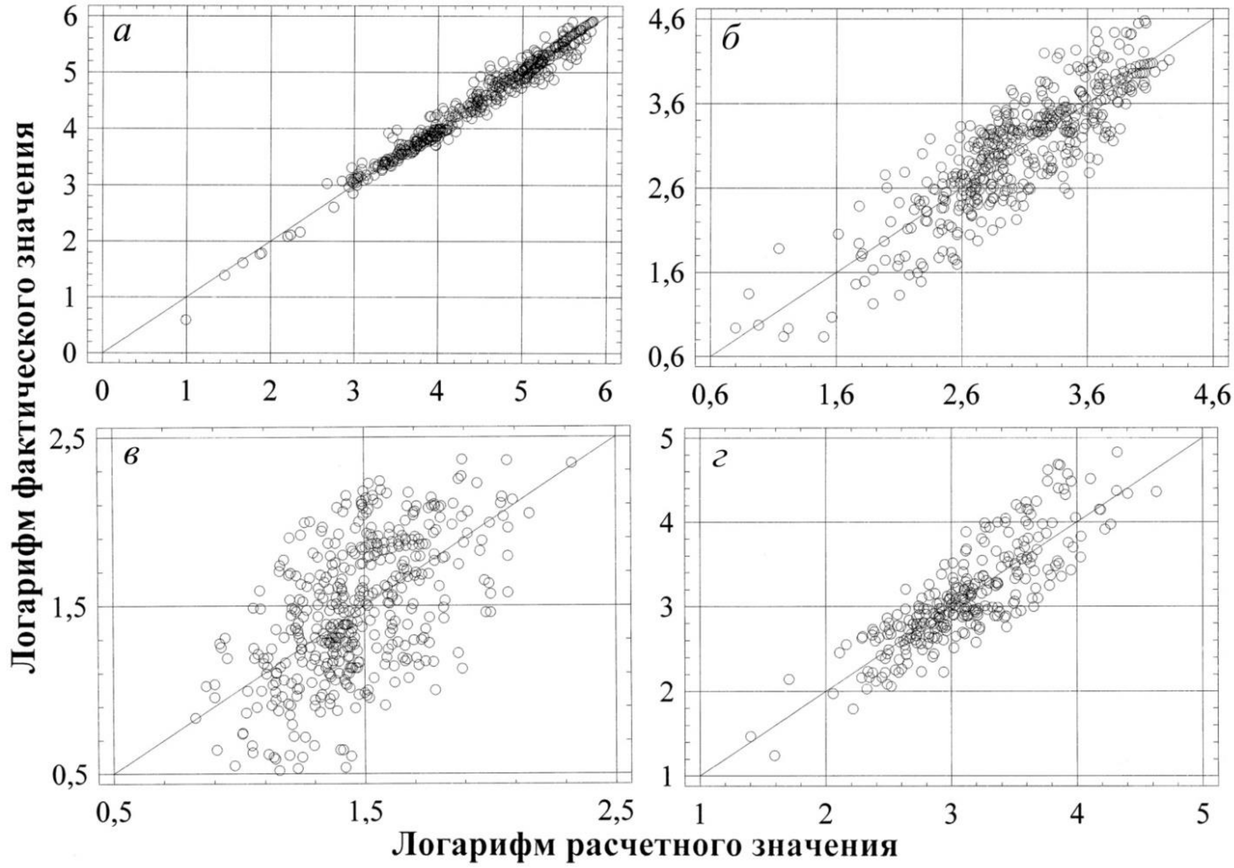


Рис. 2.98. Соотношение фактических и расчетных значений P_S (*а*), P_B (*б*), P_F (*в*) и P_R (*г*), полученных согласно уравнениям (2.18) для дубовых насаждений Евразии.

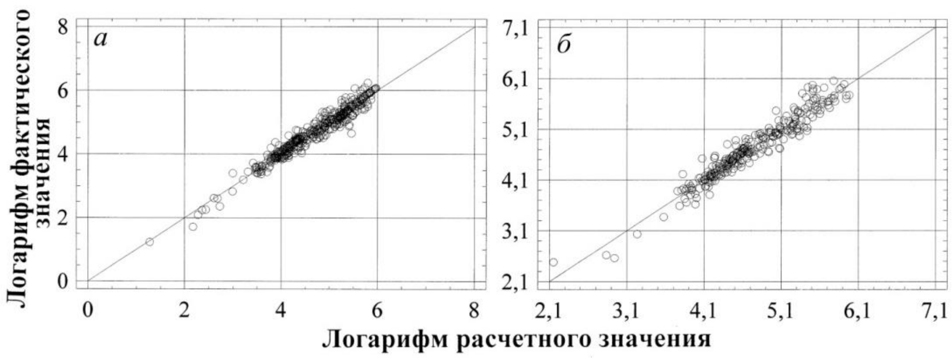


Рис. 2.99. Соотношение фактических и расчетных значений P_A (*а*) и P_T (*б*), полученных согласно уравнениям (2.18) для дубовых насаждений Евразии.

После табулирования уравнений (2.18), приведенных в табл. 2.27, с полученных возрастных трендов искомых величин для каждого зонального пояса, а в зональных поясах – для индексов континентальности климата в пределах от 55 до 95 взяты значения фракций фитомассы для возраста 100 лет и построены графики ее зависимости от порядкового номера зонального пояса при индексе континентальности климата территории, равном 75 (рис. 2.100), а также графические представления связи фитомассы со значениями индекса континентальности в 3-м зональном поясе (рис. 2.101).

При сравнении климатически обусловленных трендов надземной и общей фитомассы для насаждений *Populus* и *Quercus* очевидно их совпадение с некоторым различием абсолютных значений (ср. рис. 2.88 и 2.100, а также 2.89 и 2.101), очевидно совпадение трендов также по массе листвы и стволов (ср. рис. 2.88*а,в* и 2.100*а,в*, а также 2.89*а,в* и 2.101*а,в*).

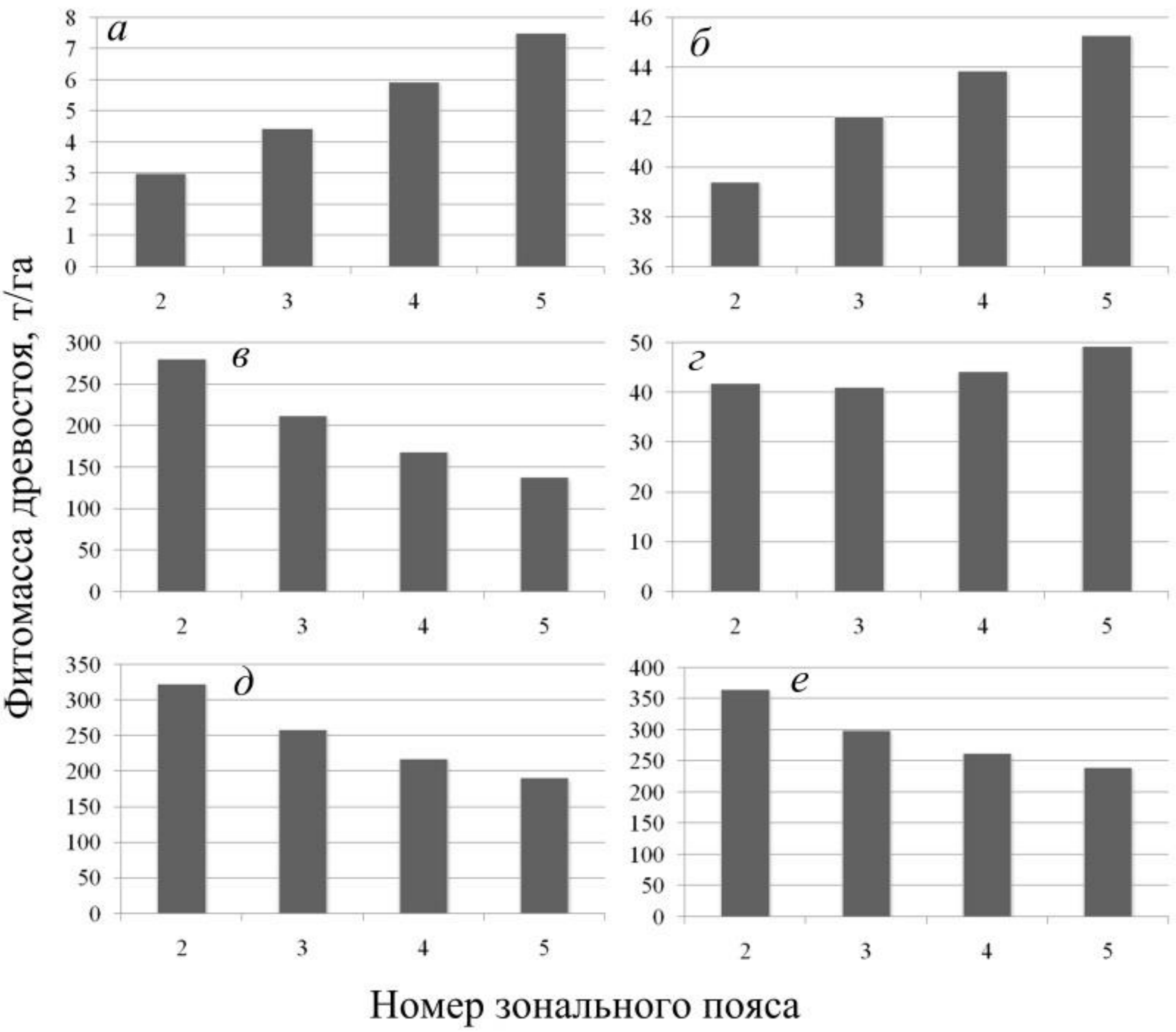


Рис. 2.100. Изменение расчетных показателей фитомассы дубовых насаждений: листвы (а), ветвей (б), стволов (в), корней (г), надземной (д) и общей (е) в возрасте 100 лет по климатическим поясам при индексе континентальности климата по С.П. Хромову, равном 75%.

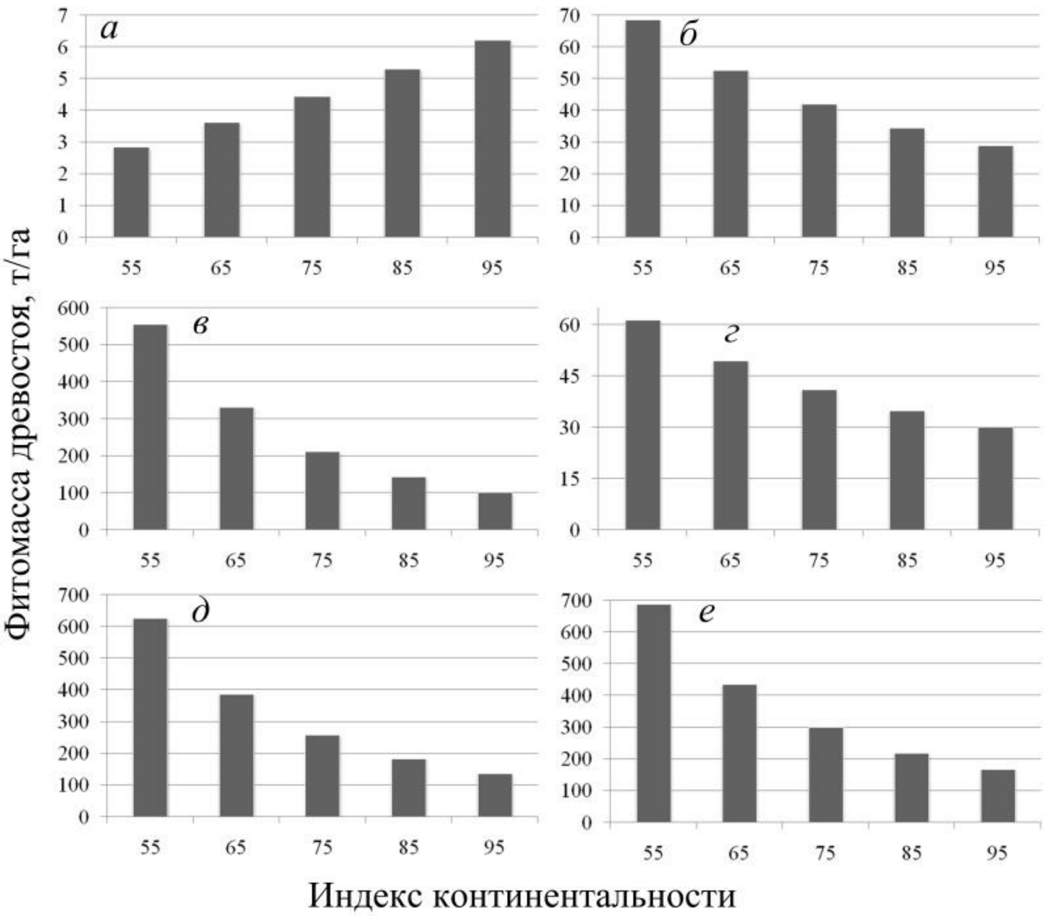


Рис. 2.101. Изменение расчетных показателей фитомассы дубовых насаждений: листвы (а), ветвей (б), стволов (в), корней (г), надземной (д) и общей (е) в возрасте 100 лет с индексом континентальности, по С.П. Хромову, в южном умеренном климатическом поясе (номер 3 на рис. 2.20).

Изменение расчетных показателей фитомассы нижнего яруса в дубовых насаждениях по обоим трансконтинентальным градиентам (рис. 2.102*а,б*) отличается от аналогичного изменения в насаждениях *Betula* и *Populus*, но по зональному градиенту аналогично изменению фитомассы нижнего яруса в елово-пихтовых насаждениях (см. рис. 2.56*а*): при минимуме во 2-3-м зональных поясах она возрастает в направлениях к 1-му и 5-му поясам. Однако по градиенту континентальности закономерности изменения фитомассы нижнего яруса в дубовых и елово-пихтовых насаждениях противоположные (ср. рис. 2.56*б* и 2.102*б*).

Закономерности изменения отношения подземной фитомассы к надземной (P_R/P_A) по обоим трансконтинентальным градиентам одинаковые в насаждениях всех трёх лиственных пород (рис. 2.80, 2.91 и 2.103), но в дубовых насаждениях они противоположны аналогичным изменениям в елово-пихтовых и лиственничных насаждениях (см. рис. 2.44 и 2.57).

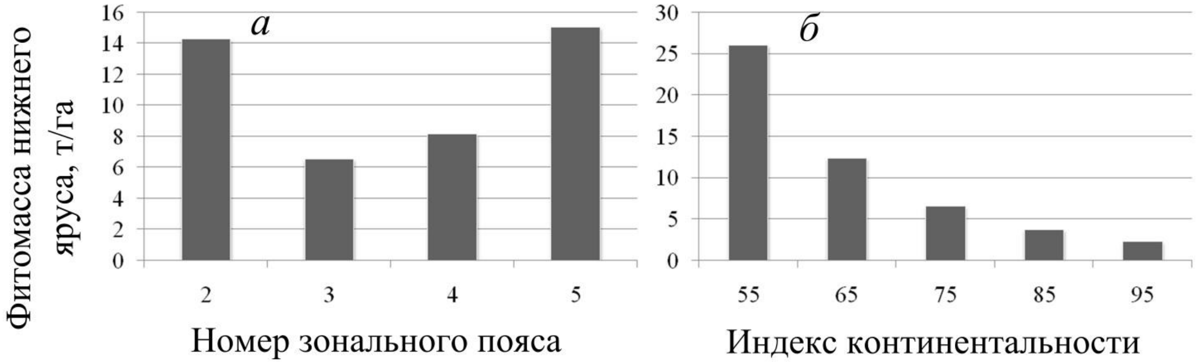


Рис. 2.102. Связь расчетных показателей фитомассы нижнего яруса в возрасте 100 лет с зональной принадлежностью дубовых насаждений при индексе континентальности климата, равном 75% (а) и с индексом континентальности, по С.П. Хромову, в южном умеренном климатическом поясе (б).

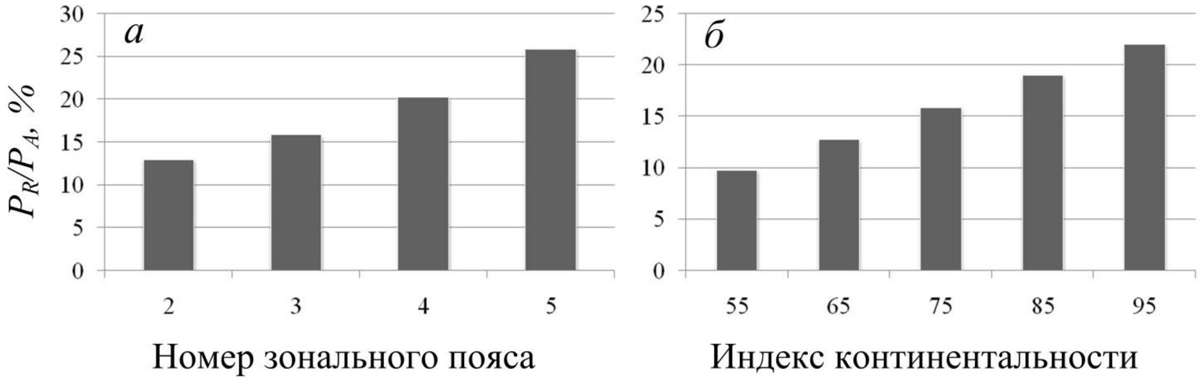


Рис. 2.103. Изменение отношения P_R/P_A в 100-летних дубовых насаждениях в связи с номером зонального пояса при индексе континентальности, по С.П. Хромову, равном 75% (а) и с индексом континентальности, по С.П. Хромову, в южном умеренном климатическом поясе (б).

Отношение фитомассы нижнего яруса к общей фитомассе древостоя по зональному градиенту изменяется одинаково в хвойных (сосновых, елово-пихтовых и лиственничных) и лиственных (дубовых и березовых, за исключением насаждений *Populus*) насаждениях, т.е. при минимуме во 2-3-м зональных поясах увеличивается как в северном, так и южном направлениях (см. рис. 2.29*а*, 2.45*а*, 2.58*а*, 2.81а, 2.104*а*). Но по градиенту континентальности названный показатель дубовых насаждений изменяется аналогично такому же показателю только сосновых насаждений (рис. 2.29*б* и 2.104*б*), снижаясь в направлении полюса континентальности, по отношению остальных пород закономерности противоположные, т.е. показатель возрастает в насаждениях елово-пихтовых, лиственичных, березовых и осино-тополёвых (рис. 2.45*б*, 2.58*б*, 2.81*б* и 2.92*б*).

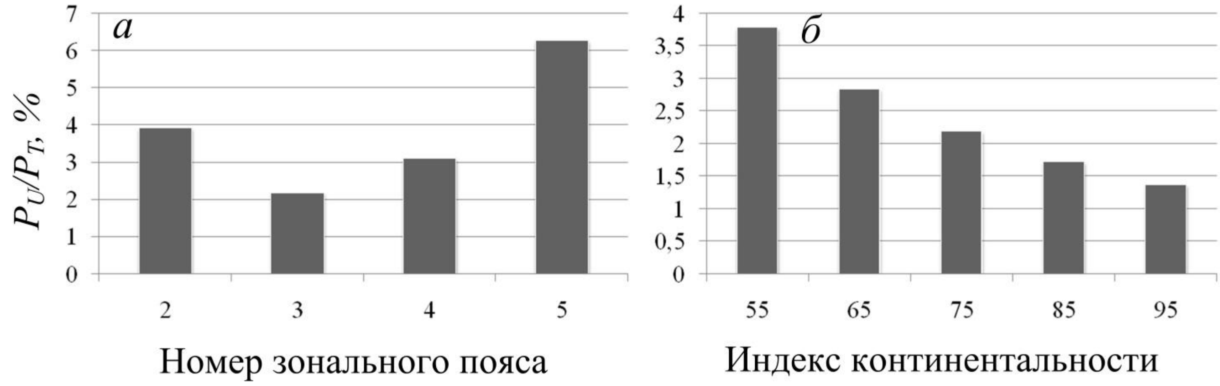


Рис. 2.104. Изменение отношения P_U/P_T в 100-летних дубовых насаждениях в связи: (*а*) с номером зонального пояса при индексе континентальности, равном 75%, и (*б*) с индексом континентальности, по С.П. Хромову, в южном умеренном климатическом поясе.

Заключение

Известно, что размеры продуцирования органического вещества находятся в зависимости от гидротермических условий климата отдельных регионов (Уткин, 1975), и для Евразии составлены картосхемы продуктивности «обезличенного» растительного покрова с использованием различных климатических индексов, гидротермических показателей и типов растительности (Paterson, 1956; Базилевич, Родин, 1967; Будыко, Ефимова, 1968; Лит, 1974).

В нашем исследовании поставлена задача установления географических закономерностей в изменении продуктивности лесного покрова с учётом породного состава. Очевидно, что при этом необходимо было определиться с некоторыми ограничениями и начальными условиями:

- исследуемая территория должна быть представлена, как минимум, на уровне континента, поскольку на региональных уровнях продуктивность лесного покрова определяется совокупностью многих экзо- и эндогенных факторов, привести которые в систему практически невозможно;
- на всю исследуемую территорию должны иметься в наличии картосхемы распределения основных климатических показателей, определяющих продуктивность лесного покрова;
- необходимо наличие репрезентативной базы данных о показателях биологической продуктивности насаждений, полученных на пробных площадях, и мы имеем в распоряжении наиболее полную на сегодня базу данных в количестве более 8 тыс. определений;
- поскольку вся территория материка не может быть представлена одним видом, исследование биологической продуктивности осуществляется на уровне родов; в нашем случае это *Pinus* L. (*Diploxylon* и *Haploxylon* раздельно), *Picea* Dietr., *Abies* Mill., *Larix* Mill., *Betula* L., *Populus* L. и *Quercus* L. В зоне бореальных лесов *Picea* и *Abies* произрастают совместно, эти два рода при анализе объединены.

Основными климатическими факторами, определяющими продуктивность лесного покрова, являются количество приходящей солнечной радиации и влагообеспеченность местообитаний. Первый из них определяет природную зональность лесного покрова, а второй в значительной степени связан с континентальностью климата, т.е. с удалённостью от атлантического и тихоокеанского побережий. Исходя из наличия соответствующих картосхем, которые охватывали бы всю территорию Евразии, местоположение пробных площадей в базе данных позиционировано на карте природной зональности, определяемой приходящим уровнем ФАР (Алисов, Полтараус, 1974; Базилевич, Родин, 1967), и на карте изоконт по С.П. Хромову (1957) или по Борисову-Ценкеру (1967).

Исследование трансконтинентальных трендов фитомассы насаждений выполнено на уровне многофакторного регрессионного анализа, и в качестве предикторов (независимых переменных) в уравнения включены принадлежность пробной площади к тому или иному зональному поясу и характеристика ее местоположения величиной индекса континентальности. Поскольку фактические данные о фитомассе представлены насаждениями в широком диапазоне возраста и морфологических характеристик, для обеспечения сопоставимых величин фитомассы разработана система рекурсивных уравнений, в первом звене которой рассчитываются зависимости морфологических показателей от возраста древостоев, дифференцированные по зональным поясам и индексам континентальности, а во втором выполняется «привязка» к ним показателей фитомассы. Из полученных возрастных трендов фитомассы, распределенных по зональным поясам и индексам континентальности, взяты значения фитомассы в возрасте 50 лет для мелколиственных и 100 лет для остальных пород и построены графики, характеризующие трансконтинентальные изменения общей (надземной и подземной) фитомассы как по зональному градиенту, так и по градиенту континентальности климата.

Установлено, что по зональному градиенту фитомасса всех хвойных монотонно возрастает с выходом на плато или незначительным снижением в направлении от северной к южной оконечности материка, а в пределах одного зонального пояса монотонно снижается в направлении от атлантического и тихоокеанского побережий к полюсу континентальности в Якутии, как у хвойных, так и у лиственных.

Характер изменения фитомассы лиственных по зональному градиенту иной: имеется максимум в северном умеренном зональном поясе с постепенным снижением в направлении к субэкваториальному; минимальные значения фитомассы – в субарктическом поясе у *Betula*, по роду *Populus* фактические данные фитомассы здесь отсутствуют, как и по *Quercus*, но по другой причине - его ареал выше 60-й параллели не распространяется.

Фитомасса нижнего яруса имеет минимальные значения у *Pinus* в северном умеренном и у *Quercus* – в южном умеренном поясе, увеличиваясь в северном и южном направлениях, а у остальных пород монотонно возрастает в направлении к субэкваториальному поясу. В пределах одного зонального пояса по мере приближения к полюсу континентальности фитомасса у *Pinus, Betula* и *Quercus* монотонно понижается, а у остальных пород – увеличивается.

Отношение подземной фитомассы к надземной по зональному градиенту у *Pinus* находится в максимуме в умеренном поясе, понижаясь в северном и южном направлениях, у всех лиственных в южном направлении монотонно повышается, а у остальных пород – снижается.

Изложенные закономерности получены впервые и имеют предварительный характер: по мере дальнейшего наполнения базы фактических данных о фитомассе насаждений, применения более совершенных расчётных алгоритмов и в связи с изменением климата они могут быть подвержены смещениям.

Список использованной литературы

Абаимов А.П. Леса мерзлотной зоны Сибири: региональные особенности, природная и антропогенная динамика // Структурно-функциональная организация и динамика лесов / Материалы Всероссийской конференции. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2004. С. 244-246.

Абаимов А.П., Карпель Б.А., Коропачинский И.Ю. О границах ареалов сибирских видов лиственницы // Ботан. журн. 1980. Т. 65. № 1. С. 118-120.

Адлер Ю.П., Горский В.Г. Предисловие к русскому изданию // Прикладной регрессионный анализ: В 2-х кн. Кн. 1 /Дрейпер Н. И Смит Г. М.: Финансы и статистика, 1986. 366 с.

Адлер Ю.П., Горский В.Г. Предисловие к русскому изданию // Прикладной регрессионный анализ: В 2-х кн. Кн. 2 /Дрейпер Н, Смит Г. М.: Финансы и статистика, 1987. 352 с.

Айвазян С.А., Енюков И.С., Мешалкин Л.Д. Прикладная статистика: Исследование зависимостей. М.: Финансы и статистика, 1985. 487 с.

Алексеев В.А. Световой режим леса. Л.: Наука, 1975. 227 с.

Алисов Б.П., Полтараус Б.В. Климатология. М.: Изд-во МГУ, 1974. 300 с.

Арманд Д.Л. Функциональные и корреляционные связи в физической географии // Известия ВГО. 1949. № 1. С. 81-94.

Арманд Д.Л. Опыт математического анализа связи между типами растительности и климатом // Известия ВГО. 1950. № 1. С. 19-50.

Базилевич Н. И. Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. М.: Наука, 1993. 293 с.

Базилевич Н.И., Родин Л.Е. Картосхемы продуктивности и биологического круговорота главнейших типов растительности суши // Изв. ВГО. 1967. Т. 99. № 3. С. 190-194.

Байзаков С.Б. Некоторые закономерности накопления древесной зелени в сосновых лесах Казахстана и перспективы ее промышленного использования: Автореф. дис… канд. с.-х. наук. Алма-Ата: КазСХИ, 1969. 28 с.

Банникова И.А., Назимова Д.И., Волокитина А.В. Факторы устойчивости формации *Larix sibirica* в экотоне лес - степь // Методы оценки состояния и устойчивости лесных экосистем / Тез. докл. Красноярск: Ин-т леса СО РАН, 1999. С. 28 - 29.

Бобкова К.С. Еловые леса // Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера. СПб.: Наука, 2001. С. 52-68.

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).

Будыко М.И., Ефимова Н.А. Использование солнечной энергии природным растительным покровом на территории СССР // Ботан. журнал. 1968. Т. 53. № 10. С. 1384-1389.

Вальтер Г. Растительность земного шара. Т. 3. М.: Прогресс, 1975. 429 с.

Ведрова Э.Ф. Углеродный цикл в экосистемах сосновых лесов // Лесные экосистемы Енисейского меридиана. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. С. 244-248.

Верзунов А.И. Рост лиственницы и устойчивость культурных фитоценозов с ее господством на полугидроморфных почвах лесостепи Северного Казахстана // Экология. 1980. № 2. С. 38 - 44.

Верзунов А.И. Влияние почвенно-грунтовых условий на формирование корневых систем сосны и лиственницы в степных борах Казахстана // Экология. 1986. № 5. С. 69-71

Вернадский В.И. Биосфера. Избр. тр. по биогеохимии. М.: Мысль, 1967. 376 с.

Виленкин Б.Я. Взаимодействующие популяции // Математическое моделирование в экологии. М.: Наука, 1978. С. 5-16.

Витковский В.Л., Чувашина Н.П. Уникальная коллекция // Природа. 1987. № 10. С. 75.

Волобуев В.Р. О почвенно-климатических ареалах // Почвоведение. 1945. № 1. С. 3-16.

Волобуев В.Р. О фитоклиматических закономерностях в распределении растительности на территории СССР // Ботан. журн. СССР. 1947. № 5. С. 200-205.

Ворощук А.Н. Имитация развития экологических систем и системный анализ // Число и мысль. Вып. 5. М., 1982. С. 142-175.

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

Григорьев А.А., Будыко М.И. О периодическом законе географической зональности // Докл. АН СССР. 1956. Т. 110. № 1. С. 129-132.

Гудочкин М.В., Чабан П.С. Леса Казахстана. Алма-Ата: Казах. гос. изд-во, 1958. 323 с.

Деева Н.М. Запасы фитомассы лесных сообществ северо-западной части плато Путорана // Ботан. журн. 1985. Т. 70. № 1. С. 54-58.

Деева Н.М. Структура растительной массы лесных фитоценозов северо-западной части плато Путорана // Ботан. журн. 1987. Т. 72. № 4. С. 505-511.

Деревья и кустарники СССР. Т. 2. М.; Л.: АН СССР, 1951. 612 с.

Докучаев В.В. Место и роль современного почвоведения в науке и жизни // Ежегодник по геол. и минерал. России. Вып. 3. СПб, 1899. С. 4-16.

Дрейпер Н., Смит Г. Прикладной регрессионный анализ. М.: Статистика, 1973. 392 с.

Дрейпер Н., Смит Г. Прикладной регрессионный анализ. Кн. 1. М.: Финансы и статистика, 1986. 366 с.

Дрейпер Н., Смит Г. Прикладной регрессионный анализ. Кн. 2. М.: Финансы и статистика, 1987. 351 с.

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

Дылис Н.В., Носова Л.М. Фитомасса лесных биогеоценозов Подмосковья. М.: Наука. 1977. 143 с.

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.

Загреев В.В. Географические закономерности роста и продуктивности древостоев. М.: Лесн. пром-сть, 1978. 240 с.

Замолодчиков Д.Г., Уткин А.И., Честных О.В. Показатели конверсии запасов насаждений в первичную продукцию для основных лесообразующих пород России // Лесная таксация и лесоустройство. 2003. № 1(32). С. 128-130.

Иванов Л.А. Физиология растений. Л.: Гослестехиздат, 1936. 386 с.

Ивахненко А.Г. Самообучающиеся системы распознавания и автоматического управления. Киев: Техника, 1969. 392 с.

Ивахненко А.Г. Индуктивный метод самоорганизации моделей сложных систем. Киев: Наукова Думка, 1982. 296 с.

Игнатенко И.В., Норин Б.Н., Рахманина А.Т. Круговорот зольных элементов и азота в некоторых биогеоценозах восточноевропейской лесотундры // Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан: ДВНЦ АН СССР, 1973. С. 335-350.

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

Карпачевский Л.О. Лес и лесные почвы. М.: Лесная промышленность, 1981. 264 с.

Клейнен Дж. Статистические методы в имитационном моделировании. Вып. 2. М.: Статистика, 1978. 335 с.

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

Коропачинский И.Ю. Древесные растения Сибири. Новосибирск: Наука, 1983. 383 с.

Кузьмичев В.В. Закономерности роста древостоев. Новосибирск: Наука, 1977. 160 с.

Курнаев С.Ф. Лесорастительное районирование СССР. М.: Наука, 1973. 203 с.

Лавренко Е.М., Андреев В.Н., Леонтьев В.Л. Профиль продуктивности надземной части природного растительного покрова СССР от тундр к пустыням // Ботан. журн. 1955. Т. 40. № 3. С. 415-419.

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

Львов П.Н., Ипатов Л.Ф. Изменение таксационных показателей древостоев ельника черничного в связи с зональностью лесов европейского Севера // Лесной журн. 1973. № 6. С. 14-17.

Люндегорд Г. Влияние климата и почвы на жизнь растений (пер. с нем.). М.: Сельхозгиз, 1937. 387 с.

Мазуров В.Д. Формальное и неформальное в математическом моделировании задач планирования и диагностики // Число и мысль. Вып 10. М., 1987. С. 54-74.

Мак-Лоун Р.Р. Математическое моделирование – искусство применения математики // Математическое моделирование. М.: Мир, 1979. С. 9-20.

Маринов М.Д., Желязков П., Шипковенски Д., Раев И., Стоянова Н. Структура и динамика на биомасата в представителни букови насаждения от Средна Стара планина // Горскостопанска наука. 1983. Т. 20. № 5. С. 3-17 (болг.).

Миронов Б.А., Агафонов Л.И. Лесная растительность поймы нижней Оби // Природа поймы нижней Оби. Наземные экосистемы. Екатеринбург: УрО РАН, 1992. С. 92-116.

Митропольский А.К. Об установлении корреляционных уравнений по способу Чебышева //Изв. АН СССР, сер. матем. 1937. Т. 1. С. 125-134.

Митропольский А.К. О множественных нелинейных корреляционных уравнениях // Изв. АН СССР, сер. матем. 1939. Т. 3. С. 399-406.

Митрофанов Д.П. Оценка продуктивности северо-таежных лесов Сибири // Продуктивность лесных фитоценозов. Красноярск: ИЛиД СО АН СССР, 1984. С. 95-102.

Моисеев Н.Н. Коэволюция человека и биосферы: кибернетические аспекты // Кибернетика и ноосфера. М.: Наука, 1986. С. 68-81.

Молчанов А.М. О работе А. Я. Хинчина // Математическое моделирование биологических процессов. М.: Наука, 1979. С. 117-119.

Морозов Г.Ф. Учение о лесе. М.; Л.: Сельколхозгиз, 1931. 440 с.

Москалюк Т.А. Запасы и структура растительной массы древостоев в основных типах лиственничников Северного Охотоморья // Лесоведение. 1980. № 2. С. 32-39.

Назимова Д.И. Климатическая ординация лесных экосистем как основа их классификации // Лесоведение. 1995. № 4. С. 63-73.

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

Налимов В.В., Чернова Н.А. Статистические методы планирования экстремальных экспериментов. М.: Наука, 1965. 340 с.

Нильсон А.М. Дискретные и непрерывные модели экологических явлений // Проблемы современной экологии. Тарту, 1978. С. 54-55.

Нинов Н. Постижения и задачи на изследованията в областта на биологичния кръговрат на елементите и веществата в екосистемите в България // Горскостопанска наука. 1986. Т. 23. № 2. С. 3-11 (болг.).

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.

Поздняков Л.К. Элементы биологической продуктивности светлохвойных лесов Якутии // Лесоведение. 1967. № 6. С. 36-42.

Поздняков Л.К. Продуктивность лесов Сибири // Ресурсы биосферы: Итоги советских исследований по Международной Биологической Программе. Л.: Наука, 1975. Вып. 1. С. 43-55.

Поздняков Л.К., Протопопов В.В., Горбатенко В.М. Биологическая продуктивность лесов Средней Сибири и Якутии. Красноярск: Книжное изд-во, 1969. 120 с.

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

Программа и методика биогеоценологических исследований (под ред. Н.В. Дылиса). М.: Наука, 1974. 403 с.

Программа-минимум по определению первичной биологической продуктивности наземных растительных сообществ (проект) // Растительные ресурсы. 1967. Т. 3. Вып. 4. С. 612-620.

Протопопов В.В., Грибов А.И. Элементы первичной продуктивности и биометрические показатели березовых древостоев Западного Саяна // Лесоведение. 1971. № 1. С. 32-36.

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

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

Розенберг Г.С., Феклистов П.А. Прогнозирование годичного прироста древесных растений методами самоорганизации // Экология. 1982. № 4. С. 43-51.

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

Себер Дж. Линейный регрессионный анализ. М: Мир, 1980. 456 с.

Смагин В.Н., Семечкин И.В., Поликарпов Н.П., Тетенькин А.Е., Бузыкин А.И. Лесохозяйственное районирование Сибири // Лесные растительные ресурсы Сибири. Красноярск: ИЛиД СО АН СССР, 1978. С. 5-23.

Сныткин Г.В. Запас горючих материалов в опаде, напочвенном покрове и древостое лиственничных молодняков Охотского побережья и верхнего течения реки Колымы // Исследования растительности и почв в лесах Северо-Востока СССР. Якутск: Книжн. изд-во, 1971. С. 83-93.

Тимофеев-Ресовский Н.В. Биосфера и человечество // Научные труды Обнинского отделения Географ. общества СССР. Т. 1. Ч. 1. Обнинск, 1968. С. 3-12.

Толмачев А.И. Основы учения об ареалах: Введение в хорологию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1962. 100 с.

Тутубалин В.Н., Барабашева Ю.М., Григорян А.А., Девяткова Г.Н., Угер Е.Г. Математическое моделирование в экологии: Историко-методологический анализ. М.: Языки русской культуры. 1999. 208 с.

Тюрюканов А.Н., Федоров В.М. Н.В. Тимофеев-Ресовский: Биосферные раздумья. М.: Ассоциация “Космонавтика–Человечеству”, 1996. 368 с.

Тябера А.П. Принципы исследований строения древостоев по толщине деревьев // Лесной журнал. 1980. № 1. С. 5-9.

Тябера А.П. Географические закономерности производительности сосновых древостоев // Лесная таксация и лесоустройство. Каунас: ЛитСХА, 1988. С. 139-147.

Усольцев В.А. Моделирование структуры и динамики фитомассы древостоев. Красноярск: Изд-во Красноярского ун-та, 1985. 191 с. (http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3353).

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: база данных и география. Екатеринбург: УрО РАН, 2001. 708 с. (http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3280).

Усольцев В.А. Регрессия в пассивном эксперименте: от Налимова – к Нагимову // Лесной комплекс: состояние и перспективы развития. Вып. 3. Брянск: БГИТА, 2002*а*. С. 50-54 (http://science-bsea.bgita.ru/2002/leskomp_2002/usoltsev_regres.htm).

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

Усольцев В.А. Фитомасса лесов Северной Евразии: предельная продуктивность и география. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 406 с. (http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3303).

Усольцев В.А. О применении регрессионного анализа в лесоводственных задачах // Лесная таксация и лесоустройство (междунар. научно-практич. журн.). 2004*а*. № 1 (33). С. 49-55.

Усольцев В.А. О некоторых принципах формирования и использования базы данных о фитомассе лесов // Структурно-функциональная организация и динамика лесов. Красноярск: Ин-т леса СО РАН, 2004б. С. 102-104.

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

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

Усольцев В.А. Лесные арабески, или Этюды из жизни наших деревьев. Изд. 2-е, дополненное. Екатеринбург: Уральский государственный лесотехнический университет, 2014*а*. 161 с. (http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3686).

Усольцев В.А., Усольцева Ю.В., Залесов С.В. Изменение фитомассы березняков по уральскому меридиану // Химико-лесной комплекс – проблемы и решения: Матер. Всерос. конфер. Красноярск: СибГТУ, 2001. С. 159-163.

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

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. (http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/458).

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., Норицин Д.В. Возрастная динамика и структура фитомассы деревьев ели и пихты в лесах Евразии // Экопотенциал. 2015*в*. № 4(12). С. 10-12 (http://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/5224/1/Usoltsev.pdf).

Уткин А.И. Биологическая продуктивность лесов: Методы изучения и результаты // Лесоведение и лесоводство: Итоги науки и техники. М.: ВИНИТИ, 1975. Т. 1. С. 9-189.

Уткин А.И. Изучение пулов и потоков углерода на уровнях экосистемы и территориального комплекса // Стационарные лесоэкологические исследования: методы, итоги, перспективы. Матер. и тезисы докладов. Сыктывкар, 2003. С. 9-12.

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

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

Чернышев В.Д. Пути физиолого-энергетических адаптаций хвойных в экстремальных условиях // Биологические проблемы Севера. VI-й симпозиум. Вып. 5. Якутск: Ин-т биологии ЯФ СО АН СССР, 1974. С. 13-17.

Четыркин Е.М. Статистические методы прогнозирования. М.: Статистика, 1977. 200 с.

Чижевский А.Л. Земное эхо солнечных бурь. М.: Мысль, 1976. 367с.

Элайс Т.С. Североамериканские деревья. Определитель / Перевод с англ. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2014. 959 с.

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

Яновский Л.Н., Моисеев В.С. Лесная таксация: методические указания по учёту древесной зелени. Л.: ЛЛТА, 1985. 39 с.

Ярошенко П.Д. Основы учения о растительном покрове. М.: Госгеографиздат, 1950. 217 с.

Ågren G.I., Ingestad T. Root:shoot ratio as a balance between nitrogen productivity and photosynthesis // Plant, Cell & Environment. 1987. Vol. 10. P. 579-586.

Bartelink H.H. A model of dry matter partitioning in trees // Tree Physiology. 1998. Vol. 18. P. 91-101.

Borders B.E., Bailey R.L. A compatible system of growth and yield equations for slash pine fitted with restricted three-stage least squares // Forest Science. 1986. V. 32. No 1. P. 185-201.

Brouwer R. Root growth of grasses and cereals // The Growth of Cereals and Grasses. F.L. Milthorpe and D.J. Ivins (eds.). Butterworths, London, 1966. P. 153-166.

Brouwer R. Functional equilibrium: sense or nonsense? // Netherlands Journal of Agricultural Science. 1983. Vol. 31. P. 335-348.

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

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

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

Clutter J.L. Compatible growth and yield models for loblolly pine // Forest Science. 1963. V. 9. No 3. P. 354-371.

Conrad V. Usual formulas of continentality and their limits of validity // Trans. Amer. Geophys. Union. 1946. Vol. 27. P. 663-664.

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

DeAngelis D.L., Gardner R.H., Shugart H.H. Productivity of forest ecosystems studied during the IBP: The woodlands data set // Reichle D. E. (ed.). Dynamic properties of forest ecosystems. IBP-23. Cambridge: Univ. Press, 1981. P. 567-672.

Ehrich R.L. Cash-futures price relationships for live beet cattle // Amer. J. Agric. Econ. 1969. Vol. 51. P. 26-40.

Ezekiel M. The cobweb theorem // Q. J. Econ. 1938. Vol. 53. P. 255-280.

Fisher R.A. The influence of rainfall on the yield of wheat at Rothamsted // Phil. Trans. Roy. Soc. 1924. Vol. 213. P. 89-142.

Fowler A., Low K., Stone J. Earth observation for sustainable development: Using space-based technology for monitoring Canada's forests // Information Forestry. April 2002. Canadian Forest Service. Pacific Forestry Centre. Victoria; British Columbia. P. 6-7.

Furnival G.M., Wilson R.W. Systems of equations for predicting forest growth and yield // Statistical Ecol. 1971. Vol. 3. P. 43-55.

Gales K. Effects of water supply on partitioning of dry matter between roots and shoots in *Lolium perenne* // Journal of Applied Ecology. 1979. Vol. 16. P. 863-877.

Galton F. Co-relations and their measurement chiefly from anthropometric data // Proceedings of the Royal Society of London. 1888. Vol. 45. P. 135–145.

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

Gower S.T., Richards J.H. Larches: Deciduous conifers in an evergreen world // BioScience. 1990. Vol. 40. No. 11. P. 818-826.

Groff P.A., Kaplan D.R. The relation of root systems to shoot systems in vascular plants // The Botanical Review. 1988. Vol. 54. P. 387–422.

Halvorsen R. Residential demand for electric energy // Rev. Econ. and Stat. 1975. Vol. 57. P. 12-18.

Harlan J.R. The living fields: Our agricultural heritage. United Kingdom: Cambridge University Press, 1995.

Harlow A.A. A recursive model of the hog industry // Agric. Econ. Res. 1962. Vol. 14. P. 1-12.

Holdridge L.R. Determination of world plant formations from simple climatic data // Science. 1947. Vol. 105. P. 367-368.

Holdridge L.R. Life zone ecology. San José, Costa Rica: Tropical Science Center, 1967. 206 p.

Ineson P., Jones H.F., Heal O.W. Regional aspects of forests in Europe: A preliminary study of *Pinus sylvestris* // State and Change of Forest Ecosystems – Indicators in Current Research / Ågren, G.I. (ed.). Swed. Univ. Agric. Sci., Dept. Ecology & Environmental Research. 1984. Report No. 13. P. 315-332.

Iwasa Y., Roughgarden J. Shoot/root balance of plants: optimal growth of a system with many vegetative organs // Theoretical Population Biology. 1984. Vol. 25. P. 78-105.

Jacobs M.W., Cunia T. Use of dummy variables to harmonize tree biomass tables // Can. J. For. Res. 1980. Vol. 10. No. 4. P. 483-490.

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

Kajimoto T., Osawa A., Usoltsev V.A., Abaimov A.P. Biomass and productivity of Siberian larch forest ecosystems // A. Osawa et al. (eds.). Permafrost Ecosystems: Siberian Larch Forests. Dordrecht, Heidelberg, London, New York: Springer, 2010. P. 99-122 (Ecological Studies. Vol. 209) (DOI: 10.1007/978-1-4020-9693-8).

Keller W. Einfacher ertragskundlicher Bonitätsschlüssel für Waldbestände in der Schweiz // Eidgenössisch Anstalt für das forstliche Versuchswesen, Mitteilungen. 1978. Bd. 54. Heft. 1. S. 3-98.

Knoch K., Schulze A. Methoden der Klimaklassifikation. Ergänzungsheft Nr. 249 zu “Petermanns Geographischen Mitteilungen”. Gotha: Justus Perthes Verlag, 1952. 87 p.

Krankina O.N., Houghton R.A., Harmon M.E., Hogg E.H., Butman D., Yatskov M., Huso M., Treyfeld R.F., Razuvaev V.N., Spycher G. Effects of climate, disturbance, and species on forest biomass across Russia // Can. J. For. Res. 2005. Vol. 35. P. 2281-2293.

Ledig F.T., Bormann F.H., Wenger K.F. The distribution of dry matter growth between shoot and roots in loblolly pine // Botanical Gazette. 1970. Vol. 131 (4). P. 349-359.

Leuschner Ch., Moser G., Bertsch Ch., Röderstein M., Hertel D. Large altitudinal increase in tree root/shoot ratio in tropical mountain forests of Ecuador // Basic and Applied Ecology. 2007. Vol. 8. P. 219—230.

Luckwill L.C. The physiological relationships of root and shoot // Scient. Hort. 1960. Vol. 14. P. 22-26.

Luo Y., Zhang X., Wang X., Lu F. Biomass and its allocation of Chinese forest ecosystems // Ecology. 2014. Vol. 95. P. 2026–2026. (http://dx.doi.org/10.1890/13-2089.1).

Melzer E.W. Die stochastischen Beziehungen zwischen Sproß- und Wurzelsystem des Baumes // Archiv für Forstwesen. 1962. Band 11. H. 7. S. 822-838.

Monserud R.A., Onuchin A.A., Tchebakova N.M. Needle, crown, stem and root phytomass of *Pinus sylvestris* stands in Russia // Forest Ecol. Manage. 1996. Vol. 82. P. 59-67.

Moore H.L. Forecasting the yield and the price of cotton // N.Y.: The Macmillan Company, 1917. 173 p.

O'Hara K.L. Multiaged silviculture: Managing for complex forest stand structures. Oxford University Press, 2014. 240 p.

Oleksyn J., Reich P.B., Chalupka W., Tjoelker M.G. Different above- and belowground biomass accumulation of European *Pinus sylvestris* populations in a 12-year-old provenance experiment // Scand. J. For. Res. 1999. Vol. 14. P. 7-17.

Palumets J.K. Analysis of phytomass partitioning in Norway spruce. Tartu: Univ. Press. VIII Scripta Botanica. 1991. 95 p.

Pardé J. Dendrométrie. Gap: Louis-Jean, 1961. 147 S.

Paterson S.S. The forest area of the world and its potential productivity. Göteborg: The Royal Univ. Sweden, 1956. 216 p.

Paterson S.S. Der CVP-Index als Ausdruck für forstliche Produktionspotentiale // Die Stoffproduktion der Pflanzendecke (H. Lieth and H. Walter, eds.). Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1962. S. 14-25.

Reynolds J.F., Thornley J.H.M. A root-shoot partitioning model // Ann. Bot. 1982. Vol. 49. P. 585-597.

Rübel E. The replaceability of ecological factors and the law of the minimum // Ecology. 1935. Vol. 16. No. 3. P. 336-341.

Schenk H.J., Jackson R.B. The global biogeography of roots // Ecological Monographs. 2002. Vol. 72. No. 3. P. 311-328.

Schenk H.J., Jackson R.B. A global database of ecosystem root profiles (ERP). Fullerton: California State University, 2003. 26 p.

Shi F., Sasa K., Koike T. Characteristics of larch forests in Daxingan mountains, Northeast China // A. Osawa et al. (eds.). Permafrost Ecosystems: Siberian Larch Forests. Dordrecht, Heidelberg, London, New York: Springer, 2010. P. 367-383 (Ecological Studies. Vol. 209) (DOI: 10.1007/978-1-4020-9693-8).

Thornley J.H.M. A balanced quantitative model for *root:shoot* ratios in vegetative plants // Annals of Botany (N.S.). 1972. Vol. 36. P. 431-441.

Troughton A. Further studies on the relationship between shoot and root systems of grasses // J. Br. Grassland Society. 1960. Vol. 15. P. 41-47.

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

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 edition, enlarged and re-harmonized. Yekaterinburg: Ural State Forest Engineering University, 2013. (http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3059).

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

Waugh F.W. Cobweb models // J. Farm. Econ. 1964. Vol. 46. P. 732-750.

Weck J. Untersuchungen über die Ertragspotenz der deutschen Waldlandschaften // Allg. Forst- und Jagdzeitung. 1954. Bd. 125. No. 5. S. 153-159.

Weck J. Forstliche Zuwachs- und Ertragskunde. Radebeul und Berlin: Neumann Verlag, 1955. 160 S.

Weck J. Regenwälder, eine vergleichende Studie forstlichen Produktionspotentials // Die Erde. 1959. Bd. 1. P. 10.

Weck J. Klimaindex und forstliches Produktionspotential. Ein weiterer Beitrag zum Problem ihrer Korrelation // Forstarchiv. 1960. Bd. 31. H. 7. S. 101-104.

Weck J. An improved CVP-index for delimination of the potential productivity zones of the forest lands of India // Indian Forester. 1970. Vol. 96. No. 8. P. 565-572.

Werger M.J.A. Wurzel/Spross-Verhältnis als Merkmal der Pflanzenstraterie // Wurzelökologie und ihre Nutzanwendung / Root ecology and its practical application. Int. Symp. Gumpenstein, 1982. Bundesanstalt Gumpenstein, A-8952. Irdning, 1983. P. 323-334.

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

Wilson J.B. A review of evidence on the control of *shoot:root* ratio, in relation to models // Annals of Botany. 1988. Vol. 61. P. 433-449.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Научное издание

Усольцев Владимир Андреевич
Часовских Виктор Петрович
Цепордей Иван Степанович

Фитомасса лесов Евразии: исследование системных связей средствами информационных технологий

Ответственный за выпуск доктор с.-х. наук, профессор В.А. Усольцев
Компьютерная вёрстка В.А. Усольцева

ISBN 978-5-6041352-0-4

ФГБОУ ВО «Уральский государственный лесотехнический университет», Институт экономики и управления
620100, Екатеринбург, Сибирский тракт, 37.
Подписано в печать 12.07.2018. Формат 60×84 1/8.
Усл. печ. л. 10,0. Тираж 500 экз. [1-й завод 50 экз.]. Заказ №
Отпечатано с готового текста в типографии ООО «Издательство УМЦ УПИ»
620049, Екатеринбург, ул. Мира, 17, офис 134.