

УДК 630*524.39+630*174.754

ГЕОГРАФИЯ ФИТОМАССЫ, ЧИСТОЙ ПЕРВИЧНОЙ И УДЕЛЬНОЙ ЧИСТОЙ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ЛИСТВЕННИЧНИКОВ В ПРЕДЕЛАХ ЕВРАЗИИ

© 2014 г. В. А. Усольцев^{1,2}, Д. С. Гаврилин², В. П. Часовских²,
А. В. Борников³, Ю. В. Норицина¹

¹ Ботанический сад УрО РАН

620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

² Уральский государственный лесотехнический университет
620100, Екатеринбург, Сибирский тракт, 37

³ Оренбургский государственный аграрный университет
460014, Оренбург, ул. Челюскинцев, 18

E-mail: Usoltsev50@mail.ru, gavrilin.91@bk.ru, u2007u@ya.ru,
bornikov87@mail.ru, Juzllnорice@inbox.ru

Поступила в редакцию 30.06.2014 г.

На основе сформированной базы данных 540 пробных площадей с определениями фитомассы и 116 пробных площадей с определениями чистой первичной продукции (ЧПП), а также фитомассы лиственничных насаждений Евразии на территории от Великобритании до Японии и юга Китая установлены статистически значимые трансконтинентальные изменения фитомассы, ЧПП и удельной чистой первичной продукции (УдЧПП) всех древесных фракций и нижнего яруса лиственничников. Как по фитомассе, так и по ЧПП и УдЧПП лиственничники Евразии имеют существенные региональные различия, которые в значительной степени определяются особенностями климата.

Ключевые слова: лиственничные насаждения, род *Larix Mill.*, фитомасса, чистая первичная продукция, удельная чистая первичная продукция, природная зональность, индекс континентальности климата, Евразия.

ВВЕДЕНИЕ

Леса играют важную роль в поддержании глобального углеродного баланса и климата планеты. Одной из важнейших характеристик функционирования лесных экосистем является их биологическая продуктивность, которая используется 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.

Биологическая продуктивность в нашем исследовании понимается как совокупность трех количественных характеристик лесной экосистемы: фитомассы (т/га), чистой первичной продукции (ЧПП), определяемой как количество фитомассы, продуцируемой на единице площади за 1 год (т/га) и удельной чис-

той первичной продукции (УдЧПП) как отношения ЧПП к величине фитомассы, выражаемого в относительных единицах или процентах (Базилевич и др., 1986; Базилевич, Титлянова, 2008; Гульбе и др., 2010).

Предыстория применения и роль показателя УдЧПП в исследованиях продуктивности лесных насаждений, а также некоторые связанные с ним неопределенности обсуждались ранее (Усольцев, 2014а). В традиционной лесной таксации показатель УдЧПП в «урезанном» виде используется в виде процента текущего прироста по запасу стволовой древесины, представляющий собой выраженное в процентах частное от деления текущего объемного прироста (или изменения запаса) древостоя на его запас. Если известны запас древостоя и процент его текущего прироста, то можно приближенно, без рубки деревьев, определить текущий прирост запаса древостоя.

Если известна величина УдЧПП, то можно получить не только значение ЧПП древостоя по известной его фитомассе, но и одну из важнейших характеристик функционирования лесных экосистем, поскольку УдЧПП характеризует скорость обновления органического вещества фитомассы (Базилевич и др., 1986; Keeling, Phillips, 2007; Базилевич, Титлянова, 2008). Если ЧПП характеризует интенсивность фотосинтеза и депонирования углерода, то УдЧПП показывает удельную скорость процесса: как быстро «работает» или «превращается» 1 г вещества. Обратная величина (отношение фитомассы к ЧПП) – «время оборота вещества ... показывает, как быстро происходит оборот углерода в выделенном компоненте... Измеряется в единицах времени – год» (Базилевич, Титлянова, 2008, с. 12).

ЦЕЛИ И ЗАДАЧИ ИССЛЕДОВАНИЯ

В связи с возрастающей биосферной функцией лесов необходима информация об их биологической продуктивности в географическом аспекте. Методическими указаниями к Международной биологической программе (Программа-минимум..., 1967) по определению биологической продуктивности насаждений рекомендовалась закладка пробных площадей в типичных «фоновых» местообитаниях, репрезентативных по отношению к данному типу сообществ. Если считать упомянутые пробные площади репрезентативными, то можно сделать предварительный анализ географических закономерностей биологической продуктивности лиственничников. Настоящая статья посвящена анализу структуры фитомассы, чистой первичной и удельной чистой первичной продукции лиственницы в разных природных зонах по климатическим градиентам.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Распределение растений на земной поверхности, по В. Н. Сукачеву (1938), является следствием двух определяющих факторов: биологических свойств растений, а в пределах одного вида – влияния на него физико-географических условий, из которых важнейшими являются климатические. Лиственничные леса

растут в Северном полушарии, главным образом в России, из зарубежных стран – в Канаде и небольшими участками в Китае и странах 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).

История исследований биологической продуктивности лесов складывалась таким образом, что получили преимущественное распространение работы по закладке пробных площадей и оценке на них только фитомассы, причем в большей степени надземной и в меньшей – подземной. В итоге в сформированной и опубликованной базе данных о фитомассе и ЧПП лесов Евразии (Usoltsev, 2013) материалы по фитомассе (более 8 тыс. пробных площадей) втрое превышают соответствующие данные о ЧПП и фитомассе (около 2600 пробных площадей).

Для анализа географии биологической продуктивности лиственницы Евразии нами использованы данные 540 пробных площадей с определениями на них только фитомассы (ствол, ветви, хвоя, корни, нижний ярус, в который вошли травяной покров, кустарнички, кустарники и подрост) и 116 пробных площадей с определениями ЧПП и фитомассы разных видов рода *Larix* Mill. Кроме материалов упомянутой базы данных в исходные массивы вошли данные 10 пробных площадей, заложенных нами в культурах лиственницы сибирской в Тургайском прогибе (Усольцев и др., 2014), и 6 пробных площадей, заложенных в Якутии японскими исследователями в насаждениях лиственницы Гмелина в возрасте от 10 до 174 лет (Kajimoto et al., 2010).

Распределение исходных данных по регионам Евразии представлено в табл. 1 и 2. Материалы пробных площадей, представленные в табл. 1 и 2, объединены для всего рода *Larix* в два исходных массива, соответственно структурированных в географическом плане. Совместный анализ разных видов лиственницы вызван невозможностью произрастания одного и того же древесного вида на всей территории Евразии (например, *L. decidua* Mill., *L. Gmelinii* (Rupr.) Rupr., *L. Principis-ruprechtii* Maugr), в результате чего ареалы того или ино-

Таблица 1. Распределение по регионам Евразии количества пробных площадей, на которых определена только фитомасса лиственничников

№	Регион	Вид лиственницы	Систематическое название	Происхождение	Высота над уровнем моря, м	Северная широта	Восточная долгота	Количество пробных площадей
1	Центральная Европа, Южные Альпы и Западные Карпаты	Европейская	<i>L. decidua</i> Mill.	Культуры, естественные	470–1820	44°00'–57°10'	00°00'–16°40'	11
2	Европейская территория РФ, от северной тайги до лесостепи	Японская	<i>L. leptolepis</i> Gord.	Культуры	50	52°30'	00°53'	2
3	Тургайский прогиб, Аман-Карагайский бор, сухая степь	Сукачева	<i>L. sukaczewii</i> N. Dyl.	Культуры	50–105	51°00'–64°00'	30°00'–63°00'	59
4	Сибирская	Сибирская	<i>L. sibirica</i> Ldb.	Культуры	100–120	52°20'	64°00'	10
5	Западная Сибирь, лесотундра в низовьях р. Пур	Сибирская	<i>L. sibirica</i> Ldb.	Естественное	25–30	67°00'	78°00'	11
6	Западная Сибирь, средняя тайга и лесостепь	Сибирская	<i>L. sibirica</i> Ldb.	Естественное, культуры	25–30	55°00'–64°00'	70°30'–78°00'	7
7	Средняя Сибирь, от тундры до южной тайги	Гмелина, Чекановского	<i>L. Gmelinii</i> (Rupr.) Rupr., <i>L. czekanovskii</i> Turcz.	Естественное	70–600	57°10'–72°28'	87°00'–102°30'	70
8	Средняя Сибирь, красная лесостепь, Западный Саян	Сибирская	<i>L. sibirica</i> Ldb.	Культуры, естественное	25–1000	52°00'–56°13'	89°00'–95°30'	68
9	Восточная Сибирь, от северной до южной тайги	Каяндера, Гмелина	<i>L. cajanderi</i> Mayt., <i>L. Gmelinii</i> (Rupr.) Rupr.	Естественное	220–1160	60°20'–68°00'	118°00'–145°00'	59
10	Российское Забайкалье, средняя и южная тайга	Гмелина, Чекановского	<i>L. Gmelinii</i> (Rupr.) Rupr., <i>L. czekanovskii</i> Turcz.	Естественное	500–1400	51°00'–57°00'	105°30'–126°00'	41
11	Российский Дальний Восток, от северной тайги до хвойно-широколиственных лесов	Каяндера, Комарова, ольгинская	<i>L. cajanderi</i> Mayt., <i>L. komarovii</i> Kolesn., <i>L. olgensis</i> A. Henry	Естественное	65–900	45°00'–62°00'	135°00'–160°00'	42
12	Монголия	Чекановского, Гмелина	<i>L. czekanovskii</i> Turcz., <i>L. Gmelinii</i> (Rupr.) Rupr.	Естественное	100–1920	47°30'–49°10'	100°00'–110°00'	8
13	Северо-Западный Китай, Синьцзян-Уйгурский район, Алтай	Сибирская, ольгинская	<i>L. sibirica</i> Ldb., <i>L. olgensis</i> A. Henry	Естественное, культуры	1200–2298	41°12'–48°00'	81°00'–117°40'	10
14	Северо-Восточный Китай, Внутренняя Монголия, Большой Хинган и др.	Гмелина	<i>L. Gmelinii</i> (Rupr.) Rupr.	Естественное, культуры	650–1280	42°20'–52°44'	120°00'–128°16'	78
15	Центральный Китай, провинции Шаньси, Сычуань и др.	Принца Рупрехта	<i>L. Principis-ruprechii</i> Mayt.	Естественное	1850–4240	28°35'–37°50'	99°10'–113°35'	18
15	Япония, гора Асибэту, вулкан Ивате	Японская	<i>L. leptolepis</i> Gord.	Культуры	300–1040	35°00'–43°13'	137°00'–142°23'	46
Итого:								540

Таблица 2. Распределение по регионам Евразии количества пробных площадей, на которых определены ЧПП и фитомасса лиственничников

№	Регион	Вид лиственничницы	Систематическое название	Происхождение	Высота над уровнем моря, м	Северная широта	Восточная долгота	Количество пробных площадей
1	Центральная Европа, Южные Альпы и Западные Карпаты	европейская	<i>L. decidua</i> Mill.	естественное	470–1700	44°00'– 49°19'	07°00'– 16°40'	2
2	Европейская территория РФ, от средней тайги до лесостепи	Сукачева	<i>L. sukaczewii</i> N. Dyl.	культуры	50–100	53°30'– 60°30'	30°00'– 50°20'	6
3	Тургайский прогиб, Аман-Карагайский бор, сухая степь	сибирская	<i>L. sibirica</i> Ldb.	культуры	100–120	52°20'	64°00'	10
4	Западная Сибирь, лесотундра в низовьях р. Пур	сибирская	<i>L. sibirica</i> Ldb.	естественное	25–30	67°00'	78°00'	3
5	Западная Сибирь, средняя тайга	сибирская	<i>L. sibirica</i> Ldb.	естественное	25–30	64°00'	78°00'	3
7	Средняя Сибирь, лесотундра и северная тайга	Гмелина	<i>L. Gmelinii</i> (Rupr.) Rupr.	естественное	70–220	63°00'– 68°00'	90°00'– 129°00'	16
6	Средняя Сибирь, красноярская лесостепь	сибирская	<i>L. sibirica</i> Ldb.	культуры	25–30	56°13'	92°19'	1
8	Северо-Западный Китай, Синьцзян-Уйгурский район, Алтай	сибирская	<i>L. sibirica</i> Ldb.	естественное	1650–2298	43°00'– 48°00'	81°00'– 93°00'	11
9	Северо-Восточный Китай, Внутренняя Монголия, Большой Хинган и др.	Гмелина	<i>L. Gmelinii</i> (Rupr.) Rupr.	естественное, культуры	650–1280	42°20'– 52°04'	120°00'– 128°16'	49
10	Центральный Китай, провинции Шаньси, Сычуань и др.	Принца Рупрехта	<i>L. Principis-ruprechtii</i> Muot	естественное	1850–4240	28°35'– 37°50'	99°10'– 113°35'	12
11	Япония, гора Асибэту, вулкан Ивате	японская	<i>L. leptolepis</i> Gord.	культуры	300–360	39°45'– 43°13'	141°08'– 142°23'	3
Итого:								116

го древесного вида в пределах рода *Larix* приурочены к определенным экорегионам. Последнее явление известно в хронологии 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. «Адаптации, приводящие к глубокой перестройке функциональной структуры растения, когда изменяется его габитус в течение исторически длительного времени, могут быть причиной образования нового вида», пишет В. Д. Чернышев (1974, с. 14). Если мы хотим исследовать географию биологической продуктивности того или иного рода в максимально широких географических диапазонах, то мы неизбежно сталкиваемся с явлением замещения древесных видов.

Когда необходимо знать, насколько изменится один признак при известных изменениях других, то такая задача решается с помощью регрессионного анализа, который использован нами в данном исследовании. Для аналитического описания географических закономерностей распределения биопродуктивности лесного покрова необходимы те географические характеристики территории Евразии, которые можно выразить числом и мерой. Известны глобальные зависимости ЧПП лесного покрова от эвапотранспирации (Rosenzweig, 1968; Лит, 1974), а также от величины осадков и средней годичной температуры (Лит, 1974; Lieth, 1974; Luysaert et al., 2007), но они установлены попарно, без учета сопряженного действия определяющих факторов.

Е. М. Лавренко с соавторами (1955) была предпринята первая попытка построения профиля продуктивности растительного покрова по природным зонам и подзонам европейской части России. Показана обратная связь фитомассы 30-летних лиственничников с географической широтой (47°, 50° и 52° соответственно для южной, средней, северной частей Большого Хингана и 62° для Центральной Сибири), согласно которой в диапазоне широт от 47 до 62° фитомасса снижается в 3–4 раза (Shi et al., 2010). Установлено, что ЧПП обезличенного лесного покрова в одном случае снижается синхронно в направлении от тропиков

к обоим полюсам (Anderson et al., 2006), а в другом – пик ЧПП приходится на 20° с. ш., относительно которого (а не относительно экватора) установлено синхронное снижение ЧПП к полюсам (Huston, Wolverton, 2009).

В. Л. Комаровым (1921) было разработано учение о меридиональной зональности растительного покрова, которая дополняет широтную зональность и должна учитываться при выделении биогеографических областей. Сегодня известно, что основные изменения растительного покрова происходят как в широтном направлении вследствие изменения интенсивности солнечной радиации, так и в меридиональном (от морских побережий внутрь континента) в результате изменения континентальности климата (Волобуев, 1947; Курнаев, 1973; Назимова, 1995; Санников и др., 2012). Для количественной оценки степени континентальности климата предложено более 20 формул (Knoch, Schulze, 1952), различающихся главным образом различными вкладками и соотношениями основных двух составляющих: амплитуды температур самого теплого и самого холодного месяцев и географической широты. В частности, формула В. Ценкера (Борисов, 1967) имеет вид:

$$K = (A/\varphi) 100, \quad (1)$$

где K – индекс континентальности климата, %; A – годовая амплитуда температуры воздуха, °С; φ – географическая широта, град.

Биологическая продуктивность лесов 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 мы включаем наряду с климатическими параметрами возраст и густоту древостоя. Предыдущими исследованиями географических закономерностей распределения фитомассы лиственничников Северной Евразии по материалам 390 пробных площадей (Усольцев, 2001) и их ЧПП по материалам 17 пробных площадей (Usoltsev et al., 2002) установлены статистически значимые обратные связи общей и надземной фитомассы и ЧПП с индексом континентальности в интервале от 35 до 95 %.

Было показано (Усольцев, 2014б), что ординация показателей ЧПП елово-пихтовых насаждений по сетке географических координат дает при моделировании географического распределения названных показателей на территории Евразии некорректные результаты, несмотря на статистически приемлемый уровень адекватности регрессионных моделей. Очертания океанических побережий не ориентированы строго по географическим координатам, а именно в направлении от побережий вглубь континента изменяется континентальность климата.

В предлагаемой работе в применяемую нами ранее методику географического анализа биологической продуктивности лесных насаждений внесены две модификации. Первая связана с расширением исходной базы фактических данных. В предыдущих наших публикациях при исследовании географии ЧПП сосняков, ельников и кедровников Северной Евразии использовались данные только тех пробных площадей, на которых определены и фитомасса, и ЧПП (Усольцев, 2007, 2013; Усольцев и др., 2014). В нашем случае массив подобных исходных данных для лиственничников (см. табл. 2) почти в 5 раз меньше, чем аналогичный с определениями только фитомассы (см. табл. 1).

Представляется более правомерным для получения надежных результатов использовать оба упомянутые массивы данных: географию стволового запаса и фитомассы насаждений исследовать по данным 540 пробных площадей, а географию ЧПП и УдЧПП, значения которых получены на 116 пробных площадях, устанавливать в сопряжении с географией фитомассы и совмещать те и другие результаты по рекурсивному принципу (Clutter, 1963; Borders, Bailey, 1986). Обычно динамика лесных экосистем может быть наиболее эффективно описана с помощью не одной, а нескольких взаимозависимых характеристик. Математические зависимости, объединенные в единую логически непротиворечивую концепцию, образуют систему связанных (совместимых) уравнений, основным достоинством которой является внутренняя согласованность описываемых закономерностей (Furnival, Wilson, 1971). Подобная «цепочка» после-

довательно связанных уравнений применена в нашем исследовании.

Вторая модификация связана с изменением алгоритма расчетов. В наших предыдущих публикациях были использованы многофакторные уравнения, включающие в качестве регрессоров, кроме основных таксационных показателей древостоев, так называемые блок-фиктивные переменные (block dummy variables), применяемые в эконометрии (Дрейпер, Смит, 1973). Каждый экорегион кодировался соответствующим блоком фиктивных переменных, и система на первом этапе расчетов давала возможность количественно оценить степень «дистанцирования» по различным экорегионам показателей фитомассы насаждений, приведенных к сопоставимому виду. На втором этапе для полученных региональных значений фитомассы заданного возраста рассчитывались их двухфакторные зависимости от суммы эффективных температур, изменяющейся по зональному градиенту, и от индекса континентальности (Усольцев, 2001, 2003, 2007, Усольцев и др., 2014). Подобный подход предполагает наличие полных данных по всему фракционному составу в каждом экорегионе, а поскольку пробных площадей с определениями только надземной фитомассы 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 исследовании в регрессионные уравнения в качестве регрессоров включаются не блоки фиктивных переменных, а непосредственно характеристики природной зональности и континентальности климата.

С целью выявления географических закономерностей в изменении биопродуктивности лиственничных лесов на территории Евразии каждая пробная площадь, на которой выполнено определение фитомассы насаждений, позиционирована по зональным поясам (от 1-го до 5-го) на карте-схеме Евразии (рис. 1) и соотнесена с индексом континентальности на карте-схеме изоконт (рис. 2), рассчитанных по В. Ценкеру (Борисов, 1967). При этом умеренный пояс, выделенный Б. П. Алисовым,

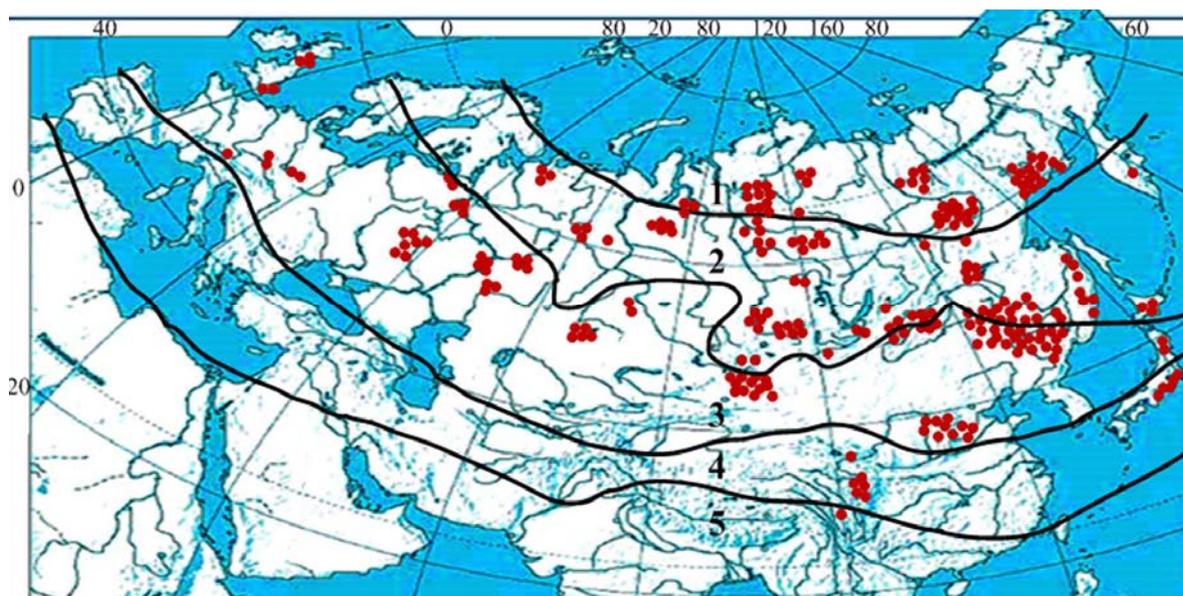


Рис. 1. Распределение пробных площадей, на которых определена фитомасса лиственничников, по зональным поясам: 1 – субарктический, 2 – северный умеренный, 3 – южный умеренный, 4 – субтропический, 5 – субэкваториальный (Алисов, Полтараус, 1974; Базилевич, Родин, 1967).

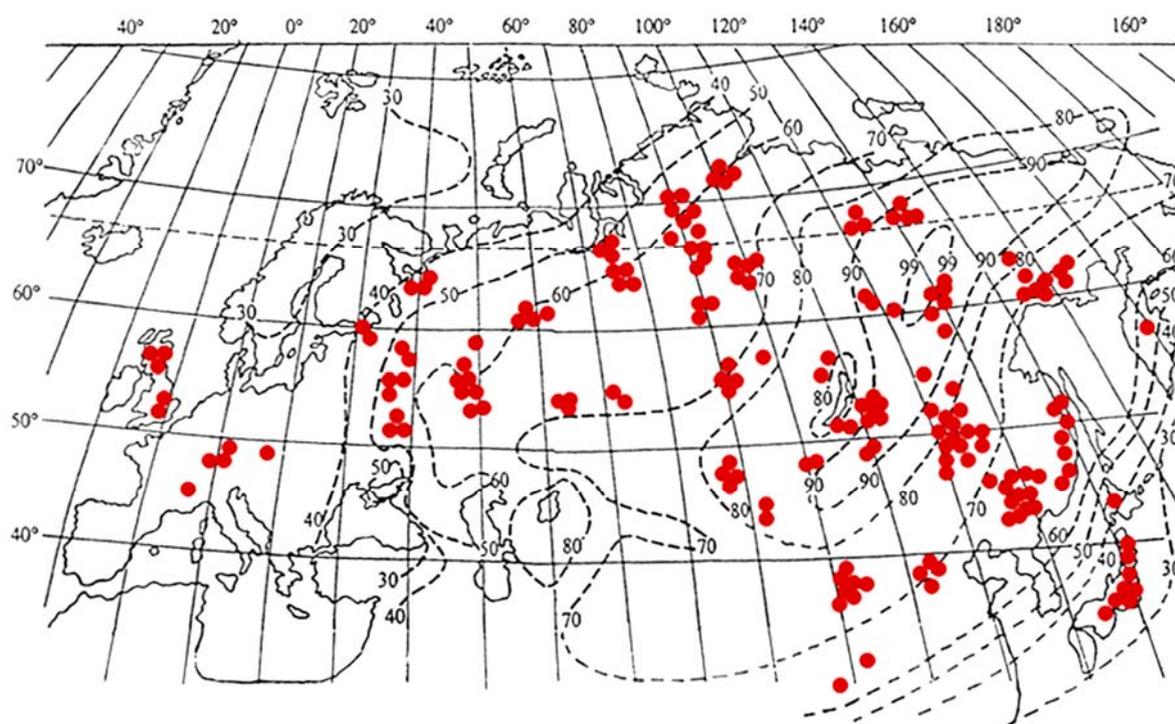


Рис. 2. Карта-схема изолиний континентальности климата Евразии, рассчитанных А. А. Борисовым (1967) по упрощенной формуле В. Ценкера с нанесенным положением пробных площадей, на которых выполнено определение фитомассы лиственничных насаждений.

Б. В. Полтараусом (1974), разделен на северный и южный подпоясы, линия раздела соответствует южному пределу таежной зоны, по Н. И. Базилевич и Л. Е. Родину (1967). Выбор градиента природной зональности вместо изотерм обусловлен тем, что карта-схема изотерм эффективных температур С. Тукканена (Tuh-

kanen, 1984) охватывает территорию Северной Евразии к северу от 45° с. ш. и не распространяется на всю Евразию, в частности на территорию Китая и Японии, а имеющиеся соответствующие схемы изотерм для этих стран не состыкуются со схемой С. Тукканена.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

По первому массиву исходных данных в количестве 540 определений выполнен многофакторный регрессионный анализ географической ординации запасов стволовой древесины и фитомассы лиственничных насаждений согласно рекурсивной системе уравнений (стрелкой показана последовательность расчетов):

$$\begin{aligned} N = f(A, Zon, ICC) \rightarrow M = f(A, N, Zon, ICC) \rightarrow \\ \rightarrow Pi = f(A, N, M, Zon, ICC), \end{aligned} \quad (2)$$

где N – густота древостоев, тыс. экз./га; A – возраст древостоев, лет; M – запас древесины, м³/га; Pi – фитомасса i -й фракции (Ps, Pb, Pf, Pr, Pa, Pt и Pu : стволов, ветвей, хвои, корней, надземной, общей и нижнего яруса), т/га, соответственно; Zon – порядковый номер зонального пояса (см. рис. 1); ICC – индекс континентальности климата, % (см. рис. 2). В показатели Pa и Pt входит только фитомасса древостоя. Посредством регрессионного анализа получена характеристика системы уравнений (2), приведенная в табл. 3. В уравнениях оставлены лишь переменные, значимые на уровне P_{95} .

Путем последовательного табулирования системы уравнений, приведенных в табл. 3, получены возрастные тренды искомым величин для каждого зонального пояса и в пределах его – для индексов континентальности климата территории от 35 до 95 %. С расчетных возрастных трендов взяты значения фитомассы некоторых 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. 3–6).

Аналогичным образом пробные площади с определениями ЧПП и фитомассы (см. табл. 2) позиционированы по зональным поясам и индексам континентальности и рассчитаны регрессионные уравнения:

$$\ln Zi = f(A, N, Pi, Zon, ICC), \quad (3)$$

где Zi – ЧПП i -й фракции (Zs, Zb, Zf, Zr, Za, Zt и Zu : стволов, ветвей, хвои, корней, надзем-

ной, общей и нижнего яруса) лиственничных насаждений, т/га в год, соответственно. Посредством регрессионного анализа получена характеристика системы уравнений (3), приведенная в табл. 4.

Путем последовательного табулирования уравнений, приведенных в табл. 4, по задаваемым значениям A, N, Zon, ICC и расчетным значениям Pi , взятым из табличной модификации системы уравнений (2), получены возрастные тренды ЧПП для каждого зонального пояса и в пределах его – для индексов континентальности климата территории в пределах от 35 до 95 %. С расчетных возрастных трендов взяты значения ЧПП некоторых фракций в возрасте 100 лет и построены графики ее 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. 7–10).

Для построения графиков трансконтинентальных зависимостей УдЧПП от климатических факторов уравнения специально не рассчитывались, численные закономерности получены путем деления расчетных значений ЧПП на соответствующие значения фитомассы. Их графическая интерпретация для некоторых фракций фитомассы приведена на рис. 11, 12.

Представленные графики показывают монотонное снижение надземной фитомассы и ЧПП древостоев лиственницы и соответственно увеличение фитомассы и ЧПП 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 и ЧПП древесного яруса повышается фитомасса и ЧПП нижнего и наоборот (см. рис. 3а–4а, 7а–8а). 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. 3б) и колоколообразный характер изменения надземной ЧПП в направлении от 1-го зонального пояса к 5-му с мак-

Таблица 3. Характеристика системы уравнений (2)

Зависимые переменные	Константы и независимые переменные уравнений (2)													R^{2*}	SE*
	a_0	$a_1(\ln A)$	$a_2(\ln A)^2$	$a_3(\ln N)$	$a_4(\ln N)^2$	$a_5(\ln M)$	$a_6 \ln(Zon)$	$a_7(\ln Zon)^2$	$a_8 \ln(ICC)$	R^{2*}					
$\ln(N)$	3.7817	-1.7388	0.0899	-	-	-	-0.5359	-	0.5831	0.566	0.59				
$\ln(M)$	-2.5694	3.1078	-0.2815	0.2645	-	-	2.0589	-0.5801	-0.3654	0.541	0.56				
$\ln(Ps)$	-0.8444	-0.1810	0.0215	-0.0294	-	0.9877	0.1086	-0.1255	0.1435	0.985	0.15				
$\ln(Pb)$	3.2133	-1.4283	0.1472	-	-	0.6936	0.6134	-0.5145	-0.2752	0.768	0.41				
$\ln(Pf)$	1.5344	-1.7994	0.1751	0.1757	-0.0200	0.6235	0.3759	-0.3007	0.1604	0.707	0.53				
$\ln(Pr)$	0.2610	0.1431	-	0.1703	-	0.7333	0.0539	-0.2484	-0.2959	0.764	0.38				
$\ln(Pa)$	0.7916	-0.5184	0.0583	-	-	0.9094	0.2273	-0.2042	0.0599	0.975	0.18				
$\ln(Pl)$	1.6132	-0.6349	0.0745	-	-	0.9073	0.1043	-0.1859	-0.0113	0.955	0.19				
$\ln(Pu)$	-1.5300	-3.0158	0.4768	0.4523	-	-0.8361	2.6248	-0.6158	2.1051	0.607	0.68				

*Здесь и далее R^2 – коэффициент детерминации; SE – стандартная ошибка уравнения.

Таблица 4. Характеристика уравнений (3)

Зависимые переменные	Константы и независимые переменные													R^2	SE	
	a_0	$a_1(\ln A)$	$a_2(\ln A)^2$	$a_3(\ln N)$	$a_4(\ln Ps)$	$a_5(\ln Pb)$	$a_6(\ln Pf)$	$a_7(\ln Pr)$	$a_8(\ln Pa)$	$a_9(\ln Pt)$	$a_{10}(\ln Pu)$	$a_{11} \ln(Zon)$	$a_{12}(\ln Zon)^2$			$a_{13} \ln(ICC)$
$\ln(Zs)$	2.8322	-0.7511	-	-0.1602	0.4731	-	-	-	-	-	-	1.8144	-1.1288	-0.3845	0.692	0.45
$\ln(Zb)$	8.4230	-0.8319	-	-0.1229	-	0.8542	-	-	-	-	-	0.8083	-0.7370	-1.8436	0.825	0.48
$\ln(Zf)$	0.3430	-0.0345	-	-	-	0.9396	-	-	-	-	-	0.1020	-0.0537	-0.0499	0.966	0.14
$\ln(Zr)$	7.2669	3.4610	-0.4789	0.1940	-	-	0.3233	-	-	-	-	-0.4746	-	-3.1973	0.707	0.40
$\ln(Za)$	0.3498	-0.5310	-	-	-	-	-	0.8202	-	-	-	0.4532	-0.2892	-0.0432	0.842	0.33
$\ln(Zt)$	1.0205	-0.4769	-	-	-	-	-	-	0.7438	-	-	0.4425	-0.2729	-0.1671	0.793	0.28
$\ln(Zu)$	-1.9724	0.3428	-	-	-	-	-	-	-	0.2360	-	0.3515	-	0.0298	0.578	0.34

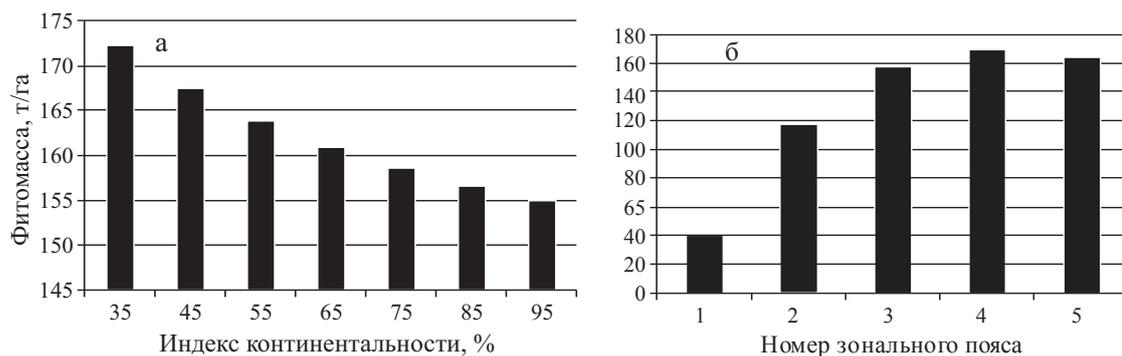


Рис. 3. Связь расчетных показателей надземной фитомассы древостоев в возрасте 100 лет с индексом континентальности, по В. Ценкеру, в южном умеренном климатическом поясе (а) и с зональной принадлежностью лиственничников при индексе континентальности климата, равном 75 % (б).

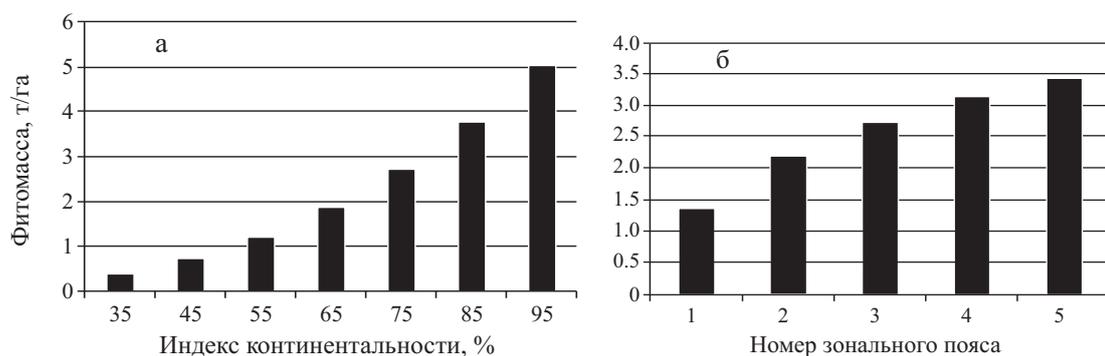


Рис. 4. Связь расчетных показателей фитомассы нижнего яруса в возрасте древостоев 100 лет с индексом континентальности, по В. Ценкеру, в южном умеренном климатическом поясе (а) и с зональной принадлежностью лиственничников при индексе континентальности климата территории, равном 75 % (б).

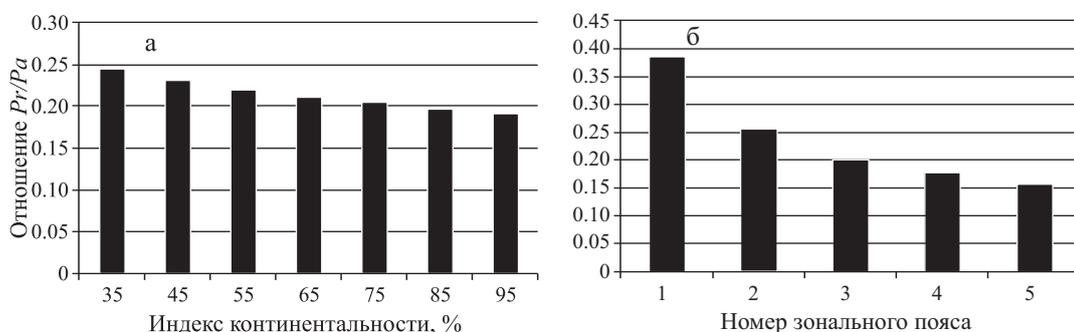


Рис. 5. Изменение отношения Pr/Pa в 100-летних лиственничниках в связи с индексом континентальности в 3-м зональном поясе (а) и с номером зонального пояса при индексе континентальности, по В. Ценкеру, равном 75 % (б).

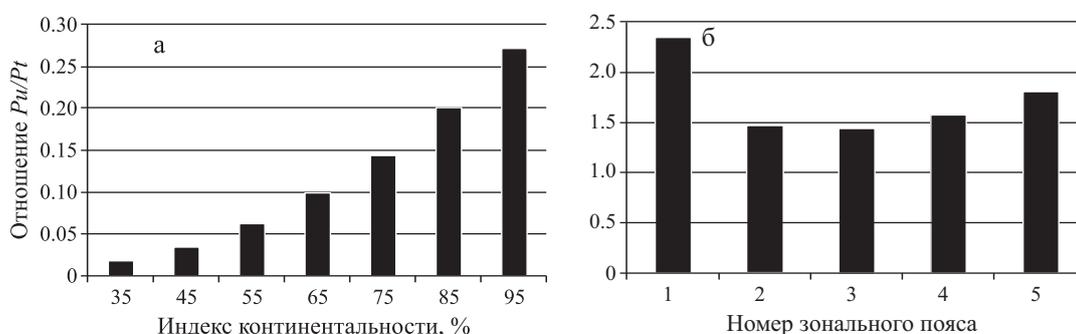


Рис. 6. Изменение отношения Pu/Pt в 100-летних лиственничниках в связи с индексом континентальности в 3-м зональном поясе (а) и с номером зонального пояса при индексе континентальности, по В. Ценкеру, равном 75 % (б).

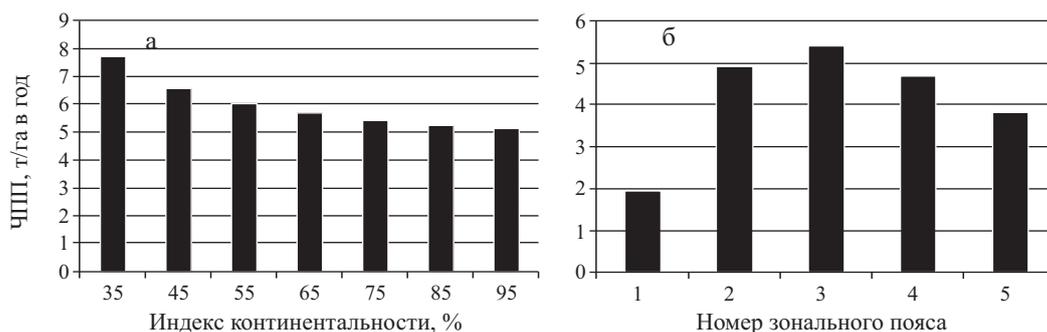


Рис. 7. Связь расчетных показателей надземной ЧПП в возрасте 100 лет с индексом континентальности, по В. Ценкеру, в южном умеренном климатическом поясе (а) и с зональной принадлежностью лиственничников при индексе континентальности климата, равном 75 % (б).

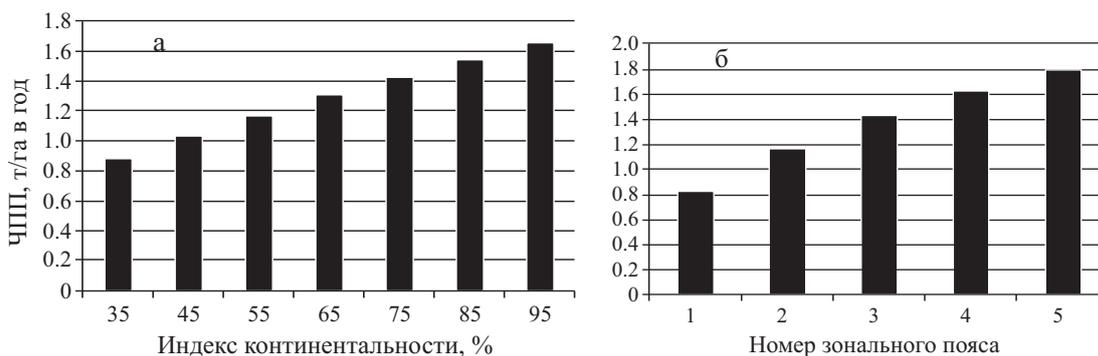


Рис. 8. Связь расчетных показателей ЧПП нижнего яруса в возрасте 100 лет с индексом континентальности, по В. Ценкеру, в южном умеренном климатическом поясе (а) и с зональной принадлежностью лиственничников при индексе континентальности климата, равном 75 % (б).

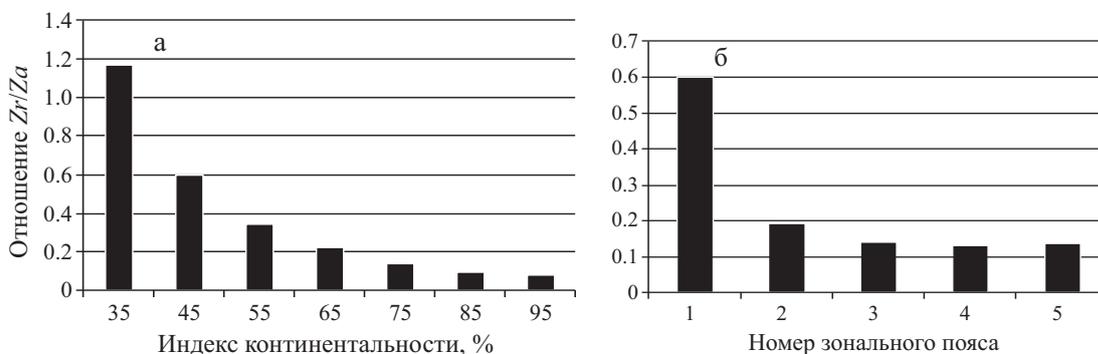


Рис. 9. Изменение отношения Zr/Za в 100-летних лиственничниках в связи с индексом континентальности в 3-м зональном поясе (а) и с номером зонального пояса при индексе континентальности, по В. Ценкеру, равном 75 % (б).

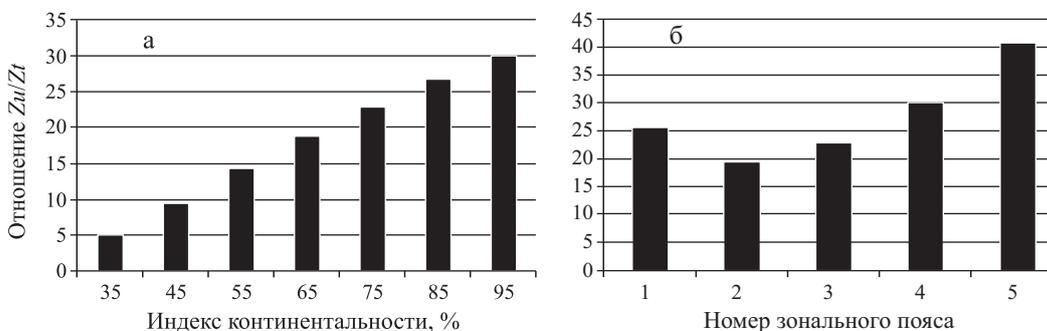


Рис. 10. Изменение отношения Zu/Zt в 100-летних лиственничниках в связи с индексом континентальности в 3-м зональном поясе (а) и с номером зонального пояса при индексе континентальности, по В. Ценкеру, равном 75 % (б).

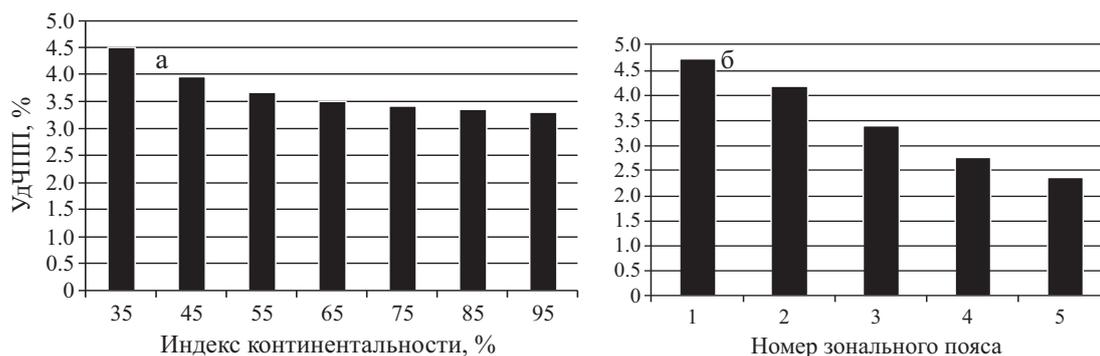


Рис. 11. Связь расчетных показателей надземной УдЧПП в возрасте 100 лет с индексом континентальности, по В. Ценкеру, в южном умеренном климатическом поясе (а) и с зональной принадлежностью лиственничников при индексе континентальности, равном 75 % (б).

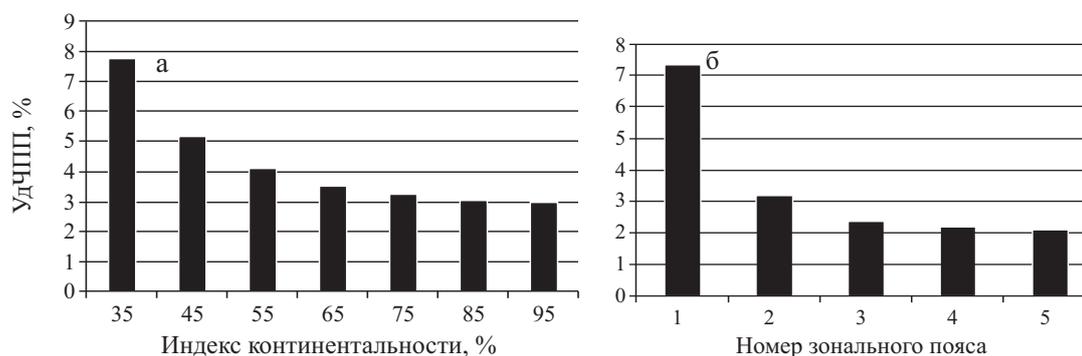


Рис. 12. Связь расчетных показателей подземной УдЧПП в возрасте 100 лет с индексом континентальности, по В. Ценкеру, в южном умеренном климатическом поясе (а) и с зональной принадлежностью лиственничников при индексе континентальности, равном 75 % (б).

симумом в 3-м поясе (см. рис. 7б). Это не соответствует закономерности синхронного снижения ЧПП обезличенного лесного покрова в направлении от тропиков к обоим полюсам (Anderson et al., 2006).

Причина такого несоответствия заключается в специфике распределения лиственничников вдоль 100-го меридиана (см. рис. 1 и 2): в зональных поясах с 1-го по 3-й при индексе континентальности 75 % на территории Сибири монотонное увеличение ЧПП лиственницы сибирской происходит в связи с увеличением месячной суммы эффективных температур (СЭТ) выше +5 °С с 20 до 70 °С соответственно (Tuhkanen, 1984), а южнее, в 4-м и 5-м поясах произрастает лиственница Принца Рупрехта на восточном склоне Тибета на высоте от 1700 до 3600 м над ур. м. и на восточном склоне Гималаев на высоте 4200 м над ур. м. при том же индексе континентальности. Иными словами, в зональных поясах с 1-го по 3-й увеличение ЧПП лиственницы, произрастающей на плакорах, происходит вследствие повышения СЭТ, а в зональных поясах с 4-го по

5-й снижение ЧПП происходит вследствие подъема лиственницы вверх по высотным градиентам.

Показатели над- и подземной УдЧПП по мере увеличения индекса континентальности уменьшаются аналогично надземной фитомассе и ЧПП (см. рис. 11а, 12а, 3а и 7а), но в зональном градиенте закономерности их изменения противоположны изменению надземной фитомассы (см. рис. 3б) и отличаются от изменения надземной ЧПП (см. рис. 7б). УдЧПП нижнего яруса, как и аналогичный показатель над- и подземной фитомассы, снижается по мере продвижения к полюсу континентальности климата и в направлении от 1-го зонального пояса к 5-му.

Наблюдается некоторое противоречие в динамике соотношения под- и надземной фитомассы и ЧПП: отношения Pr/Pa и Zr/Za в одном случае снижаются по мере увеличения «жесткости» условий произрастания в направлении к полюсу континентальности (см. рис. 5а и 9а), а в другом – по мере увеличения жестко-

сти условий произрастания увеличиваются, в этом случае в направлении от субтропического к субполярному поясу (см. рис. 5б и 9б). Подобное противоречие наблюдается и на локальных уровнях: если относительная доля корней в ЧПП на севере ареала хвойных увеличивается по мере перехода от высоко- к низкобонитетным (переувлажненным) местообитаниям (Алексеев, 1975), то на юге ареала, в Тургайском прогибе картина противоположная, и названный показатель снижается по мере перехода от высокобонитетных (свежих) местообитаний к низкобонитетным, т.е. экстремально сухим (Usoltsev, 2013). Здесь необходимы дополнительные исследования.

Отношение фитомассы и ЧПП нижнего яруса соответственно к общей фитомассе и ЧПП 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 (см. рис. 6 и 10).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе сформированной базы данных 540 пробных площадей с определениями фитомассы и 116 пробных площадей с определениями ЧПП и фитомассы лиственных насаждений Евразии на территории от Великобритании до Японии и юга Китая установлены статистически значимые трансконтинентальные изменения фитомассы, ЧПП и УдЧПП всех древесных фракций и нижнего яруса лиственных насаждений. Как по фитомассе, так и по ЧПП и УдЧПП лиственные насаждения Евразии имеют существенные региональные различия, которые в значительной степени определяются особенностями климата.

Полученные результаты могут быть полезны при оценке приходной части углеродного цикла в лиственных насаждениях, а также при валидации результатов имитационных экспериментов по оценке углерододепонирующей способности лесов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В. А.* Световой режим леса. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1975. 227 с.
- Алисов Б. П., Полтараус Б. В.* Климатология. М.: Изд-во МГУ, 1974. 300 с.
- Базилевич Н. И., Гребеничиков О. С., Тишков А. А.* Географические закономерности структуры и функционирования экосистем. М.: Наука, 1986. 297 с.
- Базилевич Н. И., Родин Л. Е.* Картограммы продуктивности и биологического круговорота главных типов растительности суши // Изв. ВГО. 1967. Т. 99, № 3. С. 190–194.
- Базилевич Н. И., Титлянова А. А.* Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. 381 с.
- Борисов А. А.* Климаты СССР. М.: Просвещение, 1967. 296 с.
- Волобуев В. Р.* О фитоклиматических закономерностях в распределении растительности на территории СССР // Ботан. журн. 1947. № 5. С. 200–205.
- Гульбе Я. И., Гульбе Т. А., Гульбе А. Я., Ермолова Л. С.* Удельная продуктивность фитомассы древостоев основных лесобразующих пород // Лесные экосистемы в условиях изменения климата: биологическая продуктивность, мониторинг и адаптационные технологии: мат-лы Междунар. конф. Йошкар-Ола: МарГТУ, 2010. С. 197–200.
- Дрейпер Н., Смит Г.* Прикладной регрессионный анализ. М.: Статистика, 1973. 392 с.
- Комаров В. Л.* Меридиональная зональность организмов // Дневник I Всероссийского съезда русских ботаников в Петрограде. Вып. 3. Петроград, 1921. С. 27–28.
- 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.
- Лит Х.* Моделирование первичной продуктивности Земного шара // Экология. 1974. № 2. С. 13–23.

- Назимова Д. И. Климатическая ординация лесных экосистем как основа их классификации // Лесоведение. 1995. № 4. С. 63–73.
- Программа-минимум по определению первичной биологической продуктивности наземных растительных сообществ (проект) // Раст. ресурсы. 1967. Т. 3. Вып. 4. С. 612–620.
- Санников С. Н., Санникова Н. С., Петрова И. В. Очерки по теории лесной популяционной биологии. Екатеринбург: УрО РАН, 2012. 273 с.
- Сукачев В. Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. 2-е изд. Л.: Рослестехиздат, 1938. 576 с.
- Толмачев А. И. Основы учения об ареалах: Введение в хорологию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1962. 100 с.
- 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. Фитомасса лесов Северной Евразии: предельная продуктивность и география. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 406 с.
<http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3303>
- 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. География биологической продуктивности кедровых экосистем в Азии // Эко-Потенциал. 2013. № 1–2. С. 47–67.
<http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/2802>
- Усольцев В. А. География удельной первичной продукции фитомассы лесов и неопределенности ее оценки и интерпретации // Эко-Потенциал. 2014а. № 1(5). С. 117–143
<http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3186>
- Усольцев В. А. Моделирование территориального распределения первичной продукции лесов: по географическим координатам или климатическим факторам? // Эко-Потенциал. 2014б. № 1(5). С. 128–138.
<http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/2802>
- Усольцев В. А., Гаврилин Д. С., Колтунова А. И., Борников А. В. География чистой первичной продукции древостоев рода *Larix* в пределах Евразии // Изв. Оренбургского гос. аграрного ун-та. 2014. № 2(46). С. 8–11. <http://orensau.ru/ru/nauka/izvestija>
- Чернышев В. Д. Пути физиолого-энергетических адаптаций хвойных в экстремальных условиях // Биологические проблемы Севера. VI-й симп. Вып. 5. Якутск: Ин-т биол. ЯФ СО АН СССР, 1974. С. 13–17.
- Anderson K. J., Allen A. P., Gillooly J. F., Brown J. H. Temperature-dependence of biomass accumulation rates during secondary succession // Ecol. Letters. 2006. N. 9. P. 673–682.
- Borders B. E., Bailey R. L. A compatible system of growth and yield equations for slash pine fitted with restricted three-stage least squares // For. Sci. 1986. V. 32. N. 1. P. 185–201.
- Clutter J. L. Compatible growth and yield models for loblolly pine // For. Sci. 1963. V. 9. N. 3. P. 354–371.
- Furnival G. M., Wilson R. W. Systems of equations for predicting forest growth and yield // Statist. Ecol. 1971. V. 3. P. 43–55.
- Huston M. A., Wolverton S. The global distribution of net primary production: resolving the paradox // Ecol. Monogr. 2009. V. 79. N. 3. P. 343–377.
- Kajimoto T., Osawa A., Usoltsev V. A., Abaimov A. P. Biomass and productivity of Siberian larch forest ecosystems // Permafrost Ecosystems: Siberian Larch Forests / A. Osawa et al. (eds). Dordrecht, Heidelberg, London, New York: Springer, 2010. P. 99–122 (Ecol. Stud. V. 209). doi: 10.1007/978-1-4020-9693-8
- Keeling H. C., Phillips O. L. The global relationship between forest productivity and biomass // Glob. Ecol. Biogeogr. 2007. V. 16. P. 618–631.
- Knoch K., Schulze A. Methoden der Klimaklassifikation. Ergänzungsheft Nr. 249 zu «Petermanns Geographischen Mitteilungen». Gotha: Justus Perthes Verlag, 1952. 87 p.
- Lieth H. Modeling the primary productivity of the world // Int. Sect. Ecol. Bull. 1974. V. 4. P. 11–20.
- Luysaert S., Inglis I., Jung M. et al. CO₂ balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database // Glob. Chang. Biol. 2007. V. 13. P. 2509–2537. doi: 10.1111/j.1365-2486.2007.01439.x
- Rosenzweig M. L. Net primary productivity of terrestrial communities: Prediction from clima-

- tological data // *The Amer. Naturalist*. 1968. V. 102(923). P. 67–74.
- Shi F., Sasa K., Koike T.* Characteristics of larch forests in Daxingan mountains, Northeast China // *Permafrost Ecosystems: Siberian Larch Forests* / A. Osawa et al. (eds). Dordrecht, Heidelberg, London, New York: Springer, 2010. P. 367–383 (Ecol. Stud. V. 209) doi: 10.1007/978-1-4020-9693-8
- Tuhkanen S.* A circumboreal system of climatic-phytogeographical regions // *Acta Botan. Fenn.* 1984. V. 127. P. 1–50.
- Usoltsev V. A.* Forest biomass and primary production database for Eurasia. CD-version. 2nd edition, enlarged and re-harmonized. Yekaterinburg: Ural State Forest Engineering University, 2013.
<http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3059>
- Usoltsev V. A., Koltunova A. I., Kajimoto T. et al.* Geographical gradients of annual biomass production from larch forests in Northern Eurasia // *Euras. J. For. Res.* 2002. V. 5. P. 55–62.

Geography of Phytomass, Net Primary and Specific Primary Production of Larch Forests Within Eurasia

V. A. Usoltsev^{1,2}, D. S. Gavrilin², V. P. Chasovskikh², A. V. Bornikov³, Yu. V. Noritsina¹

¹ Botanical Garden, Russian Academy of Sciences, Ural Branch
8 Marta str., 202, Yekaterinburg, 620144 Russian Federation

² Ural State Forest Engineering University
Sibirskii trakt, 37, Yekaterinburg, 620144 Russian Federation

³ Orenburg State Agrarian University
Chelyuskintscev str., 18, Orenburg, 460014 Russian Federation

E-mail: Usoltsev50@mail.ru, gavrilin.91@bk.ru, u2007u@ya.ru, bornikov87@mail.ru, JuzlNorice@inbox.ru

Statistically significant transcontinental changes of biomass, net primary production (NPP) and specific primary production (SNPP) of all wood fractions and understory layer of larch forests on the territory from the United Kingdom to the Japan and South of China, using data of 540 sample plots with the definitions of phytomass and 116 plots with the definitions of NPP and phytomass are stated. Larch forests of Eurasia have substantial regional differences on biomass, NPP and SNPP, which are largely determined by climate peculiarities.

Keywords: larch forests, genus *Larix* Mill., phytomass, net primary production, specific net primary production, natural zoning, index of climate continentality, Eurasia.