

УДК 630*52:574.45

ЧИСТАЯ ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ПОРОД В КЛИМАТИЧЕСКИХ ГРАДИЕНТАХ ЕВРАЗИИ

В. А. Усольцев^{1,2}, К. В. Колчин², В. П. Часовских²

¹ Ботанический сад УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202а

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

E-mail: Usoltsev50@mail.ru, mstrk@yandex.ru, u2007u@ya.ru

Поступила в редакцию 13.03.2017 г.

На основе сформированной авторами базы данных о фитомассе и чистой первичной продукции (ЧПП) шести древесных видов Евразии в количестве соответственно 6694 и 2192 определений разработана система регрессионных моделей и установлены видоспецифичные закономерности распределения ЧПП древесных пород в двух климатических градиентах – природной зональности и континентальности климата. Выявлено, что по зональному градиенту надземная и общая ЧПП сосняков и елово-пихтарников монотонно возрастают в направлении от северной к южной оконечности материка, лиственничники и березняки имеют максимум в 3-м и древостой *Populus* – во 2-м зональных поясах, а по дубовым древостоям четкой закономерности не обнаружено. В пределах одного зонального пояса надземная и общая ЧПП монотонно снижаются в направлении от Атлантического и Тихоокеанского побережий к полюсу континентальности в Якутии как у хвойных, так и у лиственных. ЧПП нижнего яруса у всех пород, за исключением дуба, монотонно возрастает в направлении от субарктического к субэкваториальному поясу, а в пределах одного зонального пояса по мере приближения к полюсу континентальности ЧПП увеличивается, за исключением *Pinus* и *Quercus*. Установлены видоспецифичные закономерности изменения относительных показателей ЧПП (отношение под- к надземной ЧПП древостоя и нижнего яруса к общей ЧПП древостоя) в градиентах природной зональности и континентальности климата.

Ключевые слова: фитомасса, чистая первичная продукция, природная зональность, континентальность климата.

DOI: 10.15372/SJFS20180203

ВВЕДЕНИЕ

Одна из задач биологических наук – выявить и по возможности объяснить закономерности пространственного распределения биологических объектов на поверхности Земли, что составляет предмет биогеографии как науки (Dansereau, 1957; Воронов, 1963; Второв, Дроздов, 2001; Lomolino et al., 2006), а применительно к растительному покрову – фитогеографии, основание которой как науки относят к 1807 г., когда Александр фон Гумбольд опубликовал свои «Идеи о географии растений» (Humboldt, Bonpland, 1807).

По мнению Марка Ломолино с соавторами (Lomolino et al., 2006), биогеография является не экспериментальной, а сравнительной и «наблюдательной» (observational) наукой, поскольку изучает объекты в пространственно-временных шкалах, где экспериментировать невозможно, и, кроме того, она является типичной синтетической наукой, объединяющей не только фактические данные, но и теории различных дисциплин.

Значительную часть растительного покрова суши составляют леса, которые играют важную роль в реализации усилий международного сообщества по предотвращению изменений климата благодаря их способности депонировать

атмосферный углерод и снижать количество парниковых газов в атмосфере. В прикладном плане наметилась смена парадигм использования леса человеком: от ресурсно-сырьевой к биосферно-стабилизирующей (Уткин, 1995). Исходной базой количественной оценки углеродного обмена в лесном покрове может быть либо определение изменений его запасов в фитомассе и со временем (Fang et al., 2001), либо оценка годичной ЧПП таксационными методами на пробных площадях (Усольцев, 2010).

По-видимому, не случайно Марк Ломолино с соавторами (Lomolino et al., 2006) на обложку своей книги вынесли карту глобального распределения ЧПП растительного покрова. В этой связи М. Хастон и С. Волвертон пишут: «Картина глобального распределения фитомассы и ЧПП является тем лекалом, по которому происходит эволюция жизни на Земле. Представлениями о глобальной модели биологической продуктивности сформированы многие аспекты экологической и эволюционной теории, особенно те, которые касаются биологического разнообразия, видообразования, динамики популяций, их устойчивости, реликтовых видов и их сохранения» (Huston, Wolverton, 2009, с. 343).

Первые попытки определения ЧПП насаждений сделаны в Германии в XIX в. В насаждениях бука, ели и сосны в возрастном диапазоне от 30 до 120 лет ЧПП определена (в некотором приближении) как суммарный годичный прирост массы стволов с ветвями и корнями и опада в абсолютно сухом состоянии. Влияние возраста на величину ЧПП не было очевидным, и средние величины составили у названных древесных видов соответственно 6,5, 6,4 и 6,4 т сухого вещества на 1 га (Ebermayer, 1876, с. 67, 78).

В нашей стране первую попытку построения профиля продуктивности (фитомассы и ЧПП) растительного покрова по природным зонам и подзонам европейской части России предприняли Е. М. Лавренко с соавторами (1955). На планетарном уровне первую наиболее детальную карту-схему распределения фитомассы в растительном покрове суши предложили Н. И. Базилевич и Л. Е. Родин (1967), для России карту-схему распределения ЧПП лесов составили А. З. Швиденко с соавторами (2008), а рядом авторов были представлены закономерности продуктивности фитомассы от тех или иных климатических факторов (Григорьев, Будыко, 1956; Рябчиков, 1968; Черепнин, 1968). Региональные (Южная Сибирь) закономерности продуктив-

ности древостоев от радиационного индекса сухости и суммы температур выше 10 °С проанализировали Н. П. Поликарпов и Н. М. Чебакова (1982).

Связь ЧПП с температурой и осадками Х. Лит (1974) вывел на основании данных более 1000 метеостанций, равномерно распределенных по планете, а также фактических данных ЧПП, полученных в ходе Международной биологической программы. Если на графиках Х. Лит прослеживаются парные зависимости ЧПП от температуры и осадков, то на графиках С. Люссера (Luysaert et al., 2007), где нанесены данные 513 пробных площадей, названные зависимости уже не очевидны. Причина подобного расхождения, по-видимому, состоит в том, что в случае, когда игнорируются существенные, определяющие ЧПП факторы, увеличение числа наблюдений не дает положительного результата. Такими неучтенными факторами в данном случае являются видовой состав и основные массообразующие показатели лесных фитоценозов, которые изменяются в естественных условиях в большем диапазоне, чем размах варьирования ЧПП под влиянием температуры и осадков.

На основе данных о радиационном балансе и режиме осадков на территории бывшего СССР выполнены расчеты ЧПП растительного покрова и составлена соответствующая карта-схема (Будыко, Ефимова, 1968). Оказалось, что если по зональному градиенту профиль продуктивности выражен отчетливо, особенно в междуречье Оби и Енисея, то в меридиональном направлении к востоку от Урала какой-либо закономерности нет.

Однако еще столетие назад В. Л. Комаровым (1921) высказана идея 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. Хотя широта и долгота являются косвенными климатическими характеристиками, они обеспечивают воспроизводимость эксперимента и возможность

последующего использования его результатов в тех или иных локальных условиях. Н. А. Ефимова (1977) уточнила предыдущую карту-схему для территории СССР (Будыко, Ефимова, 1968) и показала, что в меридиональном направлении ЧПП растительного покрова снижается в направлении от Европейской России (10 т/га) к Забайкалью (6 т/га), а затем в Приморье вновь возрастает до 10 т/га.

Д. И. Назимова (1994, 1995, 1998) выдвинула гипотезу о решающем значении степени континентальности в современной географии лесного покрова, которая должна входить в индекс лесорастительной зоны как одна из ключевых характеристик при экологической оценке ее биопродукционного потенциала. При всей условности расчета индекса континентальности он, опосредуя многие важные климатические параметры: суровость зим, степень промерзания и оттаивания почв, экстремальные уровни засух, заморозков и инсоляции, дал возможность провести разграничение ландшафтно-климатических секторов и лесорастительных зон на количественной основе. На основе концепции секторно-зонального расчленения ландшафтной оболочки построена прямая ординация зональных таксонов растительного покрова (лесорастительных зон и подзон) на осях климатического пространства континентальности–теплообеспеченности. По мнению Д. И. Назимовой (1998), разработанная ею схема является своеобразной моделью, или графическим портретом, лесного покрова Евразии с инвариантными свойствами.

Необходимо отметить, что современные попытки количественного географического анализа глобального распределения ЧПП лесного покрова сводятся к ее анализу только по широтному градиенту, причем в состоянии, обезличенном по видовому составу, возрасту и морфологии (Anderson et al., 2006; Keeling, Phillips, 2007; Huston, Wolverton, 2009).

Цель нашего исследования – на основе впервые сформированной базы данных о фитомассе и ЧПП лесных насаждений Евразии (Usoltsev, 2013) с позиций биогеографии выявить на основе регрессионного анализа трансконтинентальные градиенты ЧПП, не обезличенной по породному составу, а для каждой из основных лесобразующих пород с учетом возраста и морфологии древостоев, и не только по зональному, но и по меридиональному градиенту. Поскольку ранее установлено (Усольцев, 2014), что ординация ЧПП лишь по сетке географических

координат при регрессионном моделировании географического распределения ЧПП на территории Евразии дает неприемлемые результаты, в качестве регрессоров нами приняты природная зональность территории и индекс континентальности климата, по С. П. Хромову (1957).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

С целью анализа климатически обусловленных трансконтинентальных трендов ЧПП основных древесных видов Евразии создана база данных о фитомассе и ЧПП в объеме соответственно 6694 и 2192 измерений в реальных условиях на лесных пробных площадях (Usoltsev, 2013), в том числе 3020 и 920 – для подрода *Pinus* (двухвойные сосны), 1344 и 480 – для родов *Picea* Dietr. и *Abies* Mill., 540 и 116 – для рода *Larix* Mill., 683 и 230 – для рода *Betula* L., 413 и 166 – для рода *Populus* L. и 694 и 280 – для рода *Quercus* L.

Поскольку массив сопряженных данных о ЧПП и фитомассе, полученных на пробных площадях (Usoltsev, 2013), в несколько раз меньше, чем таковых об одной только фитомассе, для получения надежных результатов мы в работе используем и те и другие: исследование географии фитомассы насаждений выполнено по данным только фитомассы, а география ЧПП фракций в зависимости от фитомассы – по данным меньшего массива пробных площадей с последующим совмещением тех и других результатов по рекурсивному принципу (Четыркин, Калихман, 1982).

По известным географическим координатам объекты исследований соотнесены с зональными поясами (рис. 1) и с показателями континентальности климата (рис. 2).

С целью выявления трансконтинентальных трендов ЧПП насаждений построена рекурсивная система регрессионных уравнений, включающих в качестве независимых переменных наряду с климатическими параметрами возраст, густоту и запас. Ее общий вид:

$$\begin{aligned} N &= f(A, Zon, ICKh) \rightarrow \\ \rightarrow M &= f(A, N, Zon, ICKh) \rightarrow \\ \rightarrow Pi &= f(A, N, M, Zon, ICKh) \rightarrow \\ \rightarrow \ln Zi &= f(A, N, Pi, Zon, ICKh), \end{aligned} \quad (1)$$

где Pi и Zi – соответственно фитомасса (т/га) и ЧПП (т/га в год) i -й фракции; N – число стволов, тыс. экз./га; A – возраст древостоя, лет; M – запас ствольной древесины, м³/га; Zon – номер

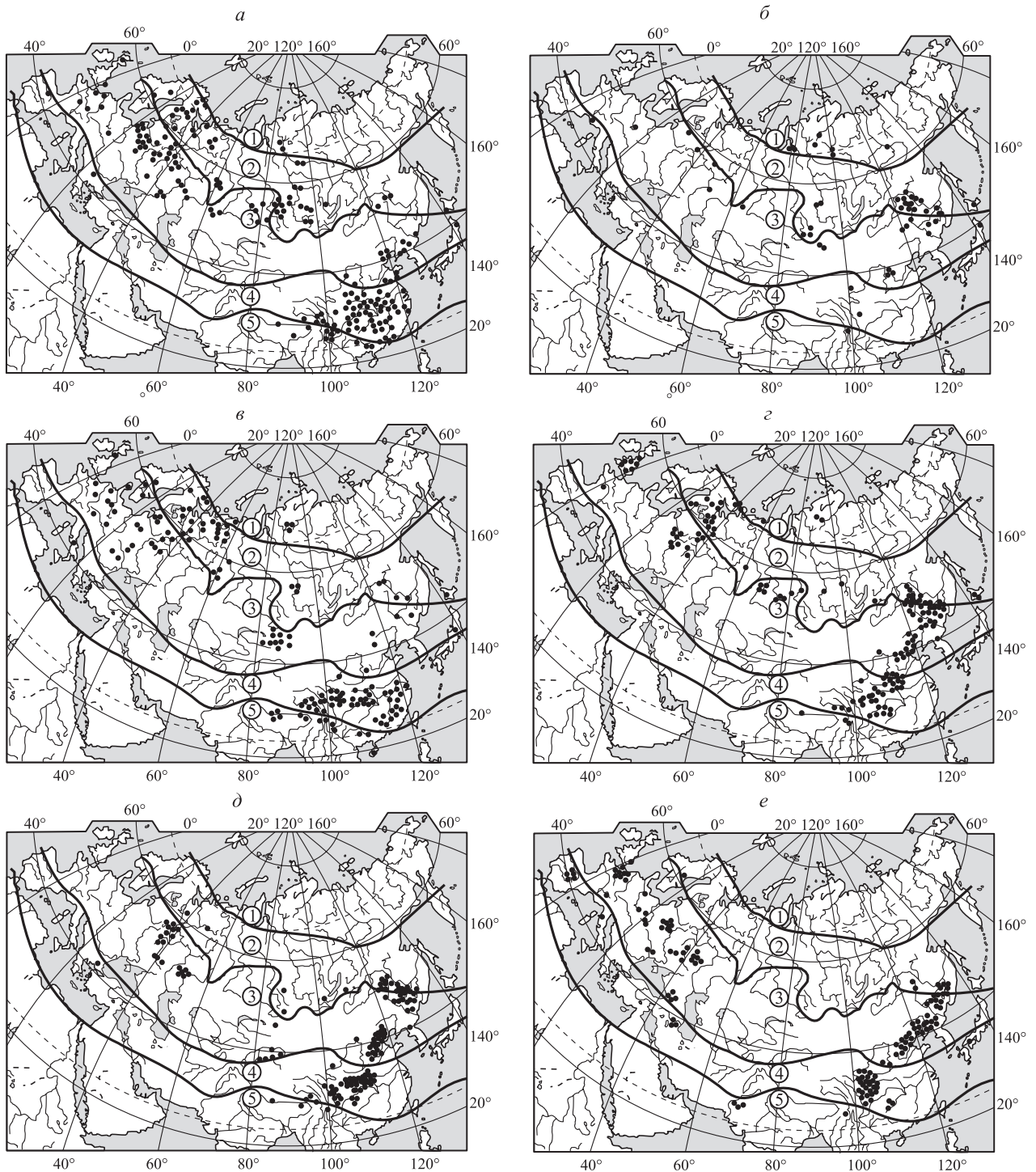


Рис. 1. Положение объектов исследования по зональным поясам: 1, 2, 3, 4 и 5 – субарктическому, северному умеренному, южному умеренному, субтропическому, субэкваториальному соответственно (Базилевич, Родин, 1967; Алисов, Полтараус, 1974); а, б, в, г, д и е – обозначения подрода *Pinus*, родов *Larix*, *Picea* с *Abies*, *Betula*, *Populus* и *Quercus* соответственно.

зонального пояса – 1, 2, 3, 4 и 5 соответственно (названия см. в подписи к рис. 1); *ICKh* – индекс континентальности климата, по С. П. Хромову (1957), %.

Результаты расчета регрессионных коэффициентов уравнений (1) опубликованы ранее, по-

казаны их адекватность и доверительные интервалы (Усольцев, 2016). Путем их табулирования получены возрастные закономерности изменения ЧПП по зональным поясам и для каждого – по индексам континентальности территории в пределах от 35 до 95 %.

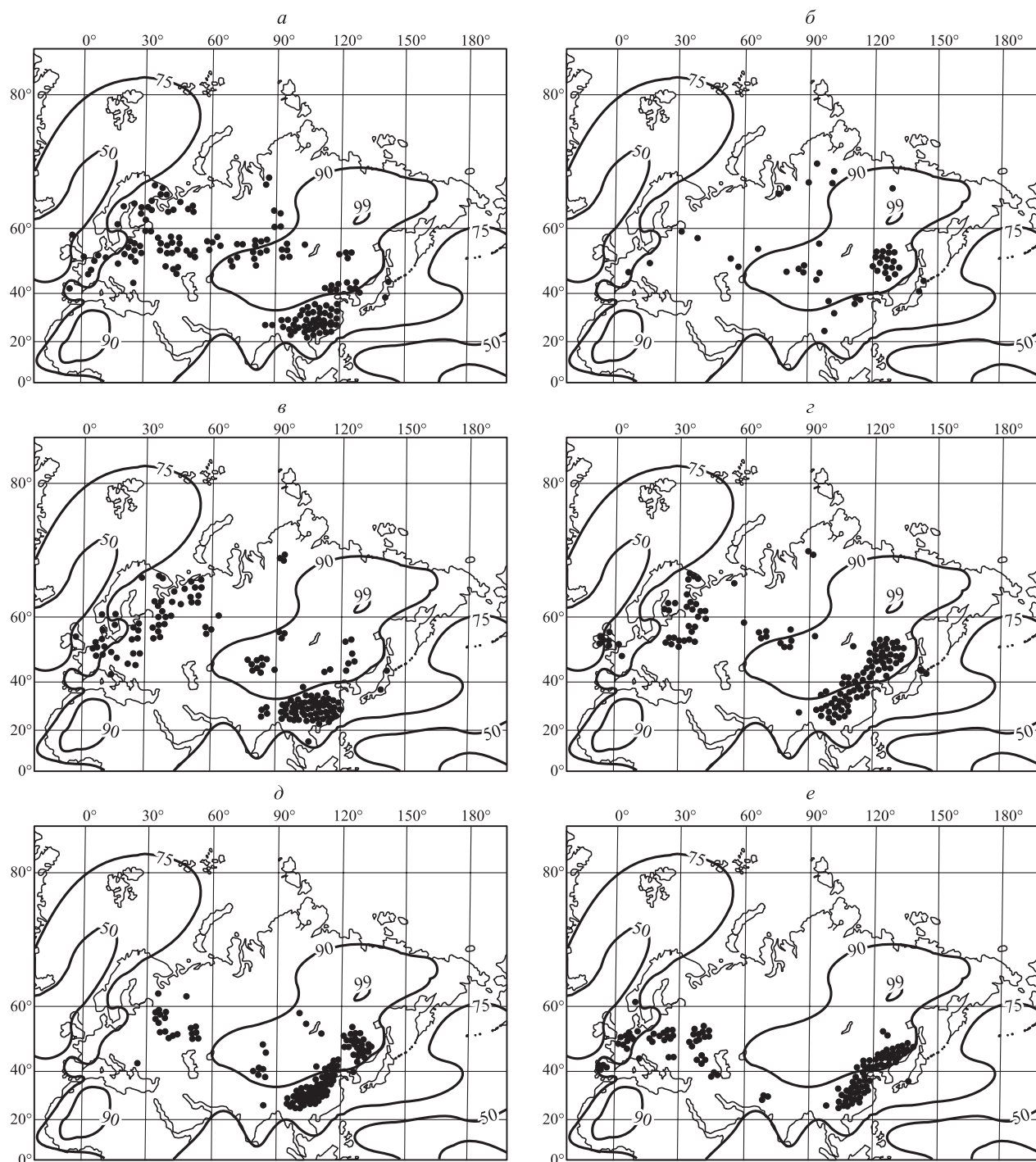


Рис. 2. Положение объектов исследования на карте изоконт, по С. П. Хромову (1957). Обозначения древесных пород см. рис. 1.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Изменение ЧПП насаждений по зонально-му градиенту. Из таблиц возрастной динамики ЧПП, полученных в результате табулирования уравнений (1), взяты ее значения в возрасте 50 лет для *Betula L.* и *Populus L.* и в возрасте 100 лет – для остальных пород и построены за-

висимости ЧПП от зонального пояса при фиксированном $ICKh$ (75–80 %) (рис. 3, а).

Анализ рис. 3, а показал, что в южном направлении по территории Евразии ЧПП двухвойных сосняков и елово-пихтарников возрастает, у последних – с выходом на плато в 4-м и 5-м зональных поясах. В лиственничниках и березняках надземная и общая ЧПП в том же

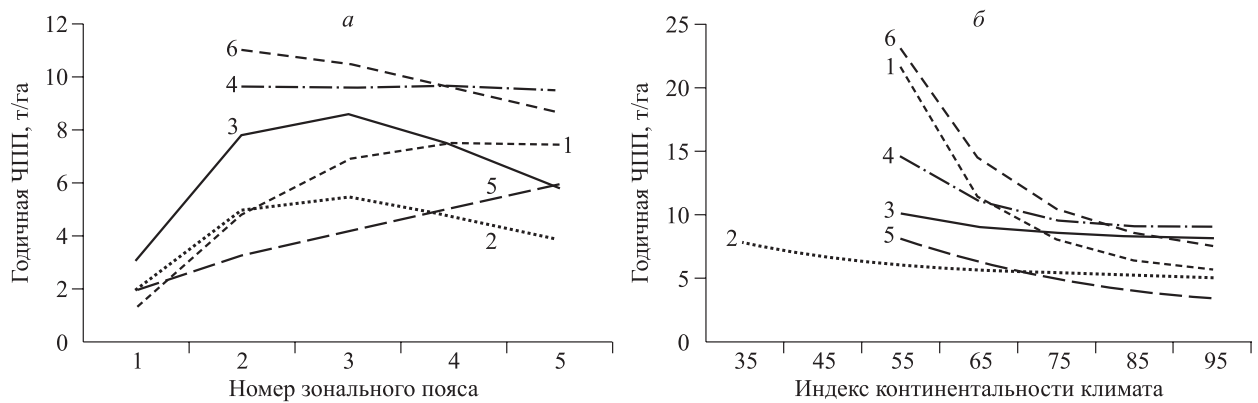


Рис. 3. Изменение расчетных показателей надземной ЧПП древостоев в возрасте 50 лет для березняков и осинников и 100 лет для остальных пород:

а – по зональному градиенту (при индексе континентальности климата 75–80 %, по С. П. Хромову); б – в связи с индексом континентальности (по С. П. Хромову) в южном умеренном климатическом поясе; обозначения древесных пород здесь и на рис. 4–6: 1 – ель с пихтой; 2 – лиственница; 3 – береза; 4 – дуб; 5 – двухвойные сосны; 6 – осина с тополем.

градиенте изменяются по колоколообразному тренду с максимумом в 3-м зональном поясе. Надземная ЧПП в насаждениях *Populus* снижается в направлении от 2-го к 5-му зональному поясу, а в дубовых не изменяется.

Закономерности изменения ЧПП насаждений некоторых из рассмотренных древесных пород в зональном градиенте не соответствуют известному снижению названного показателя для лесной растительности в направлении от экватора к полюсам (Anderson et al., 2006; Huston, Wolverton, 2009). Возможная причина феномена – в специфике распределения некоторых древесных пород: от 1-го к 3-му поясу на территории Сибири (при *ISKh*, равном 75–80 %) монотонное увеличение ЧПП происходит в связи с увеличением месячной суммы эффективных температур выше +5 °C от 20 до 70 °C (Tuhkanen, 1984), а южнее насаждения полностью или частично произрастают на восточных склонах Тибета и Гималаев (от 1700 до

4200 м над ур. м.), и здесь ЧПП снижается вследствие подъема насаждений вверх по высотным градиентам.

Изменение ЧПП древостоев по градиенту континентальности климата. Аналогичным образом построены графические зависимости показателей ЧПП от индекса континентальности климата для 3-го зонального пояса (рис. 3, б). При анализе закономерностей, представленных на рис. 3, б, можно сделать вывод, что в направлении от побережий Атлантики и Тихого океана к полюсу континентальности Евразии ЧПП древесного яруса всех пород монотонно снижается, причем наиболее интенсивно в елово-пихтарниках и осинниках и менее выражено в лиственничниках и березняках.

Изменение ЧПП нижнего яруса по транс-континентальным климатически обусловленным градиентам. Аналогичным образом построены графики трансконтинентальных трендов нижнего яруса (рис. 4).

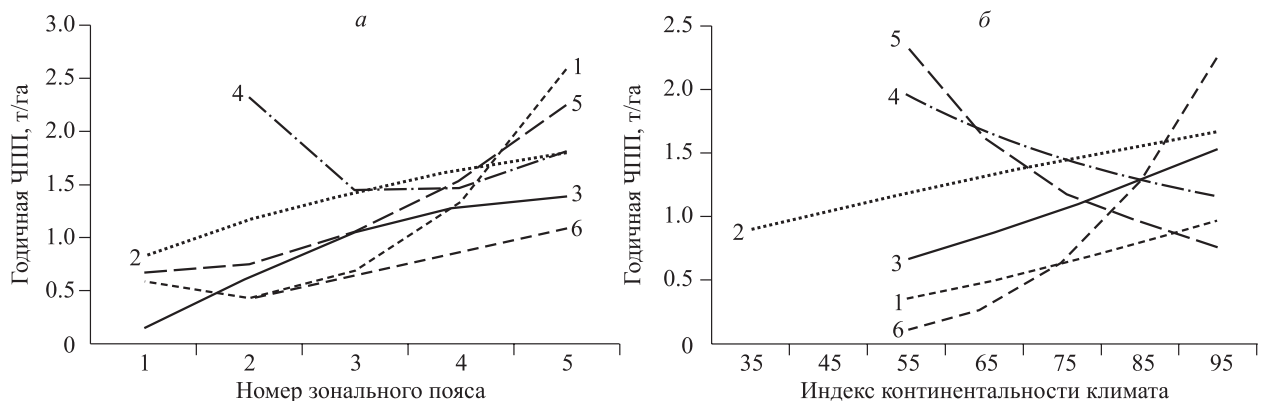


Рис. 4. Связь расчетных показателей ЧПП нижнего яруса в фитоценозах: а – с их зональной принадлежностью при индексе континентальности климата, равном 80 %; б – с индексом континентальности (по С. П. Хромову) в южном умеренном климатическом поясе.

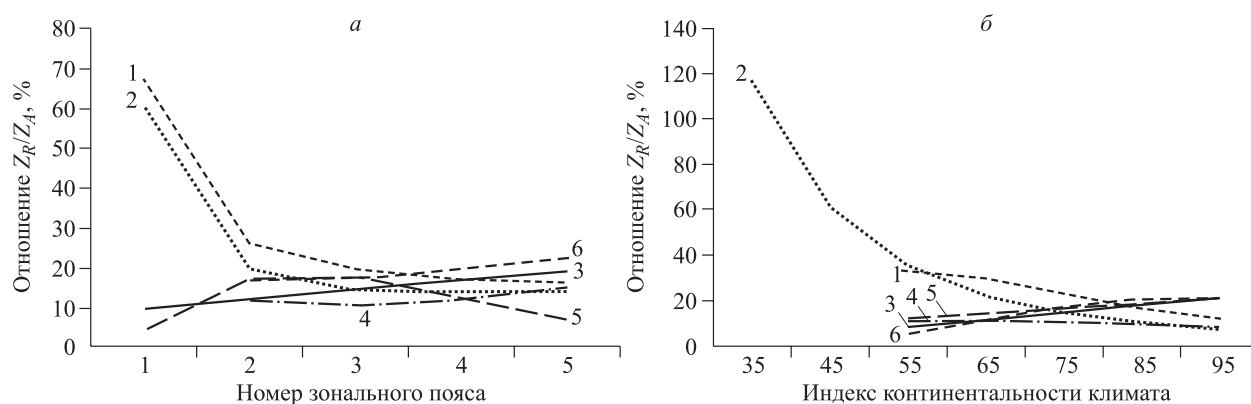


Рис. 5. Связь расчетных показателей Z_R/Z_A в фитоценозах: *а* – с их зональной принадлежностью при индексе континентальности климата, равном 80 %; *б* – с индексом континентальности (по С. П. Хромову) в южном умеренном климатическом поясе.

ЧПП нижнего яруса насаждений названных пород (за исключением дуба) возрастает в южном направлении на всем зональном диапазоне. Она увеличивается также, исключая сосновые и дубовые насаждения, от побережий Атлантики и Тихого океана к полюсу континентальности.

Изменение отношения подземной ЧПП к надземной по трансконтинентальным климатически обусловленным градиентам. Отношение подземной ЧПП к надземной (Z_R/Z_A) представляет собой важную характеристику устойчивости насаждений (*root: shoot ratio*) в разных экологических условиях. Исследованием величины Z_R/Z_A лесобразующих пород европейских стран установлено варьирование в диапазоне от 0.15 до 0.33, тогда как у травянистых растений это соотношение изменяется в диапазоне от 0.15 до 5.50 и в среднем существенно выше, чем у древесных (Gray, 1963).

В нашем исследовании сопоставление относительных трансконтинентальных трендов ЧПП, характеризующих отношение подземной ЧПП к надземной, показывает, что в зональном диапазоне от 2 до 5 и при индексе континентальности от 60 до 90 % названное соотношение находится в пределах от 0.10 до 0.20. В елово-пихтарниках и лиственничниках Z_R/Z_A в субарктическом поясе достигает величины ~ 0.60 (рис. 5).

Отношение подземной ЧПП к надземной (Z_R/Z_A) в сосняках в направлении от 1-го зонального пояса к 5-му изменяется по колоколообразной кривой с максимумом во 2-м и 3-м поясах (см. рис. 5, *а*), а в направлении от Атлантического и Тихоокеанского побережий к полюсу континентальности монотонно возрастает (см. рис. 5, *б*). Величина (Z_R/Z_A) в березняках и насаждениях *Populus* повышается в направлении как от субарктического к субэкваториальному

поясу, так и к полюсу континентальности климата, т. е. изменяется прямо противоположно данному соотношению в лиственничниках и елово-пихтарниках.

Изменение отношения ЧПП нижнего яруса к общей ЧПП древостоя по трансконтинентальным климатически обусловленным градиентам. Отношение ЧПП нижнего яруса к общей (над- и подземной) ЧПП древостоя характеризует взаимоотношение двух ярусов, конкурирующих за жизненное пространство и взаимно дополняющих один другого в лесном фитоценозе, – древостоя и нижнего яруса, соотношение между которыми изменяется в разных экологических условиях. Игнорирование роли нижнего яруса в углеродном балансе лесного фитоценоза существенно занижает оценку его способности депонирования атмосферного углерода. Например, в 60-летнем насаждении сосны китайской *Pinus tabulaeformis* Carr. в провинции Шэньси вклад нижнего яруса в чистый углеродный сток составляет 37 % от общего стока лесной экосистемы (Hou et al., 2015). Полученные результаты свидетельствуют, что нет закономерностей, общих для всех пород, по относительному показателю как ЧПП корней насаждений (см. рис. 5), так и ЧПП нижнего яруса (рис. 6).

Отношение ЧПП нижнего яруса к общей ЧПП древостоя (Z_U/Z_T) в сосняках, лиственничниках, елово-пихтарниках и дубовых насаждениях изменяется по седлообразной поверхности: в направлении от 1-го (2-го) зонального пояса к 5-му имеется «провал» во 2-м и 3-м поясах (за исключением березняков и насаждений *Populus*), а по мере усиления континентальности климата названное соотношение монотонно увеличивается у всех пород, за исключением сосновых и дубовых насаждений.

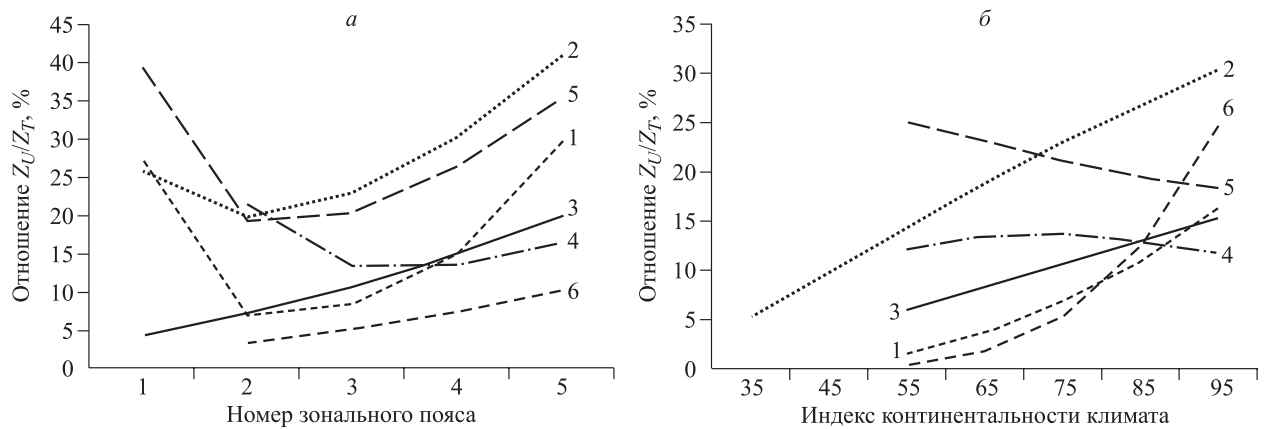


Рис. 6. Связь расчетных показателей Z_U/Z_T в фитоценозах: а – с их зональной принадлежностью при индексе континентальности климата, равном 80 %; б – с индексом континентальности (по С. П. Хромову) в южном умеренном климатическом поясе.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые с позиций биогеографии в трансевразийских градиентах рассмотрены закономерности распределения показателей ЧПП основных лесобразующих древесных видов. Если в направлении от Тихоокеанского и Атлантического побережий к полюсу континентальности установлена общая тенденция снижения ЧПП вследствие повышения континентальности и летней засушливости климата, то по зональному градиенту общей для всех видов закономерности не выявлено, возможно, вследствие игнорирования орографии местности (высотной поясности) и разной приуроченности к ней того или иного вида.

Отношение подземной ЧПП 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. В пределах одного зонального пояса по мере приближения к полюсу континентальности отношение подземной ЧПП к надземной в лиственничниках, елово-пихтарниках и дубняках монотонно снижается, а у остальных пород возрастает.

Отношение ЧПП нижнего яруса к общей (над- и подземной) ЧПП древостоя по зональному градиенту в сосняках, лиственничниках и елово-пихтарниках находится в минимуме во 2-м зональном поясе, повышаясь в северном и южном направлениях, в дубняках минимум приходится на 3–4-й пояса, а у остальных лиственных в южном направлении монотонно повышается. В пределах одного зонального пояса отношение ЧПП нижнего яруса к общей

ЧПП древостоя по мере приближения к полюсу континентальности в сосняках снижается, в дубовых насаждениях имеется максимум при индексе континентальности 75 %, а у остальных пород монотонно возрастает.

Установленные закономерности изменения ЧПП в двух трансконтинентальных климатических градиентах видоспецифичны, причин чему может быть несколько, и они нуждаются в дальнейшем изучении. Изложенные закономерности получены впервые и имеют предварительный характер. По мере наполнения базы фактических данных о ЧПП насаждений, применения более совершенных расчетных алгоритмов и в связи с изменением климата они могут быть подвержены смещениям, тем не менее будут полезны при региональных оценках приходной части углеродного цикла в лесных экосистемах и при осуществлении мероприятий по стабилизации климата.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алисов Б. П., Полтараус Б. В. Климатология. М.: Изд-во МГУ, 1974. 300 с.
- Базилевич Н. И., Родин Л. Е. Картограммы продуктивности и биологического круговорота главных типов растительности суши Земли // Изв. ВГО. 1967. Т. 99. № 3. С. 190–194.
- Будыко М. И., Ефимова Н. А. Использование солнечной энергии природным растительным покровом на территории СССР // Ботан. журн. 1968. Т. 53. № 10. С. 1384–1389.
- Воронов А. Г. Биогеография (с элементами биологии). М.: МГУ, 1963. 342 с.
- Второв П. П., Дроздов Н. Н. Биогеография. М.: Владос-Пресс, 2001. 302 с.
- Григорьев А. А., Будыко М. И. О периодическом законе географической зональности // Докл. АН СССР. 1956. Т. 110. № 1. С. 129–132.

- Ефимова Н. А. Радиационные факторы продуктивности растительного покрова. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 216 с.
- Комаров В. Л. Меридиональная зональность организмов // *Дневник I Всероссийского съезда русских ботаников в Петрограде*. Вып. 3. Петроград, 1921. С. 27–28.
- 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. Графическая модель лесорастительных зон и биомов Северной Евразии на базе данных по климату // *Ботан. исслед. в Сибири*. Вып. 2. Красноярск, 1994. С. 61–72.
- Назимова Д. И. Климатическая ординация лесных экосистем как основа их классификации // *Лесоведение*. 1995. № 4. С. 63–73.
- Назимова Д. И. Секторно-зональные закономерности структуры лесного покрова (на примере гор южной Сибири и бореальной Евразии): дис. в форме науч. докл. ... д-ра биол. наук: 03.00.16. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 1998. 50 с.
- Поликарпов Н. П., Чебакова Н. М. Оценка биологической продуктивности лесообразующих пород на экологической основе // *Формирование молодняков хвойных пород*. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1982. С. 25–54.
- Рябчиков А. М. Гидротермические условия и продуктивность фитомассы в основных ландшафтных зонах // *Вестн. МГУ. Сер. V. Геогр.* 1968. № 5. С. 41–48.
- 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. Моделирование территориального распределения первичной продукции лесов: по географическим координатам или климатическим факторам? // *Эко-Потенциал*. 2014. № 1 (5). С. 128–138. <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3185>
- Усольцев В. А. Биологическая продуктивность лесообразующих пород в климатических градиентах Евразии (к менеджменту биосферных функций лесов). Екатеринбург: Уральск. гос. лесотехн. ун-т, 2016. 384 с. <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/5634>
- Уткин А. И. Углеродный цикл и лесоводство // *Лесоведение*. 1995. № 5. С. 3–20.
- Хромов С. П. К вопросу о континентальности климата // *Изв. ВГО*. 1957. Т. 89. № 3. С. 221–225.
- Черепнин В. Л. Зависимость продуктивности растительности от климатических факторов // *Ботан. журн.* 1968. Т. 53. № 7. С. 881–890.
- Четыркин Е. М., Калихман И. Л. Вероятность и статистика. М.: Финансы и статистика, 1982. 319 с.
- Швиденко А. З., Щепашенко Д. Г., Ваганов Е. А., Нильсон С. Чистая первичная продукция лесных экосистем России: новая оценка // *ДАН*. 2008. Т. 421. № 6. С. 822–825.
- 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.
- Bray J. R. Root production and the estimation of net productivity // *Can. J. Bot.* 1963. V. 41. P. 65–72.
- Dansereau P. M. Biogeography: an ecological perspective. N. Y.: Ronald Press Co., 1957. 394 p.
- Ebermayer E. Die gesammte Lehre der Waldstreu mit Rücksicht auf die chemische Statik des Waldbaues (Resultate der forstlichen Versuchsstationen Bayerns). Berlin: Springer, 1876. 416 S.
- Fang J., Chen A., Peng C., Zhao S., Ci L. Changes in forest biomass carbon storage in China between 1949 and 1998 // *Science*. 2001. V. 292. Iss. 5525. P. 2320–2322.
- Hou L., Xi W., Zhang S. Effect of understory on a natural secondary forest ecosystem carbon budget // *Rus. J. Ecol.* 2015. V. 46. N. 1. P. 51–58.
- Humboldt A., Bonpland A. Ideen zu einer Geographie der Pflanzen: nebst einem Naturgemälde der Tropenländer: auf Beobachtungen und Messungen gegründet, welche vom 10ten Grade nördlicher bis zum 10ten Grade südlicher Breite, in den Jahren 1799, 1800, 1801, 1802 und 1803 angestellt worden sind. Tübingen, Bey F. G. Cotta: Paris, Bey F. Schoell.
- 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.
- Keeling H. C., Phillips O. L. The global relationship between forest productivity and biomass // *Glob. Ecol. Biogeogr.* 2007. V. 16. P. 618–631.
- Lomolino M. V., Riddle B. R., Brown J. H. Biogeography. 3rd ed. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Ass. Inc., 2006. 846 p.
- Luyssaert S., Inglis I., Jung M., Richardson A. D., Reichstein M., Papale D., Piao S. L., Shulze E. D., Wingate L., Matteucci G., Aragao L., Aubinet M., Beer C., Bernhofer C., Black K. G., Bonal D., Bonnefond J. M., Chambers J., Ciais P., Cook B., Davis K. J., Dolman A. J., Gielen B., Goulson M., Grace J., Granier A., Grelle A., Griffis T., Grunwald T., Guidolotti G., Hanson P. J., Harding R., Hollinger D. Y., Hutry L. R., Kolari P., Kruijt B., Kutsch W., Lagergren F., Laurila T., Law B. E., Le Maire G., Lindroth A., Loustau D., Malhi Y., Mateus J., Migliavacca M., Misson L., Montagnani L., Moncrieff J., Moors E., Munger J. W., Nikinmaa E., Ollinger S. V., Pita G., Rebmann C., Rouspard O., Saigusa N., Sanz M. J., Seufert G., Sierra C., Smith M. L., Tang J., Valentini R., Vesala T., Janssens I. A. CO₂ balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database // *Glob. Change Biol.* 2007. V. 13. N. 12. P. 2509–2537.
- Tuhkanen S. A circumboreal system of climatic-phytogeographical regions // *Acta Bot. Fenn.* 1984. V. 127. P. 1–50.
- Usoltsev V. A. Forest biomass and primary production database for Eurasia. CD-version. The second ed., enlarged and re-harmonized. Yekaterinburg: Ural St. For. Eng. Univ., 2013. <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3059>

NET PRIMARY PRODUCTION OF FOREST-FORMING SPECIES IN CLIMATIC GRADIENTS OF EURASIA

V. A. Usoltsev^{1, 2}, K. V. Kolchin², V. P. Chasovskikh²

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

² Ural State Forest Engineering University
Sibirskii trakt, 37, Yekaterinburg, 620100 Russian Federation

E-mail: Usoltsev50@mail.ru, kirill_-92@mail.ru, u2007u@ya.ru

When using biomass and net primary production (NPP) databases compiled by the authors for 6 forest-forming species in a number of 6694 and 2192 sample plots correspondingly, a system of regression models of their NPP is designed and some species-specific regularities of NPP distribution in two climatic gradients (natural zonality and climate continentality) are stated. It is found that according to a zonal gradient, aboveground and total NPP in 2-needled pine and spruce-fir forests are monotonically increasing in the direction from the northern to the southern tip of the continent, while larch and birch have the maximum in the southern moderate, and aspen and poplar – in the northern moderate zone, but oak forests do not show any significant pattern. Within a single zonal belt, the aboveground and total NPP of coniferous and deciduous are monotonically decreasing in direction from the Atlantic and Pacific coasts to the continentality pole in Yakutia. The understory NPP of all the species, except oak, monotonically increase towards the subequatorial zone. For oak forests, any clear regularity is not revealed. Within a single zonal belt, when approaching continentality pole, *Pinus* and *Quercus* NPP monotonically decreases and in other species, increases. Species-specific patterns in changing the relative indices of NPP (forest stand underground NPP to aboveground one and forest understory NPP to total forest stand one) in gradients of the natural zonality and climate continentality are established.

Keywords: *phytomass, net primary production, natural zoning, climate continentality.*

How to cite: Usoltsev V. A., Kolchin K. V., Chasovskikh V. P. Net primary production of forest-forming species in climatic gradients of Eurasia // *Sibirskij Lesnoj Zurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2018. N. 2. P. 28–37 (in Russian with English abstract).