

## ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 574.45

### УДЕЛЬНАЯ ЧИСТАЯ ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ПОРОД ЕВРАЗИИ В ТРАНСКОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ГРАДИЕНТАХ: МЕТОДЫ И НЕОПРЕДЕЛЕННОСТИ

В. А. Усольцев<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Ботанический сад УрО РАН  
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202а

<sup>2</sup> Уральский государственный лесотехнический университет  
620100, Екатеринбург, Сибирский тракт, 37

E-mail: Usoltsev50@mail.ru

Поступила в редакцию 13.08.2015 г.

Статья посвящена новому аспекту в изучении биологической продуктивности лесных экосистем на географической основе, опосредованной климатическими параметрами. Впервые на большом фактическом материале показаны особенности изменения удельной чистой первичной продукции (УдЧПП) лесобразующих пород Евразии в трансконтинентальных градиентах. УдЧПП представляет отношение чистой первичной продукции (ЧПП) к фитомассе и выражается в относительных единицах или процентах (по аналогии с процентом текущего прироста стволовой древесины в традиционной лесной таксации). Сформирована база данных о фитомассе и ЧПП лесных экосистем (т/га) в количестве 920 определений для двухвойных сосен (подрод *Pinus*), 116 – для лиственниц (*Larix* Mill.), 480 – для елово-пихтарников (*Picea* Dietr. и *Abies* Mill.) и 230 определений для березняков (*Betula* L.) на территории от Великобритании до юга Китая. При помощи аппарата многофакторного регрессионного анализа установлены статистически значимые изменения УдЧПП над-, подземной и нижнего яруса в двух трансконтинентальных градиентах: по зональным поясам и континентальности климата. Показана возрастная динамика показателей УдЧПП древесных пород, имеющая общую закономерность снижения с возрастом древостоя, но разные количественные параметры. Закономерности изменения УдЧПП по зональным поясам и в связи с индексом континентальности климата статистически значимы, однако между древесными породами обнаружены существенные расхождения, объяснить которые пока не представляется возможным. Поскольку УдЧПП означает «скорость превращения органического вещества», или интенсивность круговорота веществ, то вместо наличного запаса фитомассы, входящего в сформированную базу данных, в формулу УдЧПП нужно, по-видимому, включать производительность фитомассы, т. е. наличную фитомассу плюс весь ее отпад и опад на тот или иной момент времени. Однако информация о пуле детрита пока имеется на уровне экспертных оценок.

**Ключевые слова:** подрод *Pinus*, *Larix* Mill., *Picea* Dietr., *Abies* Mill., *Betula* L., фитомасса, чистая первичная продукция, удельная чистая первичная продукция, природная зональность, континентальность климата.

DOI: 10.15372/SJFS20160401

Оценка биологической продуктивности лесов представляет одну из наиболее приоритетных задач лесной экологии. Если результаты исследований структуры и географии фитомассы и чистой первичной продукции (ЧПП) лесных насаждений представлены в весьма обширной литературе, то удельная чистая первичная про-

дукция (УдЧПП), как отношение ЧПП к величине фитомассы, выражаемое в долях или в процентах (Базилевич и др., 1986; Базилевич, Титлянова, 2008; Гульбе и др., 2010), стала исследоваться лишь в последние годы. При этом выявляются многочисленные неопределенности (Усольцев, 2014). В настоящем исследовании

предпринята попытка анализа УдЧПП наиболее распространенных древесных пород Евразии в двух трансконтинентальных климатически обусловленных градиентах – природной зональности и континентальности климата.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Согласно методическим указаниям к Международной биологической программе (Программа-минимум..., 1967), рекомендуется закладывать пробные площади в типичных «фоновых» местообитаниях, репрезентативных по отношению к данному типу растительных сообществ. Если считать репрезентативными пробные площади, на которых определяли их биологическую продуктивность, то на основе опубликованных результатов ее оценки можно сделать предварительный анализ географических градиентов биологической продуктивности лесов.

На начальном этапе географически ориентированных исследований УдЧПП регрессионные модели для ее исходных составляющих (фитомассы и ЧПП лесообразующих пород Евразии) рассчитывали отдельно по соответствующим исходным массивам фактических данных, при этом первые по объему обычно в несколько раз превышали вторые, включающие показатели не только ЧПП, но и фитомассы, полученные одновременно на одной и той же пробной площади (Усольцев и др., 2014, 2015а, б; Usoltsev et al., 2014, 2015). При расчете моделей использовали рекурсивный принцип: уравнения для фитомассы строили по большему (более репрезентативному) массиву и табулировали их по задаваемым (возраст) и расчетным (густота, запас и др.) показателям, а уравнения для ЧПП рассчитывали по меньшему (менее репрезентативному) массиву и в них кроме упомянутых независимых переменных включали показатели фитомассы, поэтому соответствующие модели имели разную степень репрезентативности. Но когда результаты расчета ЧПП по уравнениям накладывали на результаты расчета фитомассы по соответствующим уравнениям с использованием рекурсивного принципа, мы тем самым поднимали репрезентативность полученных значений ЧПП до уровня репрезентативности расчетных значений фитомассы.

По изложенному алгоритму выполнена оценка годичного депонирования углерода лесами Уральского региона на лесопокрытой площади 130 млн га (Усольцев, 2007). Иной метод исполь-

зовали А. З. Швиденко с соавторами (2007): они оценивали ЧПП (и депонируемый углерод) как производную от полной производительности фитомассы (включая отпад и опад) по соответствующим таксационным нормативам. Оценку фотосинтетического стока углерода по методу хлорофиллового индекса выполнили П. Ю. Воронин с соавторами (2004). Поскольку расхождения результатов, полученных по трем альтернативным алгоритмам, находились в пределах 8 %, можно считать, что каждый из них адекватен и дает воспроизводимые результаты.

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

В данной работе предпринята попытка проанализировать географические аспекты УдЧПП названных древесных пород с использованием алгоритма, унифицированного для разных древесных пород, т. е. по материалам только тех пробных площадей, на которых определены как фитомасса, так и ЧПП, позиционированные в трансконтинентальных градиентах по одним и тем же картам-схемам (Хромов, 1957; Алисов,

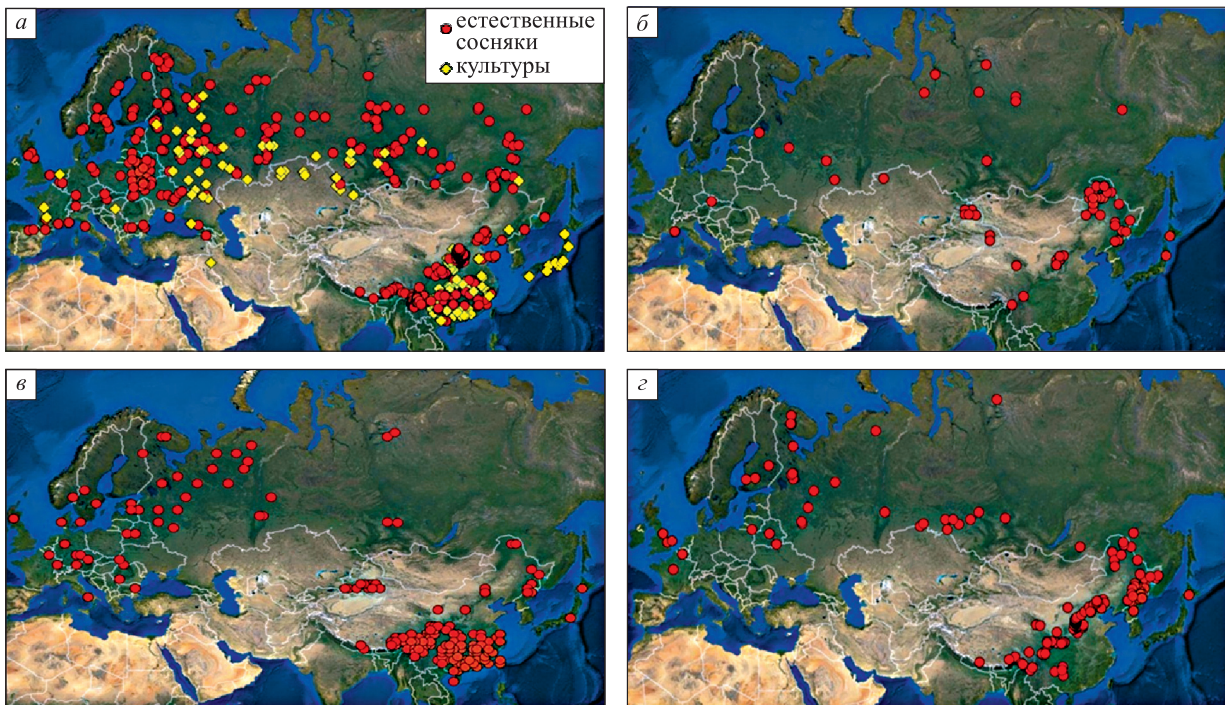


Рис. 1. Распределение экспериментальных данных о фитомассе и ЧПП лесобразующих пород на территории Евразии: а – сосняки подрода *Pinus*; б – лиственничники; в – елово-пихтовые насаждения; з – березняки.

Полтараус, 1974). В основу исследования положен метод регрессионных оценочных моделей УдЧПП по укрупненным показателям фитомассы: надземной (листва, ветви и стволы), подземной и нижнего яруса, включающего живой напочвенный покров, подлесок и подрост.

Для анализа географии биологической продуктивности лесобразующих пород Евразии использованы следующие данные (Usoltsev, 2013): для двухвойных сосен (подрод *Pinus*) 920 определений на пробных площадях, в том числе 690 (75 %) в естественных насаждениях и 230 (25 %) в культурах; для лиственниц (*Larix Mill.*) 116, для елово-пихтовых насаждений (*Picea Dietr.* и *Abies Mill.*) 480 и для березняков (*Betula L.*) 230 определений. Положение пробных площадей на физической карте Евразии показывает, что фактически ими охвачена вся покрытая лесом территория Евразии в пределах ареалов древесных пород (рис. 1).

С целью выявления географических закономерностей в изменении биопродуктивности лесобразующих пород на территории Евразии каждая пробная площадь, на которой выполнено определение их ЧПП и фитомассы, позиционирована по зональным поясам (от 1 до 5) на карте-схеме Евразии (рис. 2) и соотнесена с индексом континентальности на карте-схеме изоконт С. П. Хромова (рис. 3).

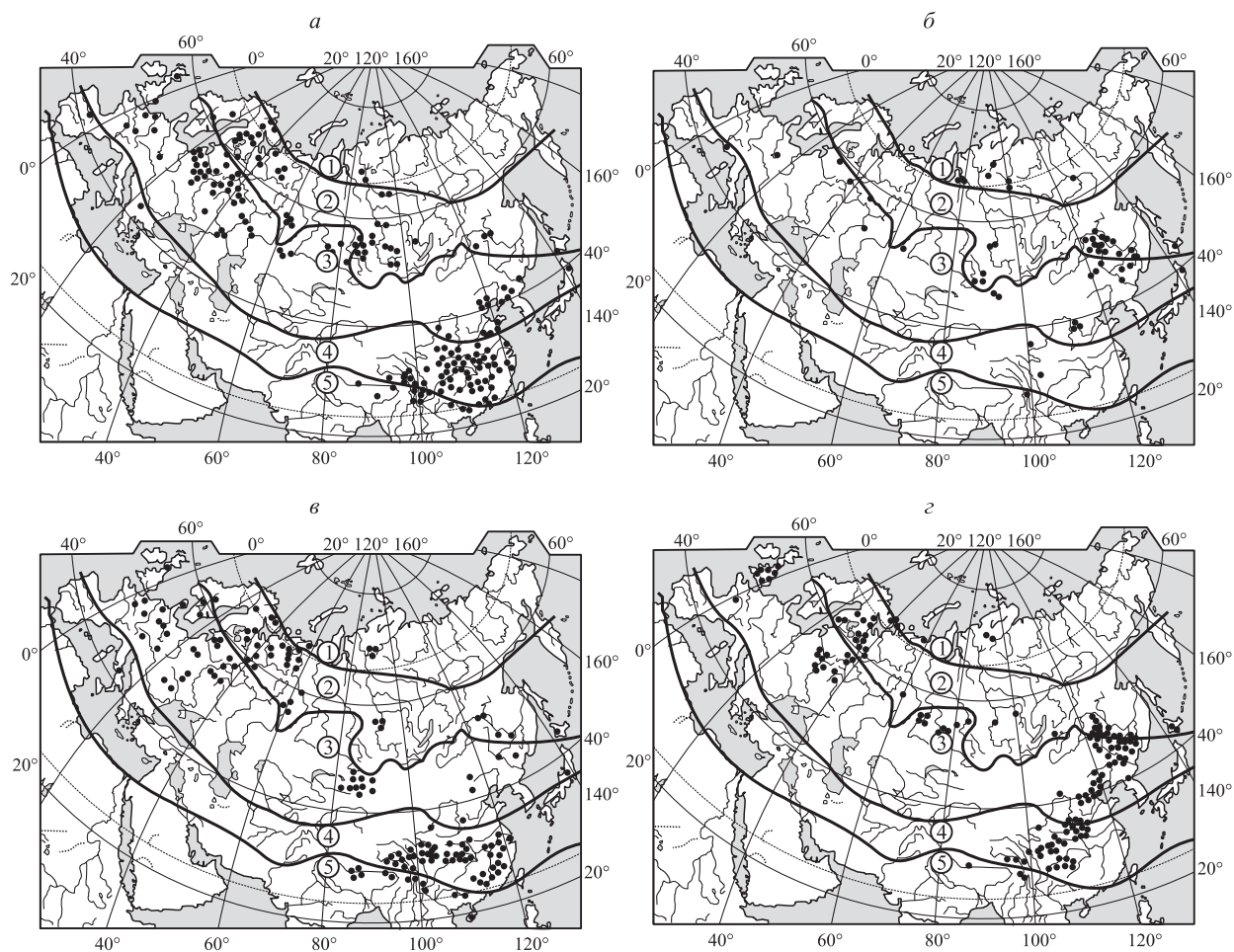
## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исходные положения моделирования и полученные в результате регрессионного анализа соотношения должны иметь эколого-географическое толкование. Биологическая продуктивность лесов определяется климатическими факторами, но лишь в первом приближении, поскольку есть еще онтогенетический, ценогический, эдафический и другие уровни ее изменчивости. Поэтому в регрессионные уравнения в качестве «объясняющих изменчивость» независимых переменных наряду с климатическими параметрами включены возраст и запас древостоя. Последний является интегральным показателем, учитывающим ценогические и эдафические особенности лесных экосистем в том или ином экорегионе.

Выполнен многофакторный регрессионный анализ географической ординации запаса стволовой древесины и УдЧПП лесных экосистем согласно рекурсивной системе уравнений (стрелкой показана последовательность расчетов):

$$M = f(A, Zon, IC) \rightarrow RZi = f(A, M, Zon, IC), \quad (1)$$

где  $A$  – возраст древостоев, лет;  $M$  – запас древесины,  $m^3/га$ ;  $RZi$  – УдЧПП  $i$ -й фракции ( $RZa$ ,  $RZr$  и  $RZu$  – над-, подземной и нижнего яруса



**Рис. 2.** Распределение пробных площадей, на которых определены фитомасса и ЧПП лесообразующих пород на территории Евразии, по зональным поясам: 1 – субарктический; 2 – северный умеренный; 3 – южный умеренный; 4 – субтропический; 5 – субэкваториальный (Базилевич, Родин, 1967; Алисов, Полтараус, 1974). Обозначения древесных пород такие же, как на рис. 1.

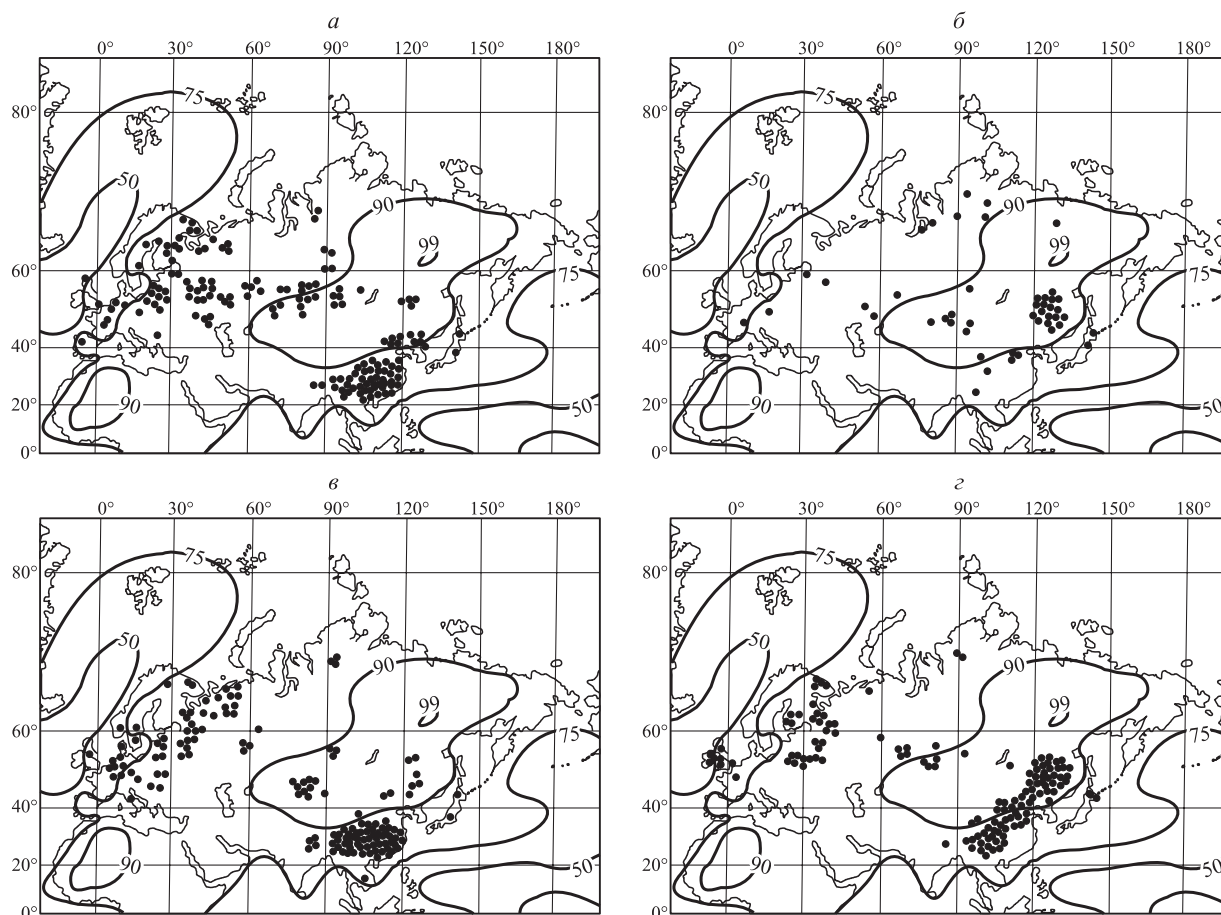
соответственно), %; *Zon* – порядковый номер зонального пояса (см. рис. 2); *IC* – индекс континентальности климата, % (см. рис. 3). Естественные сосняки и культуры анализируются совместно в предположении, что при одном и том же возрасте различие их морфоструктуры и продукционных показателей учитывается разной плотностью и разным запасом стволовой древесины.

Расчет регрессионных коэффициентов «цепочки» уравнений (1) выполнен в следующей последовательности: вначале рассчитывается уравнение для *M* в системе (1) с использованием независимых переменных *A*, *Zon* и *IC*, затем уравнения для УдЧПП фитомассы *RZi* той же системы (1) с использованием тех же независимых переменных *A*, *Zon* и *IC*, а также переменной *M*, статус которой изменился: ранее зависимая переменная на данном этапе стала независимой (по рекурсивному принципу).

В результате получены характеристики уравнений (1), приведенные в табл. 1, где  $R^2$  – коэффициент детерминации и *SE* – стандартная ошибка уравнения.

В уравнениях, приведенных в табл. 1, за редким исключением, все регрессионные коэффициенты при независимых переменных значимы на уровне  $P_{95}$ , что свидетельствует об их адекватности и воспроизводимости результата.

Путем последовательного табулирования уравнений (1), приведенных в табл. 1, получены возрастные тренды искомых величин для каждого зонального пояса и в зональных поясах – для индексов континентальности климата в пределах от 55 до 95 %. Окончательные результаты, полученные в виде таблицы возрастных трендов изменения УдЧПП по зональным поясам и в пределах каждого – в связи с задаваемыми значениями индекса континентальности, здесь не приводятся из-за слишком большого объема.



**Рис. 3.** Карта-схема изолиний континентальности климата Евразии по С. П. Хромову (1957) с указанием положения пробных площадей, на которых выполнено определение фитомассы и ЧПП лесобразующих пород. Обозначения древесных пород такие же, как на рис. 1.

Из упомянутых таблиц для третьего зонального пояса и индекса континентальности, равного 75 %, взяты и представлены в виде графиков возрастные тренды запасов стволовой древесины (рис. 4, а) и УдЧПП над-, подземной и нижнего яруса (рис. 4, б, в, г).

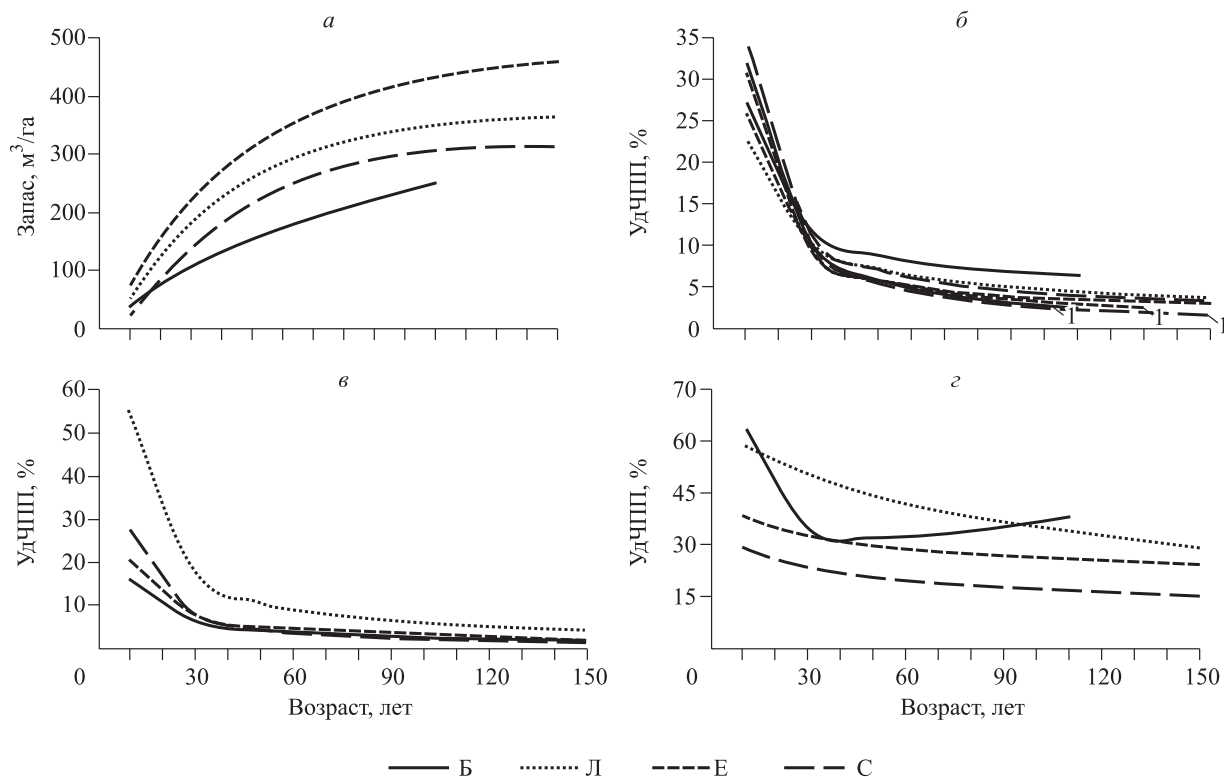
Наибольшими запасами отличаются елово-пихтарники, далее в порядке убывания следуют лиственничники, сосняки и березняки. Показатели надземной УдЧПП на графиках, построенных по нашим материалам и по данным Я. И. Гульбе с соавторами (2010), не различаются. УдЧПП корней наибольшая в лиственничниках, а по остальным породам в возрастном диапазоне от 30 до 150 лет все тренды сливаются в один общий. УдЧПП нижнего яруса монотонно снижается с возрастом древостоя, при этом наибольшими величинами характеризуются лиственничники, за ними в порядке убывания следуют елово-пихтарники и сосняки. Специфичный тренд УдЧПП наблюдается в березняках (рис. 4, г).

Далее из расчетных возрастных трендов первого звена рекурсивной системы уравнений (1) взяты значения запаса стволовой древесины в возрасте 100 лет для хвойных и 50 лет – для березняков и построены графики его зависимости от порядкового номера зонального пояса при индексе континентальности климата территории, равном 75 %, и от индекса континентальности климата в третьем зональном поясе (рис. 5, а, б).

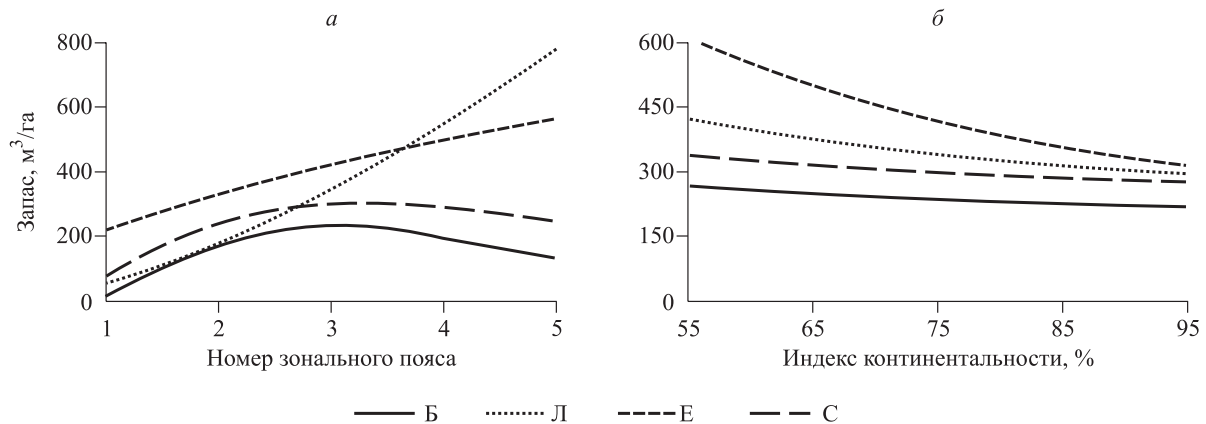
По мере возрастания континентальности климата в пределах южного умеренного зонального пояса происходит снижение расчетных величин запаса древостоев всех пород, наиболее интенсивное в ельниках и незначительное – в сосняках и березняках. По зональному градиенту наблюдается монотонное нарастание запасов в лиственничниках и елово-пихтарниках и изменение по колоколообразной кривой в сосняках и березняках с максимумом в умеренном зональном поясе. Снижение древесных запасов в субтропическом и суббореальном поясах, воз-

**Таблица 1.** Характеристика уравнений (1)

Зависимые переменные	Константы и независимые переменные уравнений (1)							$R^2$	SE
	$a_0$	$a_1$ (ln A)	$a_2$ (ln A) <sup>2</sup>	$a_3$ (ln M)	$a_4$ (ln Zon)	$a_5$ (ln Zon) <sup>2</sup>	$a_6$ (ln IC)		
Сосна, подрод <i>Pinus</i>									
ln (M)	-2.7067	3.5449	-0.3609	–	2.2958	-0.9923	-0.3652	0.547	0.62
ln (RZa)	10.399	-0.5633	–	-0.3203	0.4375	–	-1.1560	0.748	0.34
ln (RZr)	8.5800	-0.9374	–	-0.1444	1.1613	-0.4903	-0.7641	0.762	0.36
ln (RZu)	-14.946	-0.2203	–	–	0.5529	–	4.2177	0.409	0.41
Лиственница									
ln (M)	0.4181	2.5984	-0.2573	–	1.6134	–	-0.6623	0.552	0.51
ln (RZa)	5.0903	-0.5141	–	-0.1985	–	–	–	0.750	0.29
ln (RZr)	28.906	-0.6806	–	-0.3333	-0.5149	–	-4.9679	0.525	0.66
ln (RZu)	11.061	-0.4901	–	0.3341	–	–	-1.6670	0.207	0.91
Ель и пихта									
ln (M)	5.2605	2.0501	-0.1905	–	0.5717	–	-1.2160	0.474	0.43
ln (RZa)	4.3521	-1.6131	0.1220	-0.1923	0.0530	–	0.6748	0.880	0.22
ln (RZr)	10.706	-0.7209	–	-0.1927	0.6481	-0.3419	-1.2683	0.806	0.37
ln (RZu)	0.2172	-0.1902	–	0.0344	0.3051	–	0.7832	0.560	0.19
Береза									
ln (M)	-0.4786	1.6623	-0.1230	–	4.5795	-2.1127	-0.3649	0.651	0.44
ln (RZa)	2.8881	-1.2637	0.1111	-0.1368	0.2305	–	0.6887	0.783	0.22
ln (RZr)	2.2616	-0.7149	–	-0.0473	0.7502	-0.3037	0.4283	0.849	0.15
ln (RZu)	1.8521	-2.3154	0.2865	0.1143	1.0846	-0.3913	1.1568	0.425	0.27



**Рис. 4.** Возрастная динамика расчетных значений запаса стволовой древесины (а) и УдЧПП надземной (б), подземной (в) и нижнего яруса (з). Обозначения древесных пород здесь и далее: С – сосна, Л – лиственница, Е – ель и пихта, Б – береза. Цифрой 1 отмечены графики возрастной динамики надземной УдЧПП сосняков, ельников и березняков, построенные по данным таблицы Я. И. Гульбе с соавторами (2010).



**Рис. 5.** Связь расчетных значений запаса древесины в возрасте 100 лет для хвойных и 50 лет для березняков с зональной принадлежностью при индексе континентальности 75 % (а) и с индексом континентальности в третьем зональном поясе (б).

можно, обусловлено вертикальной зональностью: древостои здесь поднимаются в горы до 2–3 тыс. м над ур. м.

По аналогии с запасами из расчетных возрастных трендов второго звена рекурсивной системы (1) взяты значения УдЧПП фракций фитомассы в возрасте 100 лет для хвойных и 50 лет – для березняков и построены соответствующие графики (рис. 6).

Если в градиенте континентальности запасы древостоев снижаются у всех пород, то надземная УдЧПП лиственничников, березняков и елово-пихтарников возрастает, а сосняков – снижается. Противоположные тренды надземной УдЧПП наблюдаются в зональном градиенте: снижение в лиственничниках и елово-пихтарниках и после незначительного снижения с 1-го по 2-й поясы резкое увеличение в направлении к 5-му поясу.

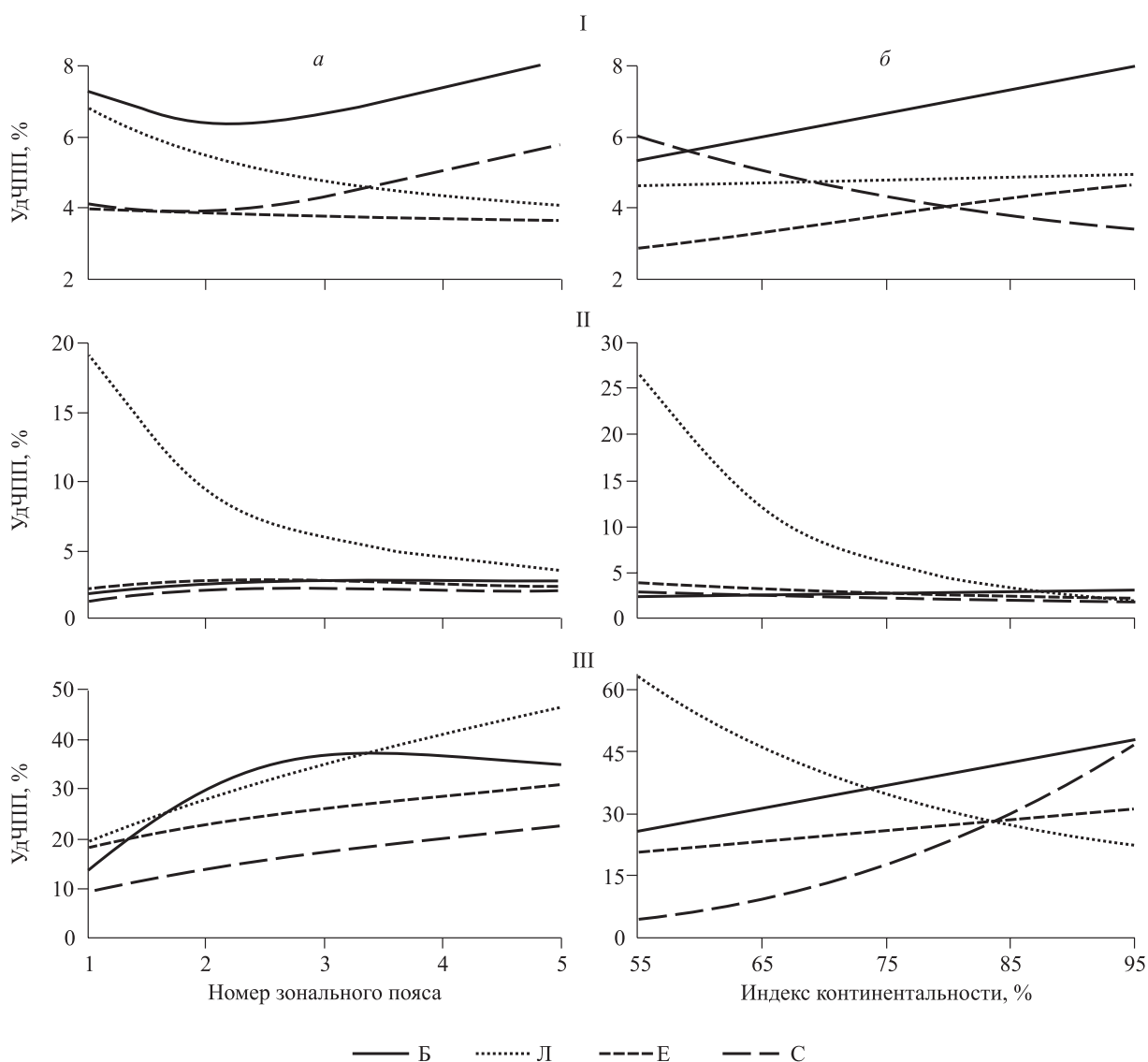
Изменение УдЧПП корней в сосняках, елово-пихтарниках и березняках в обоих градиентах незначительное и варьирует в пределах 2–4 %, но в лиственничниках происходит резкое снижение названного показателя как в направлении от 1-го к 5-му зональному поясу, так и по мере увеличения континентальности климата.

Расчетные значения УдЧПП нижнего яруса в направлении от 1-го к 5-му зональному поясу в основном возрастают в насаждениях всех пород, но в градиенте континентальности наблюдаются возрастающие тренды в сосняках, елово-пихтарниках и березняках и убывающие – в лиственничниках.

Таким образом, мы сталкиваемся с существенной неопределенностью при интерпретации динамики УдЧПП разных древесных пород в трансконтинентальных градиентах. Показатель

УдЧПП представляет *важную характеристику функционирования лесных экосистем как количественное выражение скорости обновления органического вещества фитомассы* (Базилевич и др., 1986). УдЧПП показывает *удельную скорость процесса: как быстро «работает» или «превращается» 1 г вещества* (Keeling, Phillips, 2007; Базилевич, Титлянова, 2008). Но может ли идти названный процесс у разных древесных пород в противоположных направлениях по одному и тому же климатическому градиенту? Частично эту неопределенность можно объяснить тем, что анализировали, во-первых, не только чистые, но и смешанные древостои с различным участием пород и, во-вторых, разные экорегионы были представлены разными родами (например, пихта сибирская *Abies sibirica* Ledeb. и пихта китайская *Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.) или разными видами в пределах рода (например, ель европейская в Германии и ель Вильсона в лесах Китая). Совместный географический анализ разных древесных пород вызван невозможностью их расчленения по экорегионам (например, при совместном произрастании ели и пихты в бореальной зоне), а также невозможностью произрастания одной и той же древесной породы на территории всей Евразии (например, пихт европейской, сибирской, китайской), в результате чего ареалы той или иной древесной породы приурочены к определенным экорегионам. Последнее явление в хронологии растений (Толмачев, 1962) называется замещением видов: *викарирующие (замещающие) виды* возникают в случаях давнего разобщения когда-то сплошного ареала.

Действительно ли УдЧПП означает «скорость превращения органического вещества»,



**Рис. 6.** Связь расчетных значений УдЧПП надземной фитомассы (I), корней (II) и нижнего яруса (III) в возрасте насаждений 100 лет для хвойных и 50 лет для березняков с зональной принадлежностью при индексе континентальности 75 % (а) и с индексом континентальности в третьем зональном поясе (б).

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

Действительно, если потенциальная (предельная) ЧПП и производительность фитомассы (сумма наличной фитомассы и ее отмершей ча-

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

Теоретически в условиях климаксовой экосистемы скорости продуцирования (УдЧПП) и разложения накопленных детритов (Мухин, 1987; Титлянова, Тесаржова, 1991; Германова,



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

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

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

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, на основе сформированной базы данных ЧПП и фитомассы лесообразующих пород Евразии на территории от Великобритании до Японии и юга Китая установлены статистически значимые трансконтинентальные изменения УдЧПП над-, подземной и нижнего яруса. Однако между древесными породами обнаружены существенные расхождения в полученных закономерностях, которым пока нет возможности дать приемлемое объяснение.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алисов Б. П., Полтараус Б. В. Климатология. М.: Изд-во МГУ, 1974. 300 с.
- Анучин Н. П. Лесная таксация. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1952. 532 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.
- Бобкова К. С., Тужилкина В. В., Кузин С. Н. Углеродный цикл в еловых экосистемах северной тайги // Экология. 2006. № 1. С. 23–31.
- Борисов А. А. Климаты СССР. М.: Просвещение, 1967. 296 с.
- Ведрова Э. Ф. Деструкционные процессы в углеродном цикле лесных экосистем Енисейского меридиана: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2005. 60 с.
- Воронин П. Ю., Коновалов П. В., Блондинский В. К., Кайбияйнен Л. К. Хлорофилльный индекс и фотосинтетический сток углерода в лесах Северной Евразии // Физиол. раст. 2004. № 51. С. 390–395.
- Германова Н. И. Разложение опада как показатель интенсивности круговорота элементов в лесных насаждениях Южной Карелии // Лесоведение. 2000. № 3. С. 30–35.
- Гульбе Я. И., Гульбе Т. А., Гульбе А. Я., Ермолова Л. С. Удельная продуктивность фитомассы древостоев основных лесообразующих пород // Лесные экосистемы в условиях изменения климата: биологическая продуктивность, мониторинг и адаптационные технологии: материалы Междунар. конф. Йошкар-Ола: МарГТУ, 2010. С. 197–200.
- Мухин В. А. Скорость биодеструкции древесины в северных районах Западно-Сибирской равнины // Третья Всесоюз. конф. по биоповреждениям. Донецк, 19–21 окт., 1987. Тез. докл. Ч. 1. М., 1987. С. 35–36.
- Норицина Ю. В. Биологическая продуктивность березы в связи с происхождением и географией насаждений: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.02. Екатеринбург: УГЛТУ, 2009. 23 с.
- Полозова Л. Г. О характеристике континентальности климата // Изв. Всесоюз. геогр. об-ва. 1954. Т. 86. № 5. С. 412–422.

- Пристова Т. А. Круговорот веществ во вторичном лиственно-хвойном насаждении средней тайги // Науч. докл. Ин-та биол. Коми науч. центра УрО РАН. Сыктывкар, 2006. Вып. 489. С. 1–20.
- Программа-минимум по определению первичной биологической продуктивности наземных растительных сообществ (проект) // Раст. рес. 1967. Т. 3. Вып. 4. С. 612–620.
- Сафонов М. А. Скорость микогенной деструкции древесины в лесах Южного Приуралья // Вестн. Оренбургск. гос. ун-та. Т. 2. Естествен. и техн. науки. 2006. № 2. С. 18–21.
- Тарасов М. Е. Методические подходы к определению скорости разложения древесного детрита // Лесоведение. 2002. № 5. С. 32–38.
- Титлянова А. А., Тесаржова М. Режимы биологического круговорота. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1991. 150 с.
- Толмачев А. И. Основы учения об ареалах: введение в хорологию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1962. 100 с.
- 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 удельной первичной продукции фитомассы лесов и неопределенности ее оценки и интерпретации // Эко-Потенциал. 2014. № 1(5). С. 139–163. <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3186>
- Усольцев В. А., Гаврилин Д. С., Часовских В. П., Борников А. В., Норицина Ю. В. География фитомассы, чистой первичной и удельной чистой первичной продукции лиственничников в пределах Евразии // Сиб. лесн. журн. 2014. № 3. С. 76–90.
- Усольцев В. А., Часовских В. П., Норицина Ю. В. Географические градиенты чистой первичной продукции березовых лесов Евразии // Экология. 2015а. № 3. С. 1–9. DOI: 10.7868/S0367059715030129
- Усольцев В. А., Субботин К. С., Часовских В. П. Изменение удельной первичной продукции основных насаждений по трансконтинентальным климатическим градиентам Евразии // Эко-Потенциал. 2015б. № 3 (11). С. 24–31.
- Хромов С. П. К вопросу о континентальности климата // Изв. Всесоюз. геогр. об-ва. 1957. № 3. С. 221–225.
- Швиденко А. З., Щепаченко Д. Г., Нильссон С. Материалы к познанию современной продуктивности лесов России // Базовые проблемы перехода к устойчивому управлению лесами России – учет лесов и организация лесного хозяйства: мат-лы Междунар. семинара. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2007. С. 5–37.
- 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. [http://www.academia.edu/244228/The\\_global\\_distribution\\_of\\_net\\_primary\\_production\\_resolving\\_the\\_paradox](http://www.academia.edu/244228/The_global_distribution_of_net_primary_production_resolving_the_paradox)
- Keeling H. C., Phillips O. L. The global relationship between forest productivity and biomass // Global Ecol. Biogeogr. 2007. V. 16. P. 618–631.
- Lieth H. Modeling the primary productivity of the world // Int. Sect. Ecol. Bull. 1974. V. 4. P. 11–20.
- Luyssaert S., Inglis I., Jung M. et al. CO<sub>2</sub> balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database // Global Change Biol. 2007. V. 13. P. 2509–2537. DOI: 10.1111/j.1365–2486.2007.01439.x
- Tuhkanen S. A circumboreal system of climatic-phytogeographical regions // Acta Bot. Fenn. 1984. V. 127. P. 1–50.
- Usoltsev V. A. Some methodological and conceptual uncertainties in estimating the income component of the forest carbon cycle // Rus. J. Ecol. 2007. V. 38. N. 1. P. 1–10.
- Usoltsev V. A. Forest biomass and primary production database for Eurasia. CD-version. The second edition, enlarged and re-harmonized. Yekaterinburg: Ural St. For. Eng. Univ., 2013. <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3059>
- Usoltsev V. A., Somogyi Z., Chasovskikh V. P., Noritsina Yu. V. Climatic Gradients of Biomass and Net Primary Production of Mixed *Picea–Abies* Forests in Eurasia // Environ. Nat. Resources Res. 2014. V. 4. N. 2. P. 102–114. <http://dx.doi.org/10.5539/enrr.v4n2p102>
- Usoltsev V. A., Chasovskikh V. P., Gavrilin D. S., Subbotin K. S. Foreste di produzione specifica primario larice dell'Eurasia: elementi di geografia (Specific net primary production of larch forests of Eurasia: Elements of geography) // Ital. Sci. Rev. 2015. N. 6 (27). P. 33–37. <http://www.ias-journal.org/archive/2015/june/Usoltsev.pdf>

## SPECIFIC NET PRIMARY PRODUCTION OF THE EURASIA FOREST-FORMING SPECIES IN TRANSCONTINENTAL GRADIENTS: METHODS AND UNCERTAINTIES

V. A. Usoltsev<sup>1,2</sup>

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

<sup>2</sup> Ural State Forest Engineering University  
Sibirskii trakt, 37, Yekaterinburg, 620100 Russian Federation

---

E-mail: Usoltsev50@mail.ru

The paper is devoted to a new aspect in the study of biological productivity of forest ecosystems on a geographical basis, expressed indirectly by climate parameters. Some features of change of specific net primary production (SNPP) of forest-forming species in Eurasia in the transcontinental gradients are shown for the first time using the voluminous factual material. SNPP represents the ratio of net primary production (NPP) to biomass and is expressed in relative units or percentage (by analogy with the percentage of the current stem volume increment that is used in traditional forest mensuration). An overview of methods and results of studying the percentage of the current stem volume increment and relationships between NPP and biomass involving into SNPP as the numerator and the denominator correspondingly is given. The database on biomass and NPP of forest ecosystems (t/ha) in a number of 920 definitions for 2-needled pines (subgenus *Pinus*), 116 – for larches (*Larix* Mill.), 480 – for spruce-fir forests (*Picea* Dietr., and *Abies* Mill.) and 230 definitions for birch forests (*Betula* L.) on the territory from Britain to South China is compiled. Using multiple regression analysis technique, the statistically significant changes in SNPP of aboveground, underground and understorey biomass according to two transcontinental gradients, namely by zonal belts and continentality of climate, are stated. The age dynamics of different species SNPP has a common pattern of decline with the age of a tree stand, but various quantitative parameters. Regularities of SNPP change according to zonal belts and in relation to the index of climate continentality are statistically significant, but substantial differences between woody species are found, to explain that is not possible yet. Because the term SNPP means «the rate of the transformation of organic substances» or, in other terms, the intensity of nutrient cycling, one apparently must include into the formula for SNPP the current biomass quantity plus all its litter, timber and root falls during the given time period, instead of biomass stock taken from the database formed. However, information on the forest detritus pool is on the level of expert evaluations yet.

**Keywords:** *subgenus Pinus, Larix Mill., Picea Dietr., Abies Mill., Betula L., biomass, net primary production, specific net primary production, natural zoning, climate continentality.*

**How to cite:** Usoltsev V. A. Specific net primary production of the Eurasia forest-forming species in transcontinental gradients: methods and uncertainties // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Siberian Journal of Forest Science). 2016. N. 4: 4–14 (in Russian with English abstract).