

ISSN 0367-0597

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЭКОЛОГИЯ

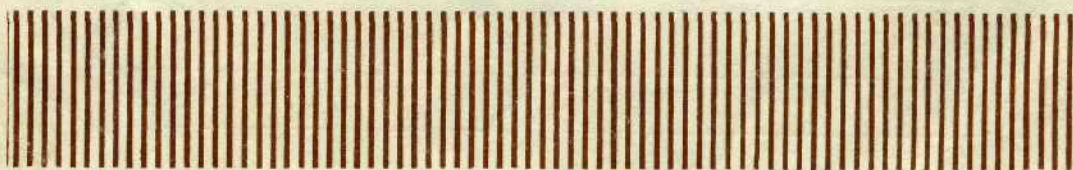
3

ш

МАЙ—ИЮНЬ

1982

Издательство «Наука»



- Генкель П. А. Физиология растений. М.: Просвещение, 1975, 236 с.
- Горшкова А. А. Биология степных пастбищных растений Забайкалья. М.: Наука, 1966, 271 с.
- Гусев Н. А. Некоторые методы исследования водного режима растений. Л.: Изд-во АН СССР, 1960, 60 с.
- Заир ометова Н. С. Жароустойчивость вводимых в культуру растений.— В кн.: Экологонбиологические основы создания искусственных пастбищ и сенокосов на альфах Ферганской долины. Ташкент: ФАН, Ш717, с. 98—111.
- Захарьянц И. Л., Наабер Л. Х., Фазылова С. и др. Газообмен и обмен веществ пустынных растений Кызылкума. Ташкент: ФАН, 1971, 262 с.
- Иванов Л. А., Силина А. А., Цельникер Ю. А. О методе быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях. — Бот. журнал, 1960, 35, № 2, с. 167-4184.
- Лавредко Е. М., Свешникова В. М. Об основных направлениях изучения экобиоморф в растительном покрове. — В кн.: Основные проблемы современной геоботаники. Л.: Наука, 1968, с. 10—15.
- Майсэров Д. А. Транспирация и водный баланс естественных и фитомелиорированных пастбищ подгорных равнин Кульджуктау Юго-Западного Кызылкума. Автореф. канд. двое. Ташкент, ТашГУ, 1972.
- Ничипоро'ВИ" А. А. О потере воды срезанными растениями в процессе завядания. — Журн. опытной агрономии Юго-Востока, Саратов, 1926, 3, вып. 1.
- Пленник Р. Я. Перспективы введения в культуру некоторых кормовых растений. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1963, 98 с.
- Рахимова Т. Сравнительно-экологическое исследование среднеазиатских видов элления. Ташкент: ФАН, 1975, 110 с.
- Сайдов Д. К., Хасанов О. Х., Верник Р. С. Теоретические основы создания высокопродуктивных пастбищно-сенокосных агрофитоценозов в горной полупустыне.— В кн.: Экспериментальная биогеоценология и агроценозы. Тезисы докл. М.: Наука, 1979, с. 105-166.
- Сайдов Д. К., Бутник А. А. Строение листьев и годичных побегов терескена. — В кн.: Морфологические особенности дикорастущих растений Узбекистана. Ташкент: ФАН, 1974, с. 94—101.
- Свешникова В. М. Водный режим растений и почвы высокогорных пустынь Памира.—Тр. Ботанического ин-та АН Тадж. ССР, 1962, т. 19, 247 с.
- Убайдуллаев У. У. Строение вегетативных органов эфемеров и эфемероидов.— В кн.: Биология и экология растений аридной зоны. Ташкент: ФАН, 1969, с. 34—94.
- Фазылова С. Фотосинтез некоторых полукустарников, кустарников и деревьев Южных Кызылкумов. Автореф. канд. дисс. Ташкент: АН УзССР, 1962.
- Шамсутдинов З. Ш. Создание долгодетных пастбищ, в аридной зоне Средней Азии. Ташкент: ФАН, 1975, 176 с.
- Эсанкулов С. Основные показатели водного режима растений в искусственных экосистемах.— В кн.: Искусственные экосистемы пастбищного назначения в Юго-Западном Кызылкуме. Ташкент: ФАН, 1978, с. 113—161.

УДК 58.08

МЕТОД РАСЧЕТА ИНДЕКСОВ ГОДИЧНОГО ПРИРОСТА ОБОБЩЕННОГО ДЕНДРОКЛИМАТОЛОГИЧЕСКОГО РЯДА

В. С. Мазена

Предложен и проанализирован новый метод расчета индексов обобщенного дендроклиматологического ряда. Метод основан на анализе гистограмм индексов прироста в каждом году и учете принципа лимитирующих факторов. Он позволяет получать более надежную климатическую информацию для районов, где проявляется действие общих лимитирующих факторов.

Одной из основных задач дендроклиматологии является реконструкция климатов прошлого. В связи с этим возникает проблема построения обобщенных дендроклиматологических рядов, которые более точно отражали бы изменение лимитирующих климатических факторов по экотопам или отдельным районам (Битвинская, 1974; Колин, 1970а, б; Шиятов, 1973; Douglass, 1919, 1928, 1936; Fritts, 1976; Schulman, 1956). Для получения надежных рядов необходимо представлять характер влияния отдельных климатических элементов, результат взаимодействия абиотических, внутривидовых и межвидовых биотических факторов, а также степень антропогенного влияния на интенсивность годичного роста древесины.

Обычно обобщенный ряд получают из нескольких модельных деревьев, произрастающих в определенном районе или экотопе. Чтобы расширить ряд во времени, используют ископаемую и археологическую древесину. В итоге каждый календарный год в обобщенном ряду представлен многими модельными деревьями. Так, например, дендрохронологические ряды, которые поступают в Международный дендрохронологический банк данных (International Tree-Ring Data Bank), должны быть представлены ее менее чем десятью деревьями, а прирост каждого модельного дерева замерен по двум радиусам.

Методически установилось оценивать индексы обобщенного ряда средним арифметическим индексов прироста отдельных датированных деревьев по каждому календарному году. Полученный таким образом ряд называют обобщенным дендрохронологическим рядом в пределах однородного по условиям экотопа или района.

Нам не известны дендрохронологические работы, обосновывающие эту процедуру. По-видимому, это сложилось исторически. Часто приводятся рассуждения о том, что среднее по большому количеству деревьев обеспечивает наилучшую оценку общего для всех деревьев фактора. Если древесные растения, произрастающие в пределах какого-либо района, по величине прироста сходно реагируют на изменение климатических факторов, то кажется естественным усреднить индексы модельных деревьев по каждому календарному году, чтобы уменьшить эффект неклиматических факторов. В большей мере это относится к районам крайних пределов произрастания древесной растительности, где лимитирующие рост факторы проявляют свое действие наиболее полно.

Проанализируем подробно такой метод расчета обобщенного ряда, учитывая некоторые свойства среднего арифметического. Прежде всего, среднее является оценкой математического ожидания функции распределения. Такая оценка наилучшим образом характеризует тенденцию выборки из генеральной совокупности с нормальным законом распределения (Крамер, 1975). Желая охарактеризовать тенденцию набора данных средним арифметическим, исследователь пользуется именно этим свойством. Однако при этом важно проверять предположения о независимости и нормальности. В противном случае оценка, полученная арифметическим усреднением, не обязана быть наилучшей.

Все сказанное выше относится и к набору индексов в каждом конкретном году. Каждый индекс обобщенного ряда, соответствующий определенной календарной дате, должен хорошо оценивать относительный прирост древесины данного района. Для этого необходимо быть уверенным в том, что данные вообще имеют какую-то тенденцию, т. е. распределение индексов в каждом году должно быть нормальным или, по крайней мере, унимодальным и симметричным. Только при таком распределении можно ожидать, что операция усреднения будет удовлетворять желаемым свойствам обобщенного ряда.

Следовательно, выбор среднего как меры, характеризующей условия формирования прироста в каждом году, необходимо обосновать исходя из распределения индексов анализируемых моделей в соответствующих датах. Конечно, характеристики этих распределений будут различны, так как различны условия формирования прироста. Но они должны обладать одним общим свойством: необходимо наличие четко выраженной тенденции совокупности индексов модельных деревьев в каждом календарном году. Эта совокупность должна иметь одну моду. Например, при бимодальном распределении среднее не отражает тенденцию большинства моделей, так как индексы группируются около двух различных значений.

Поставленные вопросы мы попытались решить на четырех обобщенных рядах индексов радиального прироста древесины, полученных С. Г. Шиятовым (Полозова, Шиятов, 1976). Индексы выражаются в процентах от 0 до 100. Три из них составлены по образцам деревьев лиственницы сибирской (*Larix sibirica*), произрастающих в пределах южной части Тазовской лесотундры (Западная Сибирь). Ряды построены для

трех типов условий местообитания: сухих, свежих, обильно и проточно увлажненных. Протяженности рядов и количество используемых моделей при их расчете соответственно таковы: первый ряд — с 1683 до 1969 г., 22 модели; второй ряд — с 1624 по 1969 г., 22 модели; третий ряд — с 1633 по 1960 г., 29 моделей. Четвертый ряд составлен из модельных деревьев ели сибирской (*Picea obovata*), произрастающих в низовьях р. Печоры (Ненецкий национальный округ). Тип условий — свежие местообитания. Протяженность этого ряда составляет 256 лет (с 1713 по 1968 г.). При расчете ряда использовано 25 модельных деревьев.

Влияние термического режима на радиальный прирост деревьев по первым трем рядам исследовано Л. Г. Полозовой и С. Г. Шиятовым (1975). Основной вывод — в районе Тазовской лесотундры дендроклиматологические ряды по лиственнице отражают колебания термического режима самого теплого месяца (июля) и почти в той же мере самого теплого периода в данном районе (с третьей декады июля по первую декаду августа). Более надежные ряды получены с сухих местообитаний. При исследовании использовался длинный ряд наблюдений температур (с 1881 по 1969 г.) по станции Туруханск.

Для анализа связи между четвертым рядом и термическим режимом вегетационного периода взят ряд средних температур июля, который составлен из двух частей: первая часть (с 1900 по 19216 г.) — температуры, зафиксированные на метеостанциях Оксина и Пустозерск; вторая часть (с 1927 по 1968 г.) — температуры, зафиксированные на метеостанции Нарьян-Мар. Разница в температурах этих станций не превышает 0,1–0,2° С зимой и летом.

Л. Г. Полозовой и С. Г. Шиятовым (1976) отмечается слабая связь прироста с термическими условиями в районе Печоры. Авторы объясняют это близостью территории к арктическим морям. Отсутствие устойчивого континентального прогрева почвы в результате частых прорывов арктического воздуха усложняет и без того непростой механизм влияния климатических факторов на прирост деревьев.

Для краткости дальнейшие рассуждения будут строиться на примере первого обобщенного ряда. При рассмотрении графиков данного ряда и ряда температур, зафиксированных на метеостанции Туруханск, отмечено, что в большинстве лет изменения этих рядов синхронны. Коэффициент синхронности составляет 75%, коэффициент корреляции равен 0,59. Однако в отдельные годы ход индексов не соответствовал изменению ряда температур, что уменьшило значение коэффициентов синхронности и корреляции. За период с 1881 по 1969 г. обнаружено 17 таких лет. Несмотря на это, имелись модели, входящие в обобщенный ряд, которые в эти годы синхронно отклонились на изменения температуры. Причем, в разные годы синхронную реакцию давали разные модели.

Следовательно, индексы обобщенного ряда можно исправить, беря за их оценку не среднее по всем 22 моделям, а средний индекс лишь по тем моделям, которые лучше реагируют на термический режим. В эти годы усреднение по всем моделям ухудшает оценки относительного прироста, обусловленного климатическими факторами. Остается неясным, как выбирать «хорошие» модели, так как некоторые модели в одни периоды четко реагируют на термический режим, а в другие — плохо. Причем «плохие» и «хорошие» периоды различны для всех моделей. Это обстоятельство не должно вызывать удивления. После исключения зависимости от возраста в динамике индексов отдельного модельного дерева, кроме климатических факторов, отражены эдафические, биотические и антропогенные факторы.

В поисках критерия, позволяющего отбрасывать модели, ухудшающие оценку индекса обобщенного ряда, были построены гистограммы индексов отдельных моделей для каждого года. Распределения каждого года представлены одними и теми же моделями.

Анализ гистограмм показал явное различие между ними. Различны не только среднее и разброс, но и вид гистограмм. Замечено также некоторое увеличение разброса распределений в конце дендрохронологического ряда, но это связано с так называемым концевым эффектом», возникающим при индексировании. Характерные распределения индексов радиального прироста древесины для первого ряда за отдельные годы показаны на рис. 1. Из всего множества распределений условно выделено три типа: унимодальные (одновершинные), бимодальные (двувершинные), полимодальные (многовершинные). Как правило, в неблагоприятные годы индексы на гистограмме группируются плотно около малого значения (рис. 1, а), и, наоборот, разброс индексов довольно велик в годы, благоприятные для роста (рис. 1, б, в).

В связи с этим была поставлена задача статистической оценки отклонения от нормальности распределений индексов в каждом году. Строгое решение такой задачи достаточно сложно. К тому же объем выборки слишком мал, чтобы применять мощные статистические методы. Поэтому рассматривали несколько критериев согласия: статистики Колмогорова D_n , Мизеса W^2 (Кэндал, Стьюарт, 1973) и их модификации в случае малой выборки (Гаскаров, Шаповалов, 1978).

После обработки описанных выше четырех обобщенных рядов оказалось, что во всех рядах были годы, когда распределения индексов статистически далеки от нормального. Более того, эти распределения часто не являются унимодальными. На гистограммах индексы группируются около двух и более различных значений. Образуются многовершинные кривые распределения. В такой ситуации среднее арифметическое является плохой мерой, характеризующей климатически обусловленное значение среднего прироста данного района, данного года.

Чем же обусловлено образование многовершинноеTM в распределении индексов? Можно ли, кроме статистической значимости отклонения от нормальности, придавать биологическое содержание группировкам в распределении либо эту многовершинность способны привести приемы сбора и первичной обработки материала?

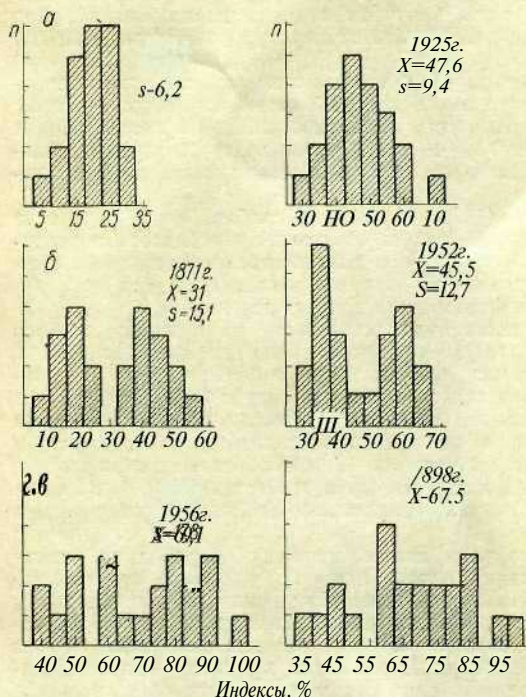


Рис. 1. Примеры характерных распределений индексов радиального прироста древесины первого ряда за отдельные годы (X — оценка среднего, s — оценка дисперсии).

a — одномодальные распределения; *б* — бимодальные распределения; *в* — полимодальные распределения.

Шмидт, ссылаясь на многочисленных авторов, склонен объяснять явление полимодальности квантированностью ростовых процессов. Д. М. Дьяконов (1926) отмечает, что «кривая распределения какого-нибудь признака воспроизводит своей формой варьирование внешних модифицирующих условий лишь в одном частном случае, а именно в случае прямой пропорциональности между выражением признака и состоянием условий развития». Помимо этого, наблюдается ряд «...других более сложных случаев, в которых своеобразная форма кривых распределения является результатом взаимодействия между варьированием внешних условий и специфическим видом нормы реакции».

В настоящей работе предложена несколько упрощенная схема образования неоднородности в распределении индексов прироста. Причиной этого, на наш взгляд, является суммарная реакция деревьев на действие различных (факторов, ограничивающих рост. У разных деревьев в отдельные годы могут быть разные лимитирующие факторы, в том числе и неклиматические. Если общий лимитирующий фактор действует на прирост всех деревьев в каждом году, то такие частные факторы, как плодоношение, нападение вредителей, заселение грибов и т.д., действуют избирательно. Например, при обильном плодоноше-

Полное решение поставленных вопросов, по крайней мере, сейчас невозможно, так как до сих пор дендрохронологи не обращали внимание на это явление. Методики обработки материала не направлены на учет многовершинноеTM в распределении. Однако некоторые соображения по образованию группировок можно высказать.

Во-первых, в большинстве лет распределения индексов во всех рядах нормальны. Значит, в эти годы модели сходно отражают внешние условия и, следовательно, индексирование не является основной причиной группировок.

Во-вторых, существование полимодального распределения признака уже показано в ряде работ (Шмидт, 1961; Филипченко, 1978). Так, В. М.

нии значительная часть питательных веществ дерева расходуется на формирование семян и плодов. В эти годы пластических веществ недостаточно для построения годичных колец «нормальной величины» (Данилов, 1953; Молчанов, 1961). Показано (Колищук и др., 1975) снижение ширины годичного кольца для плодоносящих деревьев по сравнению с неплодоносящими.

Потеря листьев, вызванная вредителями, влияет на рост главным образом из-за уменьшения фотосинтезирующей поверхности. Рост дерева после частичного опадения листьев может замедлиться в тот же сезон, а может уменьшиться только через год или больше, в зависимости от степени опадения, времени, в которое оно происходит, и запасов углеводов (Крамер, Козловский, 1963).

Общим ведущим лимитирующим фактором для роста лиственницы в районе Тазовской лесотундры является термический режим вегетационного периода. В отдельные годы у части деревьев может быть заниженный прирост в результате действия частного, добавочного лимитирующего фактора. Поэтому локализация индексов в распределении около меньшей моды обусловлена либо микроусловиями, которые направлены на угнетение роста, либо каким-то частным добавочным фактором, который (например, плодоношение) лимитирует прирост только у части деревьев.

Таким образом, значительные искажения в климатически обусловленный ход прироста отдельных деревьев вносят факторы, которые не связаны с климатом или, в лучшем случае, связаны с ним косвенно. Поэтому при обильном плодоношении либо действии других частных лимитирующих факторов образуются многовершинные кривые распределения.

Для целей дендроклиматологии необходимо учитывать искажения, вносимые репродукционным процессом и другими частными факторами. В связи с этим предлагается вычислять индекс обобщенного дендроклиматологического ряда за годы, когда образуются многовершинные кривые распределения лишь по той совокупности индексов, которая хорошо отделена от других и расположена около максимального значения. Другими словами, в качестве оценки индекса обобщенного ряда предлагается брать значение максимальной моды. На рис. 1, б такими значениями будут: $X=40$ — для 1871 г.; $X=60$ — для 1952 г.

Итак, метод расчета индекса годичного прироста в обобщенном дендроклиматологическом ряду заключается в следующем. Для каждого года строится гистограмма индексов отдельных модельных деревьев и проверяется статистическая гипотеза о принадлежности ее к классу нормальных распределений. Если гипотеза не отвергается, то среднее является мерой относительного прироста древесины. В случае, если гипотеза не выполняется, необходимо провести тщательный анализ гистограммы. Альтернативой должна быть гипотеза о том, что индексы отдельных моделей в данном году образуют смесь из двух или более нормальных распределений. Затем необходимо вычислить среднее значение максимальной группировки и использовать его в качестве оценки индекса обобщенного дендроклиматологического ряда.

ряда	Обычная методика		Предложенная методика	
	Кэфф. синхронности, %	Кэфф. корреляции	Кэфф. синхронности, %	Кэфф. корреляции
1	75	0,59	81	0,72
2	72	0,49	83	0,65
3	69	0,53	79	0,67
4	65	0,18	68	0,17

Это правило мы проверили на описанных выше четырех рядах (см. таблицу). Коэффициенты корреляции между первыми тремя рядами, рассчитанными по предлагаемой методике, и рядом температур ока-

зались значительно выше соответствующих коэффициентов корреляции, если ряды рассчитаны по обычной методике. Различия статистически достоверны на 5%-ном уровне (рис. 2). Следовательно, исправленные ряды лучше отражают динамику температуры за июль, которая для роста лиственницы в районе Тазовской лесотундры является общим ведущим лимитирующим фактором.

Для четвертого ряда не было обнаружено увеличения коэффициента корреляции между индексами, вычисленными по предложенной методике, и средней температурой июля. Как указывалось выше, в низовьях Печоры нет достоверной связи между относительным приростом ели и температурой воздуха, т.е. последняя не является лимитирующим фактором. Если бы для этого района был известен общий лимитирующий фактор (о том, что он имеется, свидетельствует синхронное изменение годичного прироста у всех изученных модельных деревьев), то связь между фактором и приростом должна была возрасти.

Предложенный метод вычисления индексов обобщенного ряда дает возможность исключить из рассмотрения действие частных лимити-

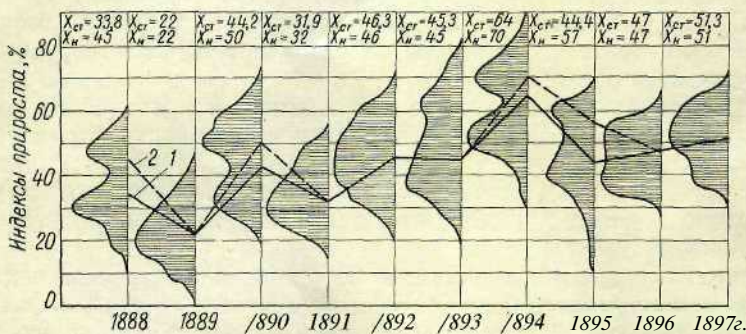


Рис. 2. Иллюстрация предложенной методики при расчете индексов, прироста древесины на примере первого обобщенного дендроклиматологического ряда (X_{st} — старое значение, X_n — новое значение).

1 — отрезок ряда (1888—1897 гг.), рассчитанный по обычной методике;
2 — отрезок ряда, рассчитанный по предложенной методике.

рующих факторов и тем самым улучшить содержащуюся в годичных кольцах деревьев дендроклиматологическую информацию. Кроме того, анализ гистограмм может быть использован для реконструкции таких частных лимитирующих факторов, как плодоношение, деформация деревьев насекомыми, пожары и т.д.

Однако этот метод нуждается в дальнейшем совершенствовании. В частности, его необходимо опробовать на обобщенных рядах, полученных при использовании большого количества модельных деревьев, а также на рядах, основанных на деревьях, для которых хорошо изучено влияние общих и частных лимитирующих факторов за достаточно длительный промежуток времени. В этом случае анализ распределений индексов можно будет производить при помощи более мощных статистических методов, которые позволят уточнить конкретные причины образования многовершинности. Необходимо дополнить метод возможностью учета влияния климатических элементов предыдущих лет на формирование годичного прироста данного года.

Институт экологии растений и животных
УНЦ АН СССР

Поступила в редакцию
10 апреля 1981 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Битвинская Т. Т. Дендроклиматические исследования. Л.: Гидрометеоздат 1974, 170 с.
Гаскаров Д. В., Шаповалов В. И. Малая выборка. М.: Статистика, 1978, 247 с.

- Данилов Д. Н. Влияние плодоношения на структуру годичного слоя у ели. — Бот. журнал, 1953, 38, № 3, с. 367—377.
- Дьяконов Д. М. Диморфная изменчивость как результат сложной реакционной нормы. — Изв. Бюро генетической евгеники, 1926, № 4, с. 16—23.
- Кендалл М., Стьюарт А. Статистические выводы и связи. М.: Наука, 1973, 900 с.
- Колищук В. Г., Петрив О. Н., Половников Л. И. Прирост ели, его структура, динамика и обусловленность. — В кн.: Биоэкологические основы дендрохронологии. Материалы к симпозиуму XII Международного бот. конгресса. Л.: 1975, с. 39—42.
- Комин Г. Е. К методике дендроклиматологических исследований. — В кн.: Лесообразовательные процессы на Урале. Труды Института экологии растений и животных УНЦ СССР, Свердловск, 1970, вып. 67, -с 234—241.
- Комин Г. Е. Изменение рангов деревьев по диаметру в древостое. — Там же, с. 262—2612.
- Крамер Г. Математические методы статистики. М.: Мир, 1976, 648 с.
- Крамер Г., Козловский П. Физиология древесных растений. М.: Гослесбумиздат, 1963, 027 с.
- Молчанов А. А. Рост и плодоношение древесных пород в связи с метеорологическими условиями. — Труды Лаборатории лесоведения АН ССОР, 1961, № 3, с. 5—60.
- Полозова Л. Г., Шиятов С. Г. Влияние термического режима на радиальный прирост деревьев в различных условиях их местообитания. — Экология, 1975, № 6, с. 30—135.
- Полозова Л. Г., Шиятов С. Г. Вековые колебания климата на основе анализа годичного прироста деревьев вдоль полярной границы леса. — В кн.: История биогеоценозов ССОР в голоцене. М.: Наука, 1976, с. 14—23.
- Шиятов С. Г. Дендрохронология, ее принципы и методы. — В кн.: Проблемы ботаники на Урале. Зап. Свердловского отд. Всесоюз. бот. об-ва, Свердловск, 1973, вып. 6, с. 53—81.
- Шмидт В. М. К проблеме биологической значимости полимодальных кривых некоторых признаков растений — Вестн. ЛГУ, № 9, серия биол., 1961, вып. 2, с. 36—45.
- Филипченко Ю. А. Изменчивость и методы ее изучения. М.: Наука, 1978, 238 с.
- Douglass A E. Climatic cycles and tree-growth. — Carnegie Institution Washington, 1919, Publ. 289, v. 1; 1928, v. 2; 1936, v. 3.
- Fritts H. G. Tree rings and climate. London, N. Y., San Francisco Acad. Press., 1976, 567 p.
- Schulman E. Dendroclimatic changes in semiarid America. Tucson. Arizona: University of Arizona Press., 1956, 142 p.

УДК 581.526

ИСПАРЕНИЕ КАК КОМПЛЕКСНЫЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ПОКАЗАТЕЛЬ ФИТОЦЕНОЗОВ

А. П. Казанкин

Рассматривается связь продуктивности естественных растительных покровов с суммарным испарением. Приведен расчет продуктивности фитомассы на континентах и по зонам земного шара. Установлено, что суша к югу от экватора в 1,66 раза продуктивнее, чем к северу. Выявленная связь позволяет прогнозировать продуктивность растительности при изменениях испарения в связи с мелиоративными мероприятиями.

Продуктивность фитоценозов можно считать результирующим показателем, отображающим воздействие на растительные организмы экологических факторов. Раскрытие их связи важно как для прогнозирования урожайности сельскохозяйственных культур, так и для обоснования мероприятий, направленных на повышение продуктивности естественных фитоценозов. Хорошо исследована зависимость накопления биомассы культурной и естественной растительностью от показателей гидротермического режима (Милторп, 1967; Тейлор, 1967; Константин, 1968; Пенман, 1968; Алпатьев, 1969; Колосков, 1971; Вериго, Разумова, 1973; Плешиков, 1979). Однако при изучении пространственного распределения продуктивности растительных покровов (РП) возникают значительные трудности. Н. А. Ефимова (1976) предложила оригинальный метод определения величины продуктивности зональных РП, основанный на зависимости биологической продуктивности приростных растительных сообществ от показателей водно-теплого ре-