

Сравнительная оценка первичной продукции наземных и водных экосистем

В.В. Бульон

✉ vboulion@mail.ru

ФГБУН «Зоологический институт Российской академии наук»,
Санкт-Петербург, Россия

АННОТАЦИЯ

Актуальность. Продуктивность водных экосистем в значительной степени зависит от функционирования наземных экосистем. Представлена модель «озеро и его водосбор» для оценки потока вещества и энергии в озерных экосистемах, находящихся в окружении наземной растительности. **Методы.** Разработанная модель состоит из трех блоков: биомасса/продукция растительности на водосборной площади, фосфорный бюджет водоема и биомасса/продукция фитопланктона. Модель Майями дополнена описанием процесса минерализации продукции растительности на водосборной площади и выноса освободившихся биогенных элементов в водоем. **Результаты.** Установлена зависимость первичной продукции внутренних водоемов и наземных экосистем от географической широты. Уравнения регрессий отражают следующую закономерность: на низких широтах, вблизи экватора, значения первичной продукции внутренних водоемов и наземных экосистем мало различаются и приближаются к своему максимуму, в направлении высоких широт они непропорционально уменьшаются.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: озеро, водосбор, географическая зональность, факторы среды, биотический поток вещества и энергии.

Для цитирования: Бульон В.В. Сравнительная оценка первичной продукции наземных и водных экосистем // Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление. 2023. № 5. С. 21-33. DOI: 10.35567/19994508_2023_5_2.

Дата поступления 21.02.2023.

COMPARATIVE ASSESSMENT OF PRIMARY PRODUCTION IN TERRESTRIAL AND AQUATIC ECOSYSTEMS

Victor V. Boulion

Zoological Institute, RAS, St. Petersburg, Russia

✉ vboulion@mail.ru

ABSTRACT:

Relevance. The aquatic ecosystems' production significantly depends on functioning of terrestrial ecosystems. The article presents the "lake and its catchment" model for assessment of the matter and energy flow in lacustrine ecosystems surrounded with terrestrial vegetation. **Methods.** The developed model comprises three units: biomass/production of the vegetation on the catchment territory, phosphorus budget of a water body, and biomass/production of phytoplankton. Miami model has been supplemented with the description of vegetation production mineralization process on the catchment and the emitted biogens transfer into the water body. **Results.** We have stated the dependence of the inland water bodies' and terrestrial ecosystems primary production on their geographical latitude. Regression equations reflect

© Бульон В.В., 2023

the following regularity: at low latitudes, near the equator, values of inland water bodies and terrestrial ecosystems primary production differ slightly and are near to their maximum while in the direction of high latitudes the non-proportionally decrease.

Keywords: lake, catchment area, geographical zoning, environmental factors, biotic flow of matter and energy.

For citation: Boulion V.V. Comparative Assessment of Primary Production in Terrestrial and Aquatic Ecosystems. *Water Sector of Russia: Problems, Technologies, Management*. 2023. No. 5. P. 21-33. DOI: 10.35567/19994508_2023_5_2.

Received 21.02.2023.

ВВЕДЕНИЕ

Наземная растительность – ключевой компонент биосферы, ее продукция играет первостепенную роль в углеродном цикле и формировании биологической продуктивности внутренних водоемов, обеспечивая их органическими и минеральными веществами. Существуют три основных подхода к мониторингу и прогнозированию первичной продукции суши: полевые измерения, включающие кадастр наземной фитомассы и метод вихревой ковариации; спутниковые наблюдения и экосистемное биоклиматическое моделирование [1–5]. Модель Майами – одна из первых и наиболее популярных разработок для оценки чистой первичной продукции наземной растительности (P_{ter}) в глобальном масштабе, основанная на результатах натуральных наблюдений и экспериментов на пробных площадках [6–8]. Простота алгоритма и относительная точность данной модели и более поздних ее модификаций стали основанием для ее широкого применения [9, 10].

Для измерения первичной продукции в водоемах был разработан скляночный метод кислородной и радиоуглеродной модификаций [11, 12], в последнее время – метод флюорометрии и спутниковое дистанционное зондирование фотосинтетических пигментов в поверхностном слое воды. В рамках Международной биологической программы (IBP, 1965–1974 гг.) осуществлены исследования первичной продукции наземных и водных экосистем по всей территории Земного шара.

Цель данной работы – опираясь на модель Майами, как составную часть модели «озеро и его водосбор», оценить значения P_{ter} на разных широтах Земли, сопоставить их с продукцией фитопланктона в озерах (P_{php}), расположенных на тех же параллелях, и показать, что продуктивность водных экосистем тесно связана с функционированием наземных экосистем.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Модель «озеро и его водосбор» (рис. 1) основана на корреляционных связях между географической широтой (Lat), среднегодовой температурой (Tem), годовым количеством осадков (Pre) и P_{ter} . Температурная часть этих связей базируется на правиле Вант-Гоффа, согласно которому продукция приблизительно удваивается при повышении температуры на $10\text{ }^{\circ}\text{C}$. Функция, которой описывается отношение между Pre и P_{ter} , основана на наблюдениях, по которым P_{ter} в засушливых районах увеличивается на 1–2 г сухой массы (4–8 ккал) с каждым миллиметром выпавших осадков [6].

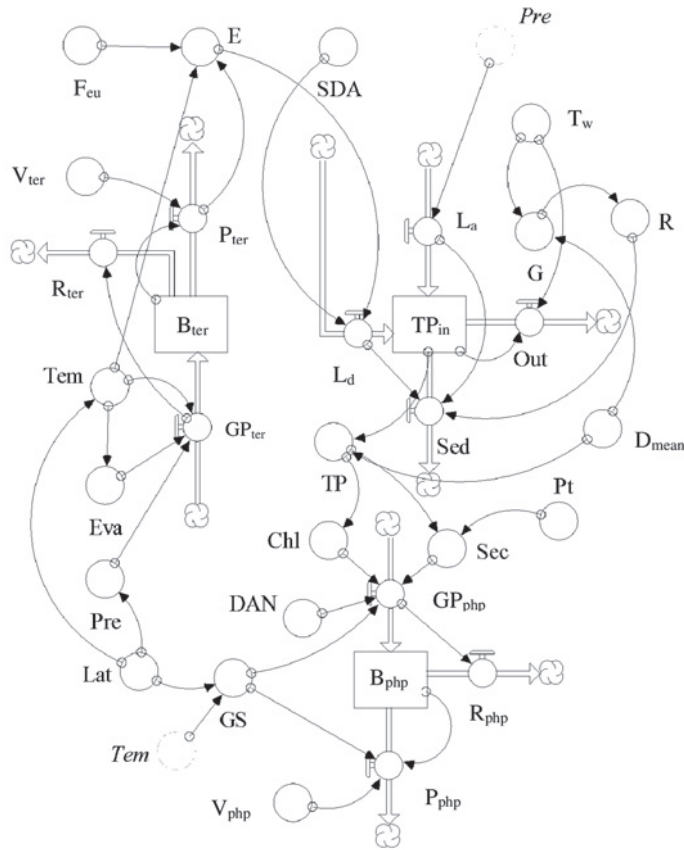


Рис. 1. Масс-балансовая модель потока вещества и энергии в системе «озеро и его водосбор» (объяснение – в тексте).
Fig. 1. Mass-balance model of the matter and energy flow in the «lake and its catchment» system. Explanation is in the text.

Биомасса и продукция фитопланктона во внутренних водоемах зависят от биогенной нагрузки, т. е. от количества биогенных элементов, поступающих в воду в процессе деструкции наземной растительности. Связь продукции фитопланктона водоема с продукцией растительного покрова на водосборе имитируется масс-балансовой моделью, алгоритм которой записан на языке Stella [13], достаточно подробно рассмотрен в работах [14–16]. Модель состоит из трех блоков: наземная растительность, фосфорный бюджет водоема и фитопланктон (рис. 1).

Ассимиляция углерода наземным растительным покровом (GP_{ter}) лимитируется теплом либо влагой, т. е. зависит от температуры среды и количества атмосферных осадков. Этот процесс описывается в модели с помощью логического уравнения:

$$GP_{ter} = (IF(Eva > Pre) THEN (3000 (1 - EXP(-0,000664 Pre))) ELSE (3000/(1 + EXP(1,315 - 0,119 Tem)))) 4/0,6 \quad (1)$$

В этом уравнении валовая продукция наземной растительности, ккал/($m^2 \cdot год$), рассматривается как функция годовой суммы осадков (Pre) или сред-

негодовой температуры воздуха (T_{em}) в зависимости от того, какой фактор является лимитирующим – влага или тепло. Показателем соотношения тепла и влаги служит отношение P_{re} к потенциальному испарению (E_{va}), называемое индексом увлажнения Н.Н. Иванова [17]. Принято, что если $P_{re} < E_{va}$, то, согласно закону минимума Либиха, P_{ter} зависит от P_{re} , в противном случае P_{ter} зависит от T_{em} . Коэффициенты: 4 – отношение калорийности к сухой массе растений, ккал/г; 0,6 – отношение чистой продукции к валовой величине.

Потенциальное испарение (испаряемость) или испарение с водной поверхности (мм/год) рассматривается как функция среднегодовой температуры воздуха (рассчитано по [18]):

$$E_{va} = 0,0133 T_{em}^3 + 0,237 T_{em}^2 + 17,8 T_{em} + 400. \quad (2)$$

Часть валовой продукции (GP_{ter}) тратится на дыхание и транспирацию (R_{ter}), остальная часть составляет чистую продукцию растительности (P_{ter}), которая равна произведению фитомассы (B_{ter} , ккал/м²) и скорости ее оборота (V_{ter} , год⁻¹). В зрелой экосистеме P_{ter} в виде органических остатков депонируется в почве, где подвергается минерализации. Освободившийся при минерализации фосфор экспортируется в водную экосистему. Коэффициент экспорта фосфора с водосборной площади в воду (г/(м²·год) – это функция чистой продукции растительного покрова на водосборной площади и среднегодовой температуры воздуха:

$$E = P_{ter} \cdot 0,1 \cdot 0,002 \cdot 0,02 \cdot 2^{(T_{em}-14)/10} \cdot F_{eu}, \quad (3)$$

где коэффициент 0,1 – отношение массы органического углерода к ее калорийности; коэффициент 0,002 – отношение P/C в растительном материале [19]; коэффициент 0,02 – средняя для планеты доля фосфора, выносимая в водоемы из наземных экосистем с природным ландшафтом [20].

Интенсивность выноса фосфора зависит от скорости разложения продукции наземной растительности, следовательно, от температуры среды. Принято, что температурный коэффициент Вант-Гоффа $Q_{10} = 2$, а средняя для Северного полушария температура близка к 14 °С (рассчитано по данным сайта World Lake Database [21]). F_{eu} – фактор эвтрофирования озера, который при отсутствии антропогенной нагрузки равен 1.

Коэффициент экспорта фосфора (E) и удельный водосбор (SDA) определяют площадную фосфорную нагрузку на водоем (L_d , г/(м²·год)). Вклад в биогенную нагрузку вносят также атмосферные осадки (L_a , г/(м²·год)). Время оборота воды в водоеме (T_w , год⁻¹), гидравлическая нагрузка (G , м/год), коэффициент седиментации фосфора (R , отн. ед.) и глубина водоема (D_{mean} , м) формируют потери фосфора со стоком воды (Out , г/(м²·год)) и при седиментации (Sed , г/(м²·год)) и, как следствие, содержание фосфора в водоеме в целом (T_{pin} , г/м²) и его концентрацию (TP , мкг/л). Величина TP определяет концентрацию хлорофилла (Chl , мкг/л), а TP в совокупности с цветностью воды (Pt , град.) – прозрачность воды (Sec , м). Концентрация Chl , ассимиляционное число (DAN , мг C/(мг·сут)), Sec и продолжительность вегетационного сезона (GS , дни) – валовую продукцию фитопланктона (GP_{php} , ккал/(м²·год)). Чистая продукция

фитопланктона (P_{php} , ккал/(м²-год)) – производство биомассы фитопланктона (B_{php} , ккал/м²) и скорости ее оборота (V_{php} , год⁻¹). Длительность вегетационного сезона зависит от T_{em} , значения T_{em} и P_{re} – от географической широты (Lat , °с.ш.). Такой системный подход в сочетании с материальным и энергетическим балансовым принципом лежит в основе модели (рис. 1).

Таким образом, в данной работе модель Майямы дополнена описанием процесса минерализации продукции растительности на водосборной площади и выноса освободившихся биогенных элементов в водоем. Среди биогенных элементов, содержащихся в воде, фосфор считается фактором, лимитирующим продукцию фитопланктона в водоемах озерного типа [22–25].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Впервые анализ зависимости T_{em} и P_{re} от Lat был произведен в работе [18] по результатам ИВР. Спустя почти четверть века подобный анализ проведен повторно [26] на основе базы данных, представленной на сайте World Lake Database [21]. По материалам [21] были выявлены следующие зависимости (рис. 2):

$$T_{\text{em}} = -0,0045 Lat^2 - 0,2056 Lat + 28,79, R^2 = 0,978, n = 157, \quad (4)$$

$$P_{\text{re}} = -18,15 Lat + 1728, R^2 = 0,26, n = 157. \quad (5)$$

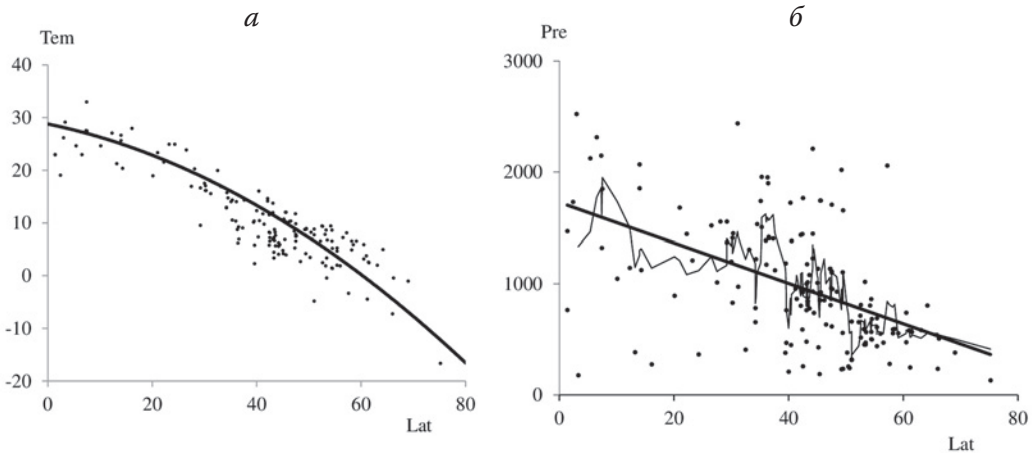


Рис. 2. Зависимость среднегодовой температуры воздуха (T_{em} , °C) от географической широты (Lat) в Северном полушарии – *а*; зависимость годовой суммы осадков (P_{re} , мм) от географической широты – *б*: ломаная линия – скользящая средняя, прямая – линия регрессии P_{re} по Lat : построено по данным [21, 26].

Fig. 2. *a* is Dependence of the average annual air temperature (T_{em} , °C) on the geographical latitude (Lat) in the Northern Hemisphere, *б* is dependence of the annual sum of precipitation (P_{re} , mm) on geographic latitude, the broken line is the moving average, the straight line is the regression line P_{re} by Lat . According to [21, 26].

Зависимости T_{em} и P_{re} от Lat , описанные в двух непересекающихся исследованиях [18] и [26], сравниваются на рис. 3. Результаты оказались сходными в отношении зависимости T_{em} от Lat . Зависимость P_{re} от Lat неоднозначна из-за большого разброса точек на графике (2*б*). По данным [26] эта зависи-

мость близка к линейной, по данным [18] – она имеет форму затухающей синусоиды, т. е. значения P_{re} наиболее велики в приэкваториальных широтах (1500–1800 мм), к субтропикам они снижаются до 800 мм, в умеренных широтах вновь увеличиваются до 900–1200 мм и резко уменьшаются в полярных областях – до 100 мм и менее (рис. 3б). Такая форма зависимости P_{re} от Lat вполне согласуется с климатическим районированием планеты [27].

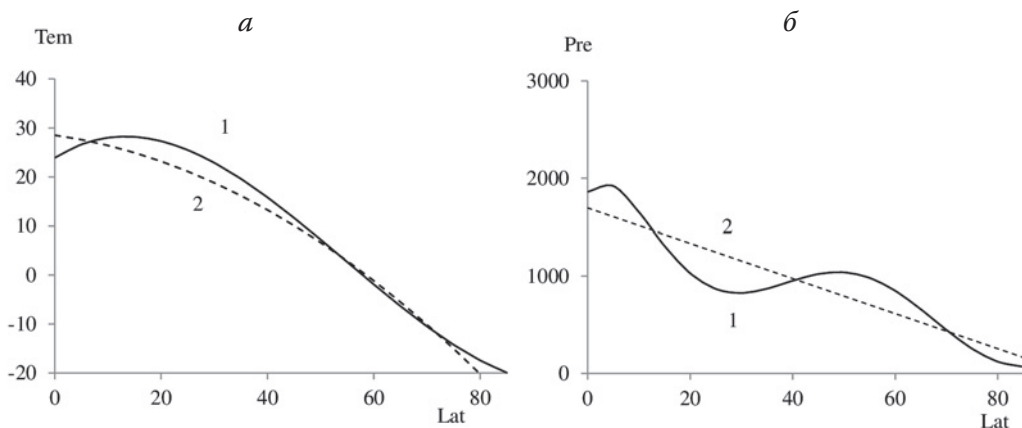


Рис. 3. Зависимость среднегодовой температура воздуха (а) и годовых сумм осадков (б) от географической широты: 1 – по данным [18], 2 – по [26].

Fig. 3. Dependence of average annual air temperature (a) and annual precipitation (b) on geographic latitude: 1 – according to [18], 2 – according to [26]

Характер распределения Tem и P_{re} по широтным зонам обусловлен в значительной мере климатической зональностью, однако влияние климатических условий часто перекрывается действием аazonальных факторов – континентальностью и рельефностью [28]. Влияние аazonальных факторов особенно сильно проявляется по отношению к P_{re} , поэтому описание распределения P_{re} по широтам существенно генерализировано (рис. 2б и рис. 3б).

Анализ материалов, размещенных на сайте World Lake Database [21], показал, что в пределах Северного полушария в 98 % случаев Tem зависит от Lat (рис. 2а), т. е. меридиональная и высотная поясность оказывают меньшее влияние. Корреляция между P_{re} и Lat (рис. 2б) очень слабая ($R^2 = 0,26$), она несколько повышается с учетом меридиональности и высоты над уровнем моря, объясняя 39 % вариабельности P_{re} (табл. 1).

Помимо параметров Tem и P_{re} в литературе рассматриваются и другие экологически значимые переменные – градусы-дни роста (growing degree-days), индекс водного стресса (water stress index), индекс сухости (dryness index), фотосинтетически активная радиация (PAR), потенциальное испарение [1, 5, 29–32]. Следует заметить, что зависимость P_{ter} от перечисленных переменных в значительной степени тавтологична, поскольку они часто взаимосвязаны. Например, испаряемость и водный баланс зависят от Tem , а Tem – от интенсивности солнечной радиации и т. д. Напротив, переменные Tem и P_{re} менее зависимы друг от друга. Важно также подчеркнуть, что увеличение количества переменных в прогностических моделях не означает увеличение точности прогноза [33 – 35].

Таблица 1. Пошаговый регрессионный анализ зависимости годовой суммы осадков (Pre) в Северном полушарии от географической широты (Lat, 2,4 – 75,2° с.ш.), долготы (Lon, 144.1° в.д. – 125.3° з.д.) и высоты над уровнем моря (Alt, 209 – 3000 м)

Table 1. Stepwise regression analysis of the dependence of annual temperature (Pre) in the Northern Hemisphere on latitude (Lat, 2,4 – 75,2° N), longitude (Lon, 144.1° E – 125.3° W) and altitude (Alt, 209 – 3000 m)

Шаг	Уравнение регрессии, n = 157	R ²
1	Pre = 1728 – 18,13 Lat 0,26	0,26
2	Pre = 1545 – 14,28 Lat + 2,127 Lon 0,37	0,37
3	Pre = 1642 – 15,24 Lat + 2,022 Lon + 0.00312 Alt 0,39	0,39

Таблица 2. Продукция наземной растительности и фитопланктона внутренних вод в Северном полушарии

Table 2. Production of terrestrial vegetation and inland water phytoplankton in the Northern Hemisphere

Географический пояс Земли	Lat, °с.ш.	Площадь суши, 10 ⁶ км ²	$\Sigma P_{\text{тер}}, 10^{15}$ г C _{орг} /год	Площадь озер, 10 ⁶ км ²	$\Sigma P_{\text{php}}, 10^{15}$ г C _{орг} /год
Экваториальный	0 – 10	10,12	7,25	0,051	0,04
Субэкваториальный	10 – 20	11,36	7,21	0,057	0,034
Тропический	20 – 30	15,18	8,21	0,152	0,063
Субтропический	30 – 40	15,62	7,93	0,156	0,042
Умеренный	40 – 60	31,16	11,76	0,643	0,073
Субарктический	60 – 70	13,3	1,75	0,266	0,006
Арктический	70 – 90	3,57	0,13	0,143	0,0003
Сумма	0 – 90	100,3	44,3	1,45	0,26

По модели (рис. 1), Tem и Pre – функции Lat, а P_{тер} – функция Tem и Pre, следовательно, P_{тер} также зависит от Lat. Иными словами, географическую широту можно рассматривать как интегральный фактор, объединяющий воздействие Tem, Pre и других абиотических факторов на первичную продукцию наземных и водных экосистем. На этом основании установление зависимости P_{тер} и P_{php} от Lat (минуя промежуточные, связывающие их факторы) можно рассматривать как экспресс-способ глобальной оценки биологической продуктивности двух связанных между собой экосистем.

Впервые зависимость первичной продукции от Lat была установлена для внутренних водоемов [35]. Обобщив литературные и собственные данные по продукции фитопланктона в озерах и водохранилищах, расположенных от 2° до 81° с.ш., авторы пришли к заключению, что географическая широта объясняет 74 % изменчивости значений P_{php}, если использовать значения Lat в качестве аргумента в следующей форме (рис. 4):

$$P_{\text{php}} = 647461 \text{ EXP}(-4,29 \cdot 90/(90 - \text{Lat}))^{0,5} \quad R^2 = 0,743 \quad n = 63. \quad (6)$$

Много позже [36] аналогичный тип связи был установлен между P_{ter} и Lat:

$$P_{\text{ter}} = 62943 \text{ EXP}(-1,88 \cdot 90/(90 - \text{Lat}))^{0,5} \quad R^2 = 0,898 \quad n = 31. \quad (7)$$

При сравнении линий регрессий (1) и (2) на рис. 4 становится очевидным, что на низких широтах, вблизи экватора, значения P_{ter} и P_{php} приближаются к своему максимуму и мало различаются. В направлении высоких широт (от 0 к 80° с.ш.) значения P_{ter} и P_{php} непропорционально уменьшаются, линии регрессий на графике расходятся, отношение $P_{\text{php}}/P_{\text{ter}}$ снижается с широтой от 0,95 до 0,01.

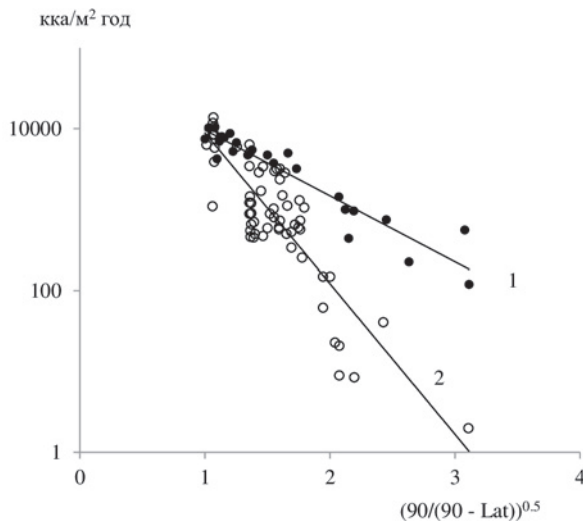


Рис. 4. Первичная продукция наземных (1) и озерных (2) экосистем (ось ординат) в зависимости от географической широты: регрессия (1) по [36] с использованием данных [2, 4]; регрессия (2) по [35]; на оси абсцисс значения $90/(90 - \text{Lat})^{0,5}$

изменяются от 1 до 3 с увеличением Lat от 0 до 80°.

Fig. 4. Primary production of terrestrial (1) and lake (2) ecosystems (ordinate axis) depending on geographic latitude. Regression (1) according to [36] using data from [2, 4], regression (2) according to [35]. On the x-axis, the values $90/(90 - \text{Lat})^{0,5}$ change from 1 to 3 with an increase in Lat from 0 to 80°.

Анализ функции $P_{\text{ter}} = f(\text{Lat})$ показывает, что чистая первичная продукция суши снижается в направлении от 0 до 80° с.ш. от ≈ 9700 до ≈ 200 ккал/м²-год, составляя в среднем для Северного полушария ≈ 4400 ккал/м²-год, или ≈ 440 г С/м²-год. Эти данные сравнимы с результатами модели AVIM [37], согласно которым среднемировой показатель $P_{\text{ter}} = 405$ г С/(м²-год) при вариации от 99,6 (тундра) до 996 г С/м²-год (тропический лес).

Анализируя функцию $P_{\text{php}} = f(\text{Lat})$, находим, что в направлении от 0 до 80° с.ш. величины P_{php} снижаются от ≈ 8900 до ≈ 2 ккал/м²-год при средней 2700 и медиане 1500 ккал/м²-год или 270 и 150 г С/м²-год соответственно.

На рис. 5 сравниваются результаты трех способов оценки P_{ter} на разных широтах: (1) – по уравнению (7); (2) – по модели «озеро и его водосбор» (данная работа) и (3) – на основании эмпирических наблюдений [1]. Несмотря на весьма выраженное несовпадение кривых, отражающих зависимость P_{ter} от гео-

графической зональности, площади на графике (рис. 5), ограниченные кривыми 1–3, примерно одинаковые. Простой подсчет площадей под кривыми дает очень близкие оценки P_{ter} для Северного полушария – $42,3 - 46,3 \cdot 10^{15}$ г C_{opr} /год, в среднем $44,3 \cdot 10^{15}$ г C_{opr} /год. Если учесть, что продукция растительности Северного полушария составляет $\approx 65\%$ глобальной продукции Земли [8, 38], продукция растительности всей планеты составит $\approx 68 \cdot 10^{15}$ г C_{opr} /год, что приближается к верхнему пределу опубликованных значений P_{ter} [1–4, 39, 40].

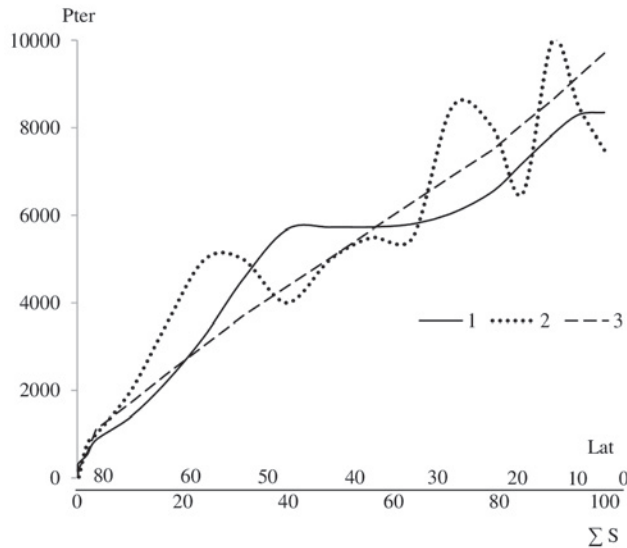


Рис. 5. Продукция наземной растительности (P_{ter} , ккал/м²·год) относительно географической широты (Lat) и суммы площадей суши географических поясов (ΣS , млн км²): площади поясов (по [42]) указаны в табл. 2; кривые: 1 – по модели «озеро и его водосбор» (данная работа); 2 – P_{ter} как функция Lat (уравнение (7)); 3 – по эмпирическим данным [1].

Fig. 5. Terrestrial vegetation production (P_{ter} , kcal/m² · year) relative to geographic latitude (Lat) and sum of land areas of geographic zones (ΣS , million km²). The areas of the belts (according to [42]) are indicated in Table. 2. Curves: 1 – according to the “lake and its catchment” model (this work); 2 – P_{ter} as a function of Lat (equation (7)); 3 – according to empirical data [1].

Отношение суммарных величин чистой первичной продукции озерных и наземных экосистем для всего Северного полушария ($\Sigma P_{\text{php}}/\Sigma P_{\text{ter}}$) очень низкое, $\approx 0,0059$ (табл. 2). Оно минимально для Арктики (0,0023), максимально для тропического пояса (0,0077). Отношение средних значений P_{php} и P_{ter} рассчитанных на единицу площади суши и водоемов, для каждого географического пояса почти на два порядка выше – 0,47 (0,046 – для арктического пояса, 0,96 – для экваториальной зоны). Отношение $\Sigma P_{\text{php}}/\Sigma P_{\text{ter}} = k (P_{\text{php}}/P_{\text{ter}})$, где k – коэффициент, известный как показатель озерности конкретной географической зоны [41]. Для Северного полушария этот показатель равен в среднем 1,5 %, причем по мере продвижения на юг он снижается по географическим поясам в среднем от 5 до 0,8 %.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленная в данной работе модель «озеро и его водосбор» построена на предположении, что входные метеорологические факторы являются функцией глобальных переменных – географической зональности и географической широты. Модель прогнозирует продукцию фитопланктона озерных экосистем и растительности на окружающем его водосборе, исходя из допущения, что наземные экосистемы поддерживают биологическую продуктивность озерных экосистем тем, что поставляют в них биогенные элементы, высвобождающиеся при разложении растительных остатков на водосборной площади.

К настоящему времени накоплено достаточно много исследований по первичной продукции наземных и водных экосистем, однако процессы продуцирования в обеих экосистемах рассматриваются изолированно друг от друга. Данное исследование – попытка показать на количественном уровне зависимость биологической продуктивности озер от продукции фитомассы на водосборной площади.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Zaks D.P.M., Ramankutty N., Barford C.C., Foley J.A. From Miami to Madison: Investigating the relationship between climate and terrestrial net primary production // *Global Biogeochemical Cycles*. 2007. Vol. 21. GB3004.
2. Friend A.D. Terrestrial plant production and climate change // *Journal of Experimental Botany*. 2010. Vol. 61. No. 5. P. 1293–1309.
3. Инсаров Г.Е., Борисова О.К., Корзухин М.Д., Кудеяров В.Н., Минин А.А., Ольчев А.В., Семенов С.М., Сиринов А.А., Харук В.И. Природные экосистемы суши. Методы оценки последствий изменения климата для физических и биологических систем. М.: Росгидромет, 2012. С. 190–265.
4. Pan S., Tian H., Dangal S.R.S., Ouyang Z., Tao B., Ren W., Lu C., Running S. Modeling and Monitoring Terrestrial Primary Production in a Changing Global Environment: Toward a Multiscale Synthesis of Observation and Simulation // *Advances in Meteorology*. N.Y.: Hindawi, 2014. P. 1–17.
5. Усольцев В.А., Цепордей И.С., Осмирко А.А., Ковязин В.Ф., Часовских В.П., Азаренок В.А., Азаренок М.В., Кузьмин Н.И. Моделирование аддитивной структуры биомассы древостоев *Pinus L.* в климатических градиентах Евразии // *Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии*. 2018. Вып. 225. С. 28–46.
6. Lieth H. Primary production: terrestrial ecosystems // *Human Ecology*. 1973. Vol. 1. No. 4. P. 303–332.
7. Лит Х. Моделирование первичной продуктивности Земного шара // *Экология*. 1974. № 2. С. 13–23.
8. Box E. Geographical dimensions of terrestrial net and gross primary productivity // *Radiation and Environment Bio/physics*. 1978. Vol. 15. P. 305–322.
9. Schuur E.A.G. Productivity and global climate revisited: the sensitivity of tropical forest growth to precipitation // *Ecology*. 2003. Vol. 84. No. 5. P. 1165–1170.
10. Del Grosso S., Parton W., Stohlgren T., Zheng D.L., Bachelet D., Prince S., Hibbard K., Olson R. Global potential net primary production predicted from vegetation class, precipitation and temperature // *Ecology*. 2008. Vol. 89. No. 8. P. 2117–2126.
11. Steemann Nielsen E. The use of radioactive carbon (C14) for measuring organic production in the sea // *Journal of Construction*. 1952. Vol. 18. No. 1–3. P. 117–140.
12. Винберг Г.Г. Первичная продукция водоемов. Минск: Из-во АН БССР, 1960. 329 с.
13. Бульон В.В. Влияние географических факторов на биологическую продуктивность озерных экосистем: моделирование и прогноз // *Сибирский экологический журнал*. 2017. № 2. С. 127–135.

14. Ащепкова Л.Я. Применение программного пакета Stella для моделирования сложных систем. Владивосток: ДВГУ, 2002. 27 с.
15. Клековский Р.З., Меншуткин В.В. Экологическое моделирование на языке Stella. Дзеканов Лесны: междунар. экол. центр Польской Академии наук, 2003. 159 с.
16. Меншуткин В.В. Искусство моделирования. Петрозаводск: КНЦ РАН, 2010. 419 с.
17. Исаченко А.Г. Основные вопросы физической географии. Л.: ЛГУ, 1953. 391 с.
18. Straškraba M. The effects of physical variables on freshwater production: analyses based on models // *The functioning of freshwater ecosystems*. Cambridge: Univ. Press, 1980. P. 13–84.
19. Эволюция круговорота фосфора и эвтрофирование природных вод / под ред. К.Я. Кондратьева, И.С. Коплан-Дикс. Л.: Наука, 1988. 204 с.
20. Коплан-Дикс И.С., Назаров Г.В., Кузнецов В.К. Роль минеральных удобрений в эвтрофировании вод суши. Л.: Наука, 1985. 182 с.
21. World Lake Database. Режим доступа: <http://www.ilec.or.jp//database/index/idx-la>.
22. Sakamoto M. Primary production by phytoplankton community in some Japanese lakes and its dependence on lake depth // *Archive of Hydrobiology*. 1966 Vol. 62. No. 1. P. 1–28.
23. Vollenweider R.A. Scientific fundamentals of the eutrophication of lakes and flowing waters with particular reference to nitrogen and phosphorus as factors in eutrophication. OECD: Paris, 1968. 183 p.
24. Dillon P.J., Rigler F.H. The phosphorus-chlorophyll relationship in lakes // *Limnology and Oceanography*. 1974. Vol. 19. № 5. P. 767–773.
25. Dillon P.J. The phosphorus budget of Cameron Lake, Ontario: The importance of flushing rate to degree of eutrophy of lakes // *Limnology and Oceanography*. 1975. Vol. 20. No. 1. P. 28–39.
26. Бульон В.В. Влияние географической широты на первичную продукцию озерных и наземных экосистем // *Водные ресурсы*. 2007. Т. 34. № 5. С. 565–572.
27. Алисов Б.П. Общая климатология. М.: Гидрометеоиздат, 1952. 487 с.
28. Базилевич Н.И., Родин А.Е., Розов Н.Н. Географические аспекты изучения биологической продуктивности. Л., 1970. 28 с.
29. Schloss A.L., Kicklighter D.W., Kaduk J., Wittenberg U. Comparing global models of terrestrial net primary productivity (NPP): comparison of NPP to climate and the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) // *Global Change Biology*. 1999. Vol. 5. No. 1. P. 25–34.
30. Ito A., Oikawa T. Global Mapping of Terrestrial Primary Productivity and Light-Use Efficiency with a Process-Based Model // *Global Environmental Change in the Ocean and on Land*. Tokyo: TERRAPUB, 2004. P. 343–358.
31. Pranuthi G., Dubey S.K., Tripathi S.K. Comparison of different models for estimation of net primary productivity in India // *Journal of Agro/meteorology*. 2012. Vol. 14. No. 2. P. 105–110.
32. Li Z., Chen Y., Wang Y., Fang G. Dynamic changes in terrestrial net primary production and their effects on evapotranspiration // *Hydrological Earth Systems Sciences*. 2016. Vol. 20. P. 2169–2178.
33. Cramer W., Kicklighter D. W., Bondeau A., Moore B., Churkina G., Nemry B., Ruimy A., Schloss A. Comparing global models of terrestrial net primary productivity (NPP): overview and key results // *Global Change Biology*. 1999. Vol. 5. P. 1–15.
34. Pace L.P. Prediction and the aquatic sciences // *Canadian Journal of Fishery and Aquatic Sciences* 2001. Vol. 58, No. 1. P. 63–72.
35. Häkanson L., Boulion V.V. The lake foodweb – modelling predation and abiotic/biotic interactions. Leiden: Backhuys Publishers, 2002. 344 p.
36. Бульон В.В. Соотношение величин первичной продукции озерных и наземных экосистем // *Доклады РАН*. 2020. Т. 493. С. 345–348.
37. Li Y. P., Ji J. J. Model Estimates of Global Carbon Flux between Vegetation and the Atmosphere // *Advances in Atmospheric Sciences*. 2001. Vol. 18. No. 5. P. 807–818.
38. Кобак К.И. Биотические компоненты углеродного цикла. Л.: Гидрометеоиздат, 1988. 248 с.
39. Roy J., Saugier B., Mooney H.A. *Terrestrial Global Productivity*. San Diego: Academic Press, 2001. 573 p.
40. Naumov A. New relationship in carbon cycle // *Law Carbon Economy*. 2012. Vol. 3. No. 3. P. 111–114.

41. Догановский А.М., Мякишева Н.В. Водный баланс и внешний водообмен озер России и сопредельных районов // Ученые записки. 2015. № 41. С. 63–75.
42. Infotablts.ru//справочные таблицы.

REFERENES

1. Zaks D. P. M., Ramankutty N., Barford C. C., Foley J. A. From Miami to Madison: Investigating the relationship between climate and terrestrial net primary production. *Global Biogeochemical Cycles*, 2007, vol. 21, GB3004.
2. Friend A.D. Terrestrial plant production and climate change. *Journal of Experimental Botany*. 2010. Vol. 61. No 5. P. 1293–1309.
3. Insarov G.E., Borisova O.K., Korzukhin M.D., Kudayarov V.N., Minin A.A., Olchev A.V., Semenov S.M., Sirin A.A., Kharuk V.I. Natural ecosystems of land. Methods for assessing the effects of climate change on physical and biological systems. Moscow: Roshydromet Publ., 2012. P. 190–265 (In Russ.).
4. Pan S., Tian H., Dangal S.R.S., Ouyang Z., Tao B., Ren W., Lu C., Running S. Modeling and Monitoring Terrestrial Primary Production in a Changing Global Environment: Toward a Multiscale Synthesis of Observation and Simulation. *Advances in Meteorology*. N.Y.: Hindawi, 2014. P. 1–17.
5. Usoltsev V.A., Tsepordey I.S., Osmirko A.A., Kovyazin V.F., Chasovskikh V.P., Azarenok V.A., Azarenok M.V., Kuzmin N.I. Modeling the additive structure of the biomass of Pinus L. stands in the climatic gradients of Eurasia. *Izvestiya Sankt-Peterburgskoy Lesotekhnicheskoy Akademiyi [News Bulletin of St. Petersburg Forest Engineering Academy]*. 2018. Iss. 225. P. 28–46 (In Russ.).
6. Lieth H. Primary production: terrestrial ecosystems. *Human Ecology*. 1973. Vol. 1. No 4. P. 303–332.
7. Lieth H. Modeling the primary productivity of the Earth. *Ekologiya*. 1974. No 2. P. 13–23.
8. Box E. Geographical dimensions of terrestrial net and gross primary productivity. *Radiation and Environment Bio/physics*. 1978. Vol. 15. P. 305–322 (In Russ.).
9. Schuur E.A.G. Productivity and global climate revisited: the sensitivity of tropical forest growth to precipitation. *Ecology*. 2003. Vol. 84. No 5. P. 1165–1170.
10. Del Grosso S., Parton W., Stohlgren T. Zheng D.L., Bachelet D., Prince S., Hibbard K., Olson R. Global potential net primary production predicted from vegetation class, precipitation and temperature. *Ecology*. 2008. Vol. 89. No 8. P. 2117–2126.
11. Steemann Nielsen E. The use of radioactive carbon (C14) for measuring organic production in the sea. *Journal of Construction*. 1952. Vol. 18. No 1–3. P. 117–140.
12. Winberg G.G. Primary production of water bodies. Minsk: Akad. Nauk BSSR, 1960. 329 p. (In Russ.).
13. Boulion V.V. The influence of geographical factors on the biological productivity of lake ecosystems: modeling and forecasting. *Sibirskiy Ekologicheskiy Zhurnal [Siberian Ecological Journal]*. 2017. No 2. P. 127–135 (In Russ.).
14. Ashchepkova L.Y. Application of the Stella software package for modeling complex systems. Vladivostok: *Dalnevostochniy Gosudarstvennyy Universitet [Far Eastern State University]*, 2002. 27 p. (In Russ.).
15. Klekovsky R.Z., Menshutkin V.V. Environmental modeling in Stella language. Dzekanov Lesny: Mezhd. ecol. tsentr Pol. Akad. Nauk, 2003. 159 p. (In Russ.).
16. Menshutkin V.V. The art of modeling. Petrozavodsk: Karelskiy Nauchnyy Tsentri [Karelian Scientific Center], 2010. 419 p. (In Russ.).
17. Isachenko A.G. Basic questions of physical geography. Leningrad: Leningradskiy Gosudarstvennyy Universitet. [Leningrad State University], 1953. 391 p. (In Russ.).
18. Straškraba M. The effects of physical variables on freshwater production: analyzes based on models. *The functioning of freshwater ecosystems*. Cambridge: Univ. Press, 1980, pp. 13–84.
19. Evolution of the phosphorus cycle and eutrophication of natural waters / ed. K. Ya. Kondratyev, I.S. Coplan-Dix. Leningrad: Nauka, 1988. 204 p. (In Russ.).
20. Koplán-Diks I.S., Nazarov G.V., Kuznetsov V.K. The role of mineral fertilizers in the eutrophication of land waters. Leningrad: Nauka, 1985. 182 p. (In Russ.).
21. World Lake Database. <http://www.ilec.or.jp//database/index/idx-la>.

22. Sakamoto M. Primary production by phytoplankton community in some Japanese lakes and its dependence on lake depth. *Archive of Hydrobiology*. 1966. Vol. 62. No 1. P. 1–28.
23. Vollenweider R.A. Scientific fundamentals of the eutrophication of lakes and flowing waters with particular reference to nitrogen and phosphorus as factors in eutrophication. OECD: Paris, 1968, 183 p.
24. Dillon P.J., Rigler F.H. The phosphorus-chlorophyll relationship in lakes. *Limnology and Oceanography*, 1974. Vol. 19. No 5. P. 767–773.
25. Dillon P.J. The phosphorus budget of Cameron Lake, Ontario: The importance of flushing rate to degree of eutrophy of lakes. *Limnology and Oceanography*, 1975. Vol. 20. No. 1. P. 28–39.
26. Boulion V.V. Influence of geographic latitude on the primary production of lake and terrestrial ecosystems. *Vodniye Resursy [Water Resources]*. 2007. Vol. 34. No. 5. P. 565–572 (In Russ.).
27. Alisov B.P. General climatology. Moscow: Gidrometeoizdat Publ., 1952. 487 p. (In Russ.).
28. Bazilevich N.I., Rodin L.E., Rozov N.N. Geographic aspects of the study of biological productivity. Leningrad: Geograf. Obshch. USSR, 1970. 28 p. (In Russ.).
29. Schloss A. L., Kicklighter D. W., Kaduk J., Wittenberg U. et al. Comparing global models of terrestrial net primary productivity (NPP): comparison of NPP to climate and the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI). *Global Change Biology*. 1999. Vol. 5. No 1. P. 25–34.
30. Ito A., Oikawa T. Global Mapping of Terrestrial Primary Productivity and Light-Use Efficiency with a Process-Based Model. *Global Environmental Change in the Ocean and on Land*. Tokyo: TERRAPUB, 2004. P. 343–358.
31. Pranuthi G., Dubey S.K., Tripathi S.K. Comparison of different models for estimation of net primary productivity in India. *Journal of Agrometeorology*. 2012. Vol. 14. No 2. P. 105–110.
32. Li Z., Chen Y., Wang Y., Fang G. Dynamic changes in terrestrial net primary production and their effects on evapotranspiration. *Hydrological Earth Systems Sciences*. 2016. Vol. 20. P. 2169–2178.
33. Cramer W., Kicklighter D. W., Bondeau A., Moore B., Churkina G., Nemry B., Ruimy A., Schloss A. Comparing global models of terrestrial net primary productivity (NPP): overview and key results. *Global Change Biology*. 1999. Vol. 5. No 1. P. 1–15.
34. Pace L.P. Prediction and the aquatic sciences. *Canadian Journal of Fishery and Aquatic Sciences*. 2001. Vol. 58. No. 1. P. 63–72.
35. Håkanson L., Boulion V.V. The lake foodweb - modeling predation and abiotic / biotic interactions. Leiden: Backhuys Publishers, 2002, 344 p.
36. Boulion V.V. The ratio of the values of the primary production of lacustrine and terrestrial ecosystems. *Doklady Rossiyskoy Akademiyi Nauk [Proceedings of the Russian Academy of Sciences]*, 2020. Vol. 493. P. 345–348 (In Russ.).
37. Li Y. P., Ji J. J. Model Estimates of Global Carbon Flux between Vegetation and the Atmosphere. *Advances in Atmospheric Sciences*. 2001. Vol. 18. No. 5. P. 807–818.
38. Kobak K.I. Biotic components of the carbon cycle. Leningrad: Gidrometeoizdat Publ., 1988. 248 p. (In Russ.).
39. Roy J., Saugier B., Mooney H. A. Terrestrial Global Productivity. San Diego: Academ. Press, 2001. 573 p.
40. Naumov A. New relationship in carbon cycle. *Law Carbon Economy*, 2012. Vol. 3. No. 3. P. 111–114.
41. Doganovsky A.M., Myakisheva N.V. Water balance and external water exchange in lakes in Russia and adjacent regions. *Uchenye zapiski*. 2015. No 41. P. 63–75 (In Russ.).
42. Infotabls.ru // Reference tables.

Сведения об авторе:

Бульон Виктор Валентинович, д-р биол. наук, профессор, ФГБУН «Зоологический институт Российской академии наук», Россия, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1; e-mail: vboulion@mail.ru

About the author:

Viktor V. Boulion, Doctor of Biological Sciences, Professor, Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya nab., 1, Saint-Petersburg, 199034 Russia; e-mail: vboulion@mail.ru