

УДК 630\*52:630\*174.754

## ФИТОМАССА ДЕРЕВЬЕВ ДВУХВОЙНЫХ СОСЕН ЕВРАЗИИ: АДДИТИВНЫЕ МОДЕЛИ В КЛИМАТИЧЕСКИХ ГРАДИЕНТАХ

В. А. Усольцев<sup>1,2</sup>, И. С. Цепордей<sup>1</sup>, В. П. Часовских<sup>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, ivan.tsepordey@yandex.ru, u2007u@yandex.ru

Поступила в редакцию 08.08.2018 г.

Анализ результатов исследований взаимосвязи фитомассы деревьев и древостоев с климатическими условиями выявил широкое разнообразие независимых переменных и их сочетаний, привлекаемых в качестве предикторов. Установлено наличие существенных противоречий и неопределенностей, связанных с оценкой зависимости фитомассы деревьев и древостоев от температуры и осадков с помощью как эмпирических, так и функциональных моделей. Сформированная авторами база данных о фитомассе 2100 модельных деревьев двухвойных сосен (подрод *Pinus* L.) Евразии позволила впервые разработать трансевразийскую модель, гармонизированную по структуре фитомассы дерева и дающую количественную оценку влияния на нее январских температур и годовых осадков. Гармонизация обеспечена аддитивностью фракционного состава, когда суммарная фитомасса стволов, ветвей, хвои и корней, полученная по «фракционным» уравнениям, равняется значению фитомассы, полученной по общему уравнению. Показано, что в холодных климатических поясах увеличение осадков приводит к снижению фитомассы большинства фракций, а в теплых – к ее увеличению. Соответственно во влагообеспеченных районах повышение температуры вызывает увеличение фитомассы, а в засушливых – ее снижение. Геометрическая интерпретация полученной модели представлена «пропеллерообразной» поверхностью, что согласуется с аналогичными закономерностями, ранее установленными в России на локальном и региональном уровнях. Предложенная модель аддитивной структуры фитомассы деревьев дает возможность прогнозировать изменение структуры фитомассы, связанное с одновременным повышением или понижением температуры января и годовых осадков.

**Ключевые слова:** фитомасса деревьев, аддитивные уравнения фитомассы, среднегодовая температура, осадки.

DOI: 10.15372/SJFS20190104

### ВВЕДЕНИЕ

Оценка биологической продуктивности лесов привлекает все большее внимание лесных экологов в связи с наблюдаемыми с 1960–1980-х гг. антропогенными изменениями климата (Будыко, 1977; Laing, Vinyamin, 2013). Леса играют важную роль в стабилизации климата в результате поглощения углерода из атмосферы и депонирования его в фитомассе. Становится чрезвычайно важным понимание того, как влияют изменения климата на фитомассу лесов. Это понимание поможет в выработке стратегий

лесного менеджмента, связанных с устойчивым лесопользованием и адаптационными возможностями лесов (Marlon et al., 2008; Lei et al., 2016; Fu et al., 2017).

Поскольку изменения климата влияют на локализацию природных зон, установившуюся в результате длительной эволюции растительности (Emanuel et al., 1985; Кобак, Кондрашева, 1992; Mäkipää et al., 2015; Kosanic et al., 2018), это неизбежно влечет за собой изменения в продуктивности растительного покрова (Кобак, Кондрашева, 1985; Dulamsuren et al., 2013; Schaphoff et al., 2016; Fang et al., 2016; Duan et

al., 2018). Для прогнозирования воздействия климатических изменений на продуктивность лесов необходимо знание взаимосвязей лесной фитомассы с климатическими показателями (Stegen et al., 2011).

Продуктивность лесного покрова изначально отождествлялась с интенсивностью фотосинтеза, определяемой уровнями фотосинтетически активной радиации (ФАР) и почвенно-грунтовыми условиями, и на основе этой концепции строились и строятся соответствующие функциональные модели (process-based models), в том числе описывающие влияние климата на продуктивность лесов разного породного состава в природных зонах (Monsi, Saeki, 1953; Running, Coughlan, 1988; Neilson, 1995; Eggers et al., 2008; Shuman, Shugart, 2009; Poudel et al., 2011). Однако реакции лесной экосистемы на среду обитания зависят не только от гидротермических условий, но и от трудно учитываемых генетически регулируемых изменений на физиологическом уровне. Поэтому модели, построенные на биологической основе, имеют фактически коррелятивную основу (Schulze, 2000).

Не удивительно, что результаты функциональных моделей довольно противоречивы. Для условий климатической зоны Средиземноморья в Европе высказаны предположения о том, что изменение климата может увеличить продуктивность лесов в ближайшие 50 лет на 12–14 % и накопление углерода – на 23–31 % (Eggers et al., 2008). Для евразийских бореальных лесов J. K. Shuman и Н. Н. Shugart (2009) выявили существенную взаимосвязь между изменением количества осадков и фитомассой лесов. Их анализ показал также, что повышение температуры на 2 °С в течение 200 лет не окажет существенного влияния на фитомассу лесов. Для умеренно континентальной климатической зоны Швеции среднее региональное повышение температуры на 4 °С в течение следующих 100 лет предположительно увеличит годовую продуктивность лесов на 33 % и потенциальный годовой объем вырубki древесины на 32 % (Poudel et al., 2011). В зоне умеренно влажных лесов наибольшие запасы фитомассы и углерода выявлены при умеренно низких температурах и умеренно обильных осадках (Keith et al., 2009).

Для сухих тропических лесов и лесов умеренного пояса всего американского континента от Канады на севере до юга Чили (от 55° с. ш. до 41° ю. ш.) установлены положительные зависимости надземной фитомассы обезличенных по видовому составу и морфоструктуре древо-

стоев от среднегодового количества осадков ( $R^2 = 0.37–0.39$ ). Со среднегодовой температурой связь названного показателя во влажных тропических лесах положительная ( $R^2 = 0.13$ ), а в лесах избыточного увлажнения – отрицательная, но статистически не значимая ( $R^2 = 0.02$ ). В целом климатические показатели объясняют незначительную, а во многих случаях статистически не значимую ( $R^2 = 0.02–0.03$ ) долю изменчивости фитомассы древостоев (Stegen et al., 2011). Кроме того, эмпирические исследования показали, что повышение температуры увеличивает доступность почвенного азота, что в совокупности с более продолжительным сезоном роста ведет к увеличению фитомассы деревьев (Strömberg, Linder, 2002). Однако в некоторых местообитаниях повышенная температура может привести к стрессу от влагодефицита и, как следствие, к снижению фитомассы (Wilmking et al., 2004). По-видимому, наибольшие неопределенности в оценке воздействия климата на лесную биомассу по-прежнему характерны для субтропических лесов (Fu et al., 2017).

На востоке Гималаев в высотном градиенте от 317 до 3300 м над ур. м. для модельных деревьев с пяти высотных уровней рассчитаны аллометрические уравнения надземной фитомассы. Оценки фитомассы на нижнем высотном уровне (тропический лес, среднегодовая температура 23 °С и среднегодовые осадки 4600 мм) по всеобщим моделям (Chave et al., 2005; Chojnacky et al., 2014) в сравнении с локальными выявили существенное завышение оценок, а на верхнем высотном уровне, характеризующем более низкими температурами и меньшим количеством осадков, оценки фитомассы оказались заниженными по сравнению с локальными, выполненными по авторским моделям (Tashi et al., 2017).

Традиционно продуктивность лесов оценивалась в единицах объема. Поскольку таких данных накоплено во всем мире очень много, во многих странах стали разрабатывать системы так называемых конверсионных коэффициентов, представляющих отношение той или иной фракции фитомассы или чистой первичной продукции (ЧПП) к запасу стволовой древесины (Замолодчиков, Уткин, 2000; Lehtonen et al., 2004; Teobaldelli et al., 2009). Зная изменения запасов древостоев в различных климатических градиентах, с помощью конверсионных коэффициентов можно легко предсказывать изменения фитомассы или ЧПП. Однако оказалось, что применение конверсионных коэффициентов дает завышение оценок фитомассы на 19–22 %

(Mavouroulou et al., 2014; Qiu et al., 2018; Zeng et al., 2018), а ЧПП – в 2.2–3.6 раза (Усольцев и др., 2011; Usol'tsev et al., 2011). Поэтому получил распространение регрессионный анализ связи фитомассы и ЧПП непосредственно с климатическими показателями.

Первые попытки глобального анализа продуктивности древостоев были основаны на корреляции прироста древесного запаса (Weck, 1954; Paterson, 1956) или ЧПП (Григорьев, Будыко, 1956; Rosenzweig, 1968; Brown, Lugo, 1982) с климатическим индексом – интегральным показателем, объединяющим несколько климатических факторов. Но поскольку в действительности вклады солнечной радиации, температуры, влажности и других факторов в величину продуктивности имеют специфичные уровни, они должны учитываться раздельно (Black, 1963; Wilson, 1966; Лосицкий, Чуенков, 1980).

Известно, что наиболее информативными климатическими факторами, определяющими продуктивность древостоев, являются температура и осадки. Х. Лит (1974) для 20 растительных формаций земного шара установил обезличенные по видовому составу статистически значимые положительные регрессионные зависимости ЧПП как от среднегодовой температуры, так и от среднегодового количества осадков. В Китае по данным 1340 пробных площадей, заложенных в шести лесных биомах для основных лесобразующих пород, установлены прямые положительные зависимости ЧПП от среднегодовых осадков ( $R^2 = 0.42–0.86$ ), несколько менее выраженные – от среднегодовой температуры ( $R^2 = 0.31–0.60$ ) и наименее выраженные – от потенциальной эвапотранспирации ( $R^2 = 0.24–0.50$ ) (Ni et al., 2001). Напротив, для юга США в прогностической модели потенциальной продуктивности древостоев температура и осадки оказались менее информативными показателями по сравнению с фактической эвапотранспирацией (Manogaran, 1974).

Анализ изменчивости ЧПП кедр корейского на китайском плоскогорье Чанбайшань, скоррелированной с радиальным приростом за последние 50 лет, показал, что двухфакторная линейная регрессия названного показателя с минимальной температурой апреля и летними осадками объясняет 28 % общей изменчивости ЧПП, при этом ее связь с обоими показателями положительная (Fang et al., 2016). При исследовании чувствительности аллометрических моделей над- и подземной фитомассы лиственниц Китая к изменению гидротермических условий выяв-

лено, что увеличение среднегодовой температуры на 1 °C приводит к увеличению надземной фитомассы равновеликих деревьев на 0.87 % и снижению подземной – на 2.26 %, а увеличение среднегодовых осадков на 100 мм вызывает снижение над- и подземной фитомассы соответственно на 1.52 и 1.09 % (Zeng et al., 2017). На территории Канады положительные зависимости радиального прироста деревьев установлены как от среднегодового количества осадков, так и от среднегодовой температуры (Miao, Li, 2011).

Исследование региональной изменчивости аллометрической модели надземной фитомассы деревьев сосны Массона *Pinus massoniana* Lamb. на юге Китая показало, что диаметр на высоте груди наряду с многолетним средним значением температуры вегетационного периода, суммарными осадками вегетационного периода, средней температурой и осадками самого влажного квартала оказали значительное влияние на величину фитомассы. Чрезмерные дожди в течение вегетационного периода и высокая средняя температура в самом влажном квартале понижают уровень фитомассы, в то время как теплый вегетационный период и обильные осадки в самом влажном квартале ее увеличивают (Fu et al., 2017).

Таким образом, анализ результатов исследований взаимосвязи фитомассы деревьев и древостоев с климатическими условиями выявил существенные противоречия и неопределенности, связанные с оценкой зависимости фитомассы от температуры и осадков с помощью как эмпирических, так и функциональных моделей. Противоречивые результаты имеются даже в пределах одного региона, влияние же названных климатических факторов на фитомассу деревьев и древостоев того или иного древесного вида в трансевразийских климатических градиентах по сей день неизвестно.

Принцип аддитивности фракционного состава фитомассы был реализован на примере деревьев и древостоев двухвойных сосен в нашей предыдущей работе (Усольцев и др., 2018), но при этом не было учтено влияние климатических факторов. В нашем исследовании предпринята первая попытка моделирования изменений аддитивного фракционного состава фитомассы деревьев двухвойных сосен по трансевразийским гидротермическим градиентам на основе базы данных о фитомассе деревьев основных древесных видов Евразии (Усольцев, 2016).



## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Из базы данных взяты 2100 модельных деревьев подрода сосна *Pinus* L., в том числе 1520 из естественных сосняков и 580 – из культур. Из их общего количества 98 % деревьев приходится на сосну обыкновенную *Pinus sylvestris* L. и 2 % – на сосну черную *P. nigra* J. F. Arnold (Болгария), сосну густоцветковую *P. densiflora* Siebold et Zucc., сосну ладанную *Pinus taeda* L. (Япония) и сосну уплощенную *P. tabulaeformis* Car. (Китай). Пробные площади позиционированы относительно изолиний среднегодовой температуры января и изолиний среднегодовых осадков (рис. 1).

В результате составлена матрица данных, в которой исходные эмпирические значения деревьев соотнесены с соответствующими значениями среднегодовой температуры и осадков, которая включена в процедуру регрессионного анализа.

В качестве гармонизации моделей в терминах аддитивности нами использован алгоритм, альтернативный ранее часто применяемому

(Parresol, 2001; Návar et al., 2004), а именно трехшаговая схема, разработанная в Китае (Tang et al., 2000; Dong et al., 2015) и показанная ранее (Усольцев и др., 2018).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Рассчитаны исходные зависимости

$$\ln P_i = a_{0i} + a_{1i} (\ln D) + a_{2i} (\ln H) + a_{3i} (\ln D)(\ln H) + a_{4i} X + a_{5i} [\ln(T + 40)] + a_{6i} [\ln(T + 40)]^2 + a_{7i} (\ln PR) + a_{8i} (\ln PR)^2 + a_{9i} [\ln(T + 40)] (\ln PR), \quad (1)$$

где  $P_i$  – фитомасса  $i$ -й фракции, кг: общей ( $P$ ), надземной ( $P_a$ ), корней ( $P_r$ ), кроны ( $P_c$ ), ствола в коре ( $P_s$ ), хвои ( $P_f$ ), ветвей ( $P_b$ ), древесины ствола ( $P_w$ ) и коры ствола ( $P_{bk}$ );  $D$  – диаметр на высоте груди, см;  $H$  – высота ствола, м;  $X$  – бинарная переменная, согласовывающая показатели фитомассы сосны естественного происхождения ( $X = 0$ ) и культур сосны ( $X = 1$ );  $T$  – среднегодовая температура января, °C;  $PR$  – среднегодовые осадки, мм.

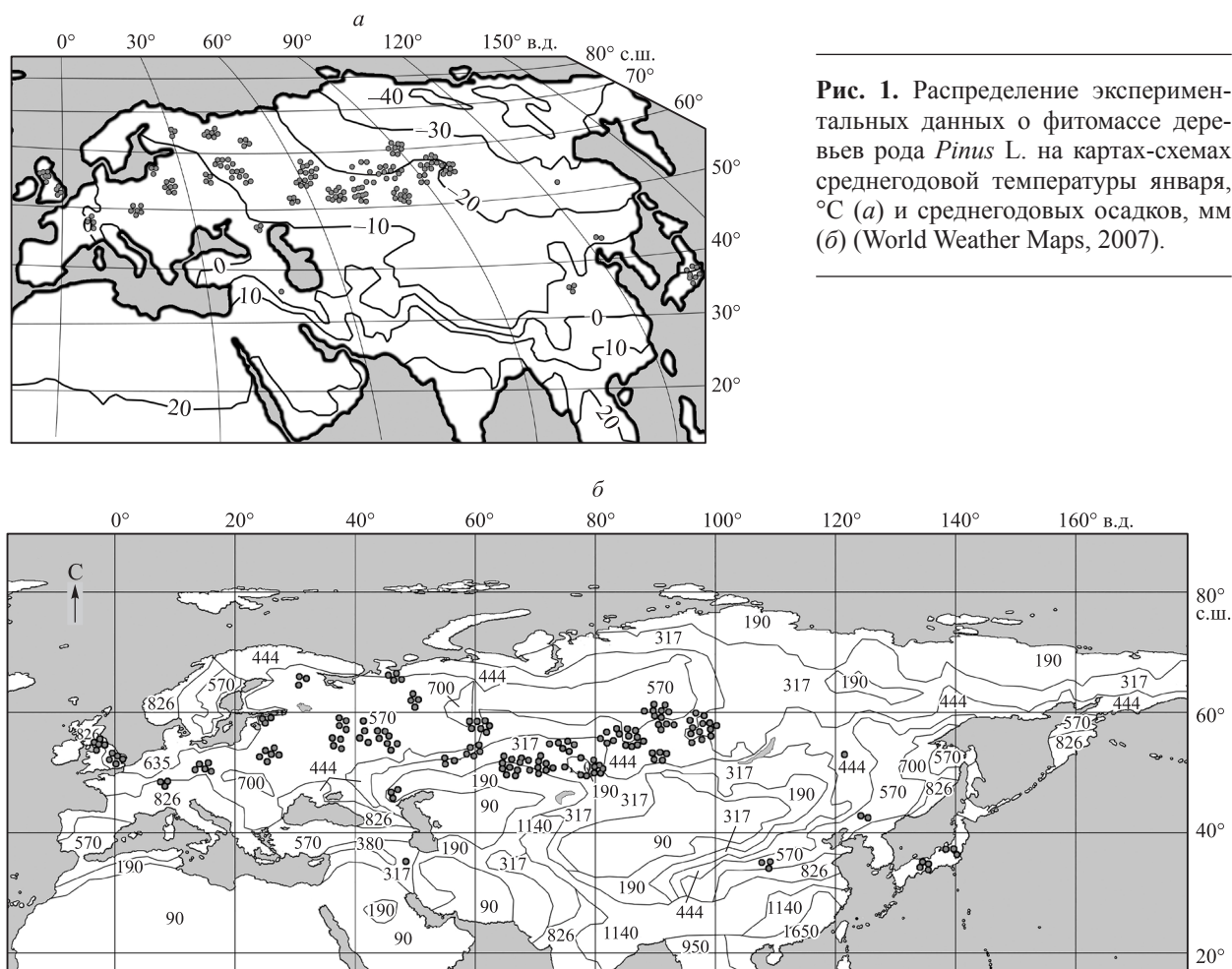


Рис. 1. Распределение экспериментальных данных о фитомассе деревьев рода *Pinus* L. на картах-схемах среднегодовой температуры января, °C (а) и среднегодовых осадков, мм (б) (World Weather Maps, 2007).

Таблица 1. Характеристика независимых (исходных) регрессионных уравнений (1) после их потенцирования

Фракция фитомассы		Регрессионные коэффициенты модели										$adjR^2*$
$P_t$	2.30E + 00	$D^{1.1166}$	$H^{-0.5219}$	$D^{0.4456(\ln H)}$	$X^{0.0772}$	$(T + 40)^{-8.2822}$	$(T + 40)^{-0.6680 \ln(T+40)}$	$PR^{3.9974}$	$PR^{-0.8918(\ln PR)}$	$(T + 40)^{2.0887(\ln PR)}$	0.967	
$P_a$	4.19E - 07	$D^{1.4760}$	$H^{0.1920}$	$D^{0.2054(\ln H)}$	$X^{0.1530}$	$(T + 40)^{-0.1952}$	$(T + 40)^{0.3453 \ln(T+40)}$	$PR^{4.1155}$	$PR^{-0.2551(\ln PR)}$	$(T + 40)^{-0.2949(\ln PR)}$	0.986	
$P_r$	2.60E + 08	$D^{0.9439}$	$H^{-0.8238}$	$D^{0.5503(\ln H)}$	$X^{-0.0860}$	$(T + 40)^{-17.9679}$	$(T + 40)^{-0.8980 \ln(T+40)}$	$PR^{2.9691}$	$PR^{-1.3222(\ln PR)}$	$(T + 40)^{3.9323(\ln PR)}$	0.900	
$P_c$	1.84E - 08	$D^{2.3429}$	$H^{-1.5926}$	$D^{0.2563(\ln H)}$	$X^{0.3922}$	$(T + 40)^{-2.0234}$	$(T + 40)^{-0.6945 \ln(T+40)}$	$PR^{6.3449}$	$PR^{-0.8077(\ln PR)}$	$(T + 40)^{1.0777(\ln PR)}$	0.940	
$P_s$	2.40E - 05	$D^{1.2493}$	$H^{0.7887}$	$D^{0.1704(\ln H)}$	$X^{0.0554}$	$(T + 40)^{-0.2100}$	$(T + 40)^{0.5759 \ln(T+40)}$	$PR^{2.4855}$	$PR^{-0.0557(\ln PR)}$	$(T + 40)^{-0.5389(\ln PR)}$	0.988	
$P_f$	5.38E - 09	$D^{2.3712}$	$H^{-1.5124}$	$D^{0.1599(\ln H)}$	$X^{0.5074}$	$(T + 40)^{0.7238}$	$(T + 40)^{-0.8955 \ln(T+40)}$	$PR^{5.1397}$	$PR^{-0.6418(\ln PR)}$	$(T + 40)^{0.8240(\ln PR)}$	0.900	
$P_b$	1.62E - 07	$D^{2.4542}$	$H^{-1.3980}$	$D^{0.2462(\ln H)}$	$X^{0.3042}$	$(T + 40)^{-3.5874}$	$(T + 40)^{-0.6093 \ln(T+40)}$	$PR^{5.9823}$	$PR^{-0.8214(\ln PR)}$	$(T + 40)^{1.2568(\ln PR)}$	0.942	
$P_w$	2.95E - 11	$D^{1.2712}$	$H^{0.9211}$	$D^{0.1715(\ln H)}$	$X^{0.0724}$	$(T + 40)^{0.7287}$	$(T + 40)^{1.0966 \ln(T+40)}$	$PR^{6.4527}$	$PR^{-0.2085(\ln PR)}$	$(T + 40)^{-1.2448(\ln PR)}$	0.991	
$P_{bk}$	6.82E - 09	$D^{1.3018}$	$H^{0.3605}$	$D^{0.1007(\ln H)}$	$X^{0.1361}$	$(T + 40)^{-1.0431}$	$(T + 40)^{1.1249 \ln(T+40)}$	$PR^{5.5099}$	$PR^{-0.2264(\ln PR)}$	$(T + 40)^{-0.9430(\ln PR)}$	0.967	

Примечание. \* Здесь и далее  $adjR^2$  – коэффициент детерминации, скорректированный на число параметров.

Поскольку на севере Евразии среднегодовая температура января имеет отрицательные значения, соответствующая независимая переменная модифицирована к логарифмируемому виду  $(T + 40)$ . Наряду с двумя основными массообразующими показателями дерева – диаметром  $D$  и высотой  $H$  ствола – в качестве дополнительного предиктора введен синергизм независимых переменных  $(\ln D)$   $(\ln H)$ , необходимость которого показана ранее (Усольцев и др., 2017). Характеристика уравнений (1) получена путем регрессионного анализа и после введения поправок на логарифмическое преобразование по G. L. Baskerville (1972) и потенцирования дана в табл. 1. Уравнения (1) характеризуются показателем значимости не ниже 0.05. Путем введения исходных уравнений из табл. 1 в упрощенную аддитивную схему (табл. 2) получена искомая модель (табл. 3).

Вследствие многократно большей трудоемкости измерения высоты деревьев по сравнению с диаметром ствола используют специально разработанные уравнения или таблицы, отражающие связь высоты деревьев с диаметром ствола. С этой целью рассчитано уравнение

$$\begin{aligned}
 H = \exp \{ & 6.9692 + 0.6790(\ln D) - 0.1830X + \\
 & + 1.3161[\ln(T + 40)] - 0.9837[\ln(T + 40)]^2 - \\
 & - 2.8041(\ln PR) + 0.0283(\ln PR)^2 + \\
 & + 0.8121[\ln(T + 40)] (\ln PR) \}; \\
 adjR^2 = & 0.901.
 \end{aligned}
 \tag{2}$$

Поскольку при табулировании уравнения (1) по задаваемым значениям  $D$ ,  $H$ ,  $X$ ,  $T$  и  $PR$  получили слишком большую таблицу, искомые графики зависимости фитомассы от температуры  $T$  и осадков  $PR$  построены в виде фрагмента для деревьев естественного происхождения ( $X = 0$ ) с  $D = 14$  см и  $H = 12$  м (рис. 2). Полученные в трехмерном пространстве поверхности по своей конфигурации различаются для разных фракций.

Прослеживается единая закономерность для фитомасс общей, надземной, стволов и корней: в холодных поясах ( $T = -30$  °C) увеличение осадков приводит к снижению фитомассы, а в теплых ( $T = 10$  °C) – к ее увеличению. Соответственно во влагообеспеченных районах ( $PR = 900$  мм) повышение температуры вызывает увеличение фитомассы, а в засушливых ( $PR = 300$  мм) – ее снижение. По показателям фитомассы хвои и ветвей дерева в теплых поясах ( $T = 10$  °C) увеличение осадков имеет следствием, как и у остальных фракций, повышение фитомассы деревьев,

**Таблица 2.** Принципиальная схема аллометрической аддитивной модели, предложенной в работе L. Dong et al. (2015)

Шаг 1	$P_a = \frac{1}{1 + \frac{a_r D^{b_r} H^{c_r}}{a_a D^{b_a} H^{c_a}} \times P_t}$	$P_r = \frac{1}{1 + \frac{a_r D^{b_r} H^{c_r}}{a_a D^{b_a} H^{c_a}} \times P_t}$
Шаг 2	$P_c = \frac{1}{1 + \frac{a_s D^{b_s} H^{c_s}}{a_c D^{b_c} H^{c_c}} \times P_a}$	$P_s = \frac{1}{1 + \frac{a_c D^{b_c} H^{c_c}}{a_s D^{b_s} H^{c_s}} \times P_a}$
Шаг 3а	$P_f = \frac{1}{1 + \frac{a_b D^{b_b} H^{c_b}}{a_f D^{b_f} H^{c_f}} \times P_c}$	$P_b = \frac{1}{1 + \frac{a_f D^{b_f} H^{c_f}}{a_b D^{b_b} H^{c_b}} \times P_c}$
Шаг 3б	$P_w = \frac{1}{1 + \frac{a_{bk} D^{b_{bk}} H^{c_{bk}}}{a_w D^{b_w} H^{c_w}} \times P_s}$	$P_{bk} = \frac{1}{1 + \frac{a_w D^{b_w} H^{c_w}}{a_{bk} D^{b_{bk}} H^{c_{bk}}} \times P_s}$

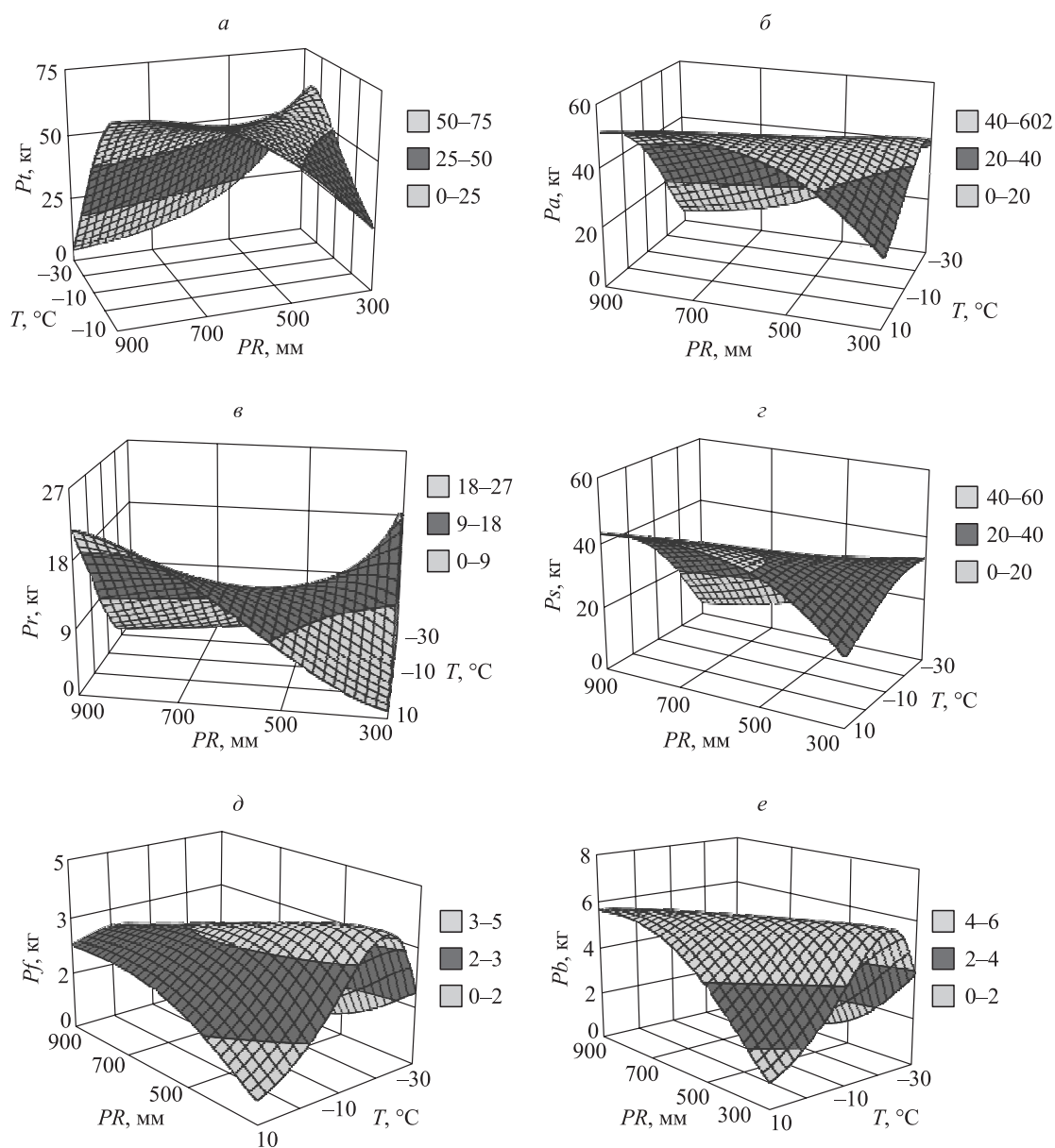
а в холодных ( $T = -30\text{ }^\circ\text{C}$ ) фитомасса изменяется по вогнутой колоколообразной кривой. Фитомассы хвои и ветвей выбиваются из общей закономерности по их реакции на температуру: по мере повышения температуры с  $-30\text{ }^\circ\text{C}$  до  $10\text{ }^\circ\text{C}$  они изменяются по выпуклой колоколообразной кривой независимо от уровня осадков.

Для культур сосны конфигурация поверхностей на рис. 2 повторяется и названные закономерности сохраняются, но со сдвигом по оси ординат: плюсовым для общей, надземной, стволов, хвои и ветвей и минусовым – для корней. Показатели фитомассы в культурах смещены по отношению к естественным древостоям по общей, надземной, ствола, кроны, хвои и ветвей соответственно на 8, 10, 6, 49, 68 и 38 %, а по корням – на 13 %.

Аналогичная общая закономерность прослежена ранее на локальном уровне в болотных лесах Томского стационара, когда при максимальных суммах температур выше  $10\text{ }^\circ\text{C}$ , равных  $2200\text{ }^\circ\text{C}$ , при увеличении осадков с 400 до 600 мм происходит повышение радиального прироста стволов на 30–50 %, а при минимальных суммах температур ( $1600\text{ }^\circ\text{C}$ ) с увеличением осадков в том же диапазоне радиальный прирост снижается на 4–9 %. Соответственно при уровне осадков 400 мм с повышением сумм температур с 1600 до  $2200\text{ }^\circ\text{C}$  радиальный прирост снижается на 14–20 %, а при уровне осадков 600 мм в том же диапазоне температур повышается на 14–33 % (Глебов, Литвиненко, 1976). В горах Южной Сибири при индексе сухости 0.2 с повы-

**Таблица 3.** Исковая трехшаговая аддитивная модель фитомассы деревьев

	$P_t = 2.30 D^{1.1166} H^{-0.5219} D^{0.4456(\ln H)} X^{0.0772} (T + 40)^{-8.2822} (T + 40)^{-0.6680 \ln(T + 40)} PR^{3.9974} PR^{-0.8918(\ln PR)} (T + 40)^{2.0887(\ln PR)}$	
Шаг 1	$P_a = \frac{1 + 6.21E + 14D^{-0.5321} H^{-1.0158} D^{0.3448(\ln H)} X^{0.2390} (T + 40)^{-17.727} (T + 40)^{-1.2433 \ln(T + 40)} PR^{-1.1465} PR^{1.0671(\ln PR)} (T + 40)^{4.2272(\ln PR)} \times P_t$	$\times P_t$
	$P_r = \frac{1 + 1.61E - 15D^{0.5321} H^{1.0158} D^{-0.3448(\ln H)} X^{0.2390} (T + 40)^{17.727} (T + 40)^{1.2433 \ln(T + 40)} PR^{1.1465} PR^{-1.0671(\ln PR)} (T + 40)^{-4.2272(\ln PR)} \times P_t$	$\times P_t$
Шаг 2	$P_c = \frac{1 + 1.30E + 03D^{-1.0937} H^{-2.3813} D^{-0.0860(\ln H)} X^{-0.3369} (T + 40)^{1.8134} (T + 40)^{1.2705 \ln(T + 40)} PR^{-3.8594} PR^{0.7520(\ln PR)} (T + 40)^{-1.6166(\ln PR)} \times P_a$	$\times P_a$
	$P_s = \frac{1 + 7.67E - 04D^{1.0937} H^{2.3813} D^{0.0860(\ln H)} X^{0.3369} (T + 40)^{-1.8134} (T + 40)^{-1.2705 \ln(T + 40)} PR^{3.8594} PR^{-0.7520(\ln PR)} (T + 40)^{1.6166(\ln PR)} \times P_a$	$\times P_a$
Шаг 3а	$P_f = \frac{1 + 3.00E + 01D^{0.0830} H^{0.1143} D^{0.0863(\ln H)} X^{-0.2032} (T + 40)^{-4.3112} (T + 40)^{0.2863 \ln(T + 40)} PR^{0.8426} PR^{-0.1796(\ln PR)} (T + 40)^{0.4328(\ln PR)} \times P_c$	$\times P_c$
	$P_b = \frac{1 + 3.33E - 02D^{-0.0830} H^{-0.1143} D^{-0.0863(\ln H)} X^{0.2032} (T + 40)^{4.3112} (T + 40)^{-0.2863 \ln(T + 40)} PR^{-0.8426} PR^{0.1796(\ln PR)} (T + 40)^{-0.4328(\ln PR)} \times P_c$	$\times P_c$
Шаг 3б	$P_w = \frac{1 + 2.31E + 02D^{0.0306} H^{-0.5605} D^{-0.0708(\ln H)} X^{0.0636} (T + 40)^{-1.7718} (T + 40)^{0.0284 \ln(T + 40)} PR^{-0.0179(\ln PR)} (T + 40)^{0.3017(\ln PR)} \times P_s$	$\times P_s$
	$P_{bk} = \frac{1 + 4.33E - 03D^{-0.0306} H^{0.5605} D^{0.0708(\ln H)} X^{-0.0636} (T + 40)^{1.7718} (T + 40)^{-0.0284 \ln(T + 40)} PR^{0.0179(\ln PR)} (T + 40)^{-0.3017(\ln PR)} \times P_s$	$\times P_s$



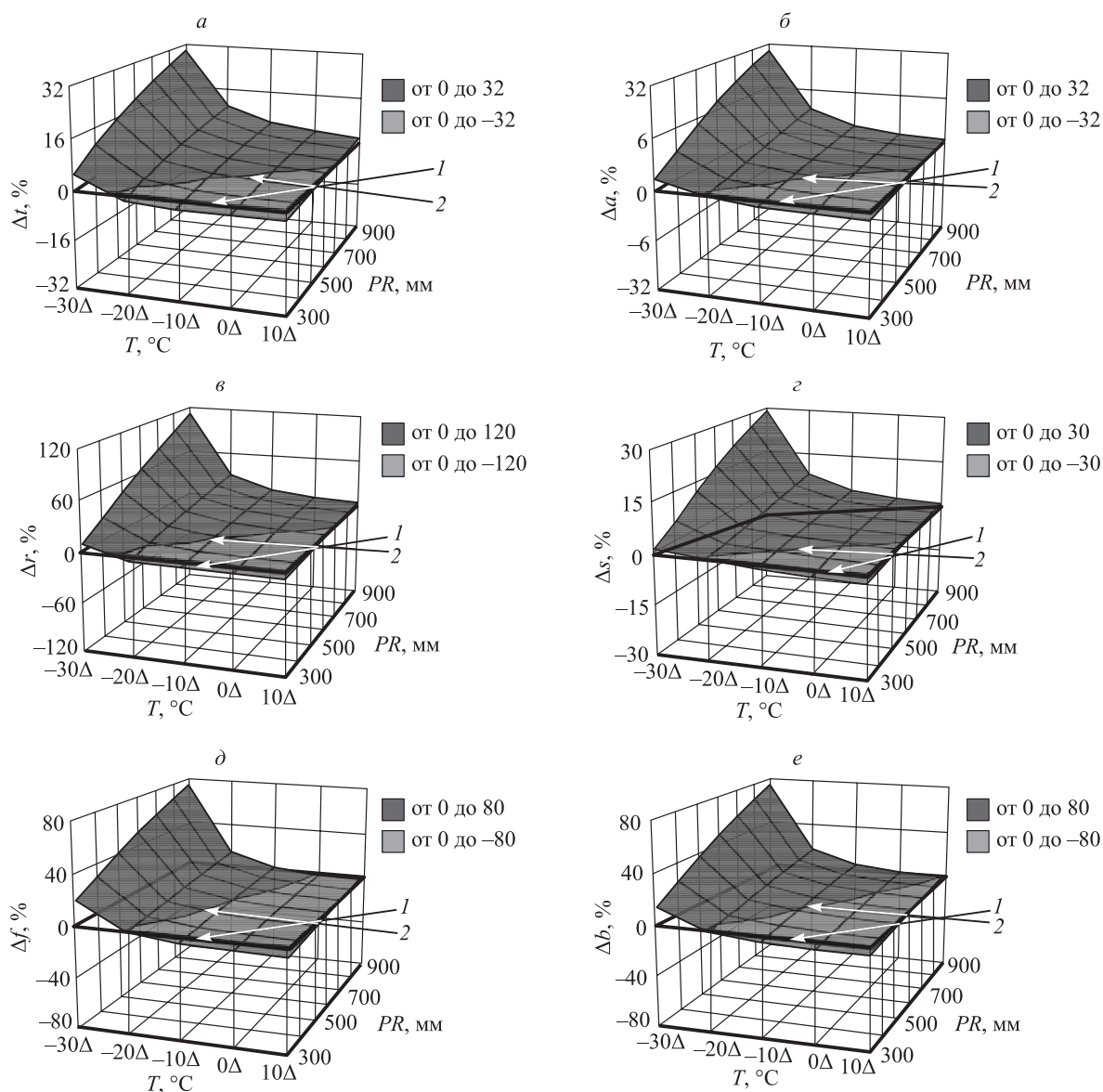
**Рис. 2.** Зависимость фитомассы деревьев естественных сосняков Евразии ( $X = 0$ ) для  $D = 14$  см и  $H = 12$  м от среднегодовой температуры января ( $T$ ) и осадков ( $PR$ ). Обозначения см. уравнение (1).

понижением сумм температур с 400 до 1600 °C бонитет у хвойных повышается с V до III класса, а при индексе сухости 1.0 с повышением сумм температур с 1200 до 1600 °C снижается с II до III класса (Поликарпов, Чебакова, 1982). Согласно результатам, полученным А. А. Молчановым (1976), в условиях севера Евразии наибольшее влияние на прирост годичного кольца оказывает температура воздуха, а в условиях южной лесостепи доминирующую роль играют осадки. Таким образом, наши результаты по изменению структуры фитомассы деревьев в двух климатических градиентах подтверждают закономерности, ранее установленные российскими

исследователями на локальном и региональном уровнях.

Полученные аддитивные модели фитомассы деревьев двухвойных сосен дают возможность установить количественные изменения в структуре их фитомассы в связи с климатическими изменениями, в частности среднегодовой температуры января и среднегодовых осадков. Процентное изменение структуры фитомассы связано с соотношением названных двух климатических показателей. Для центральной части Европейской России, российского Дальнего Востока и Северо-Восточного Китая, характеризуемых среднегодовой температурой января





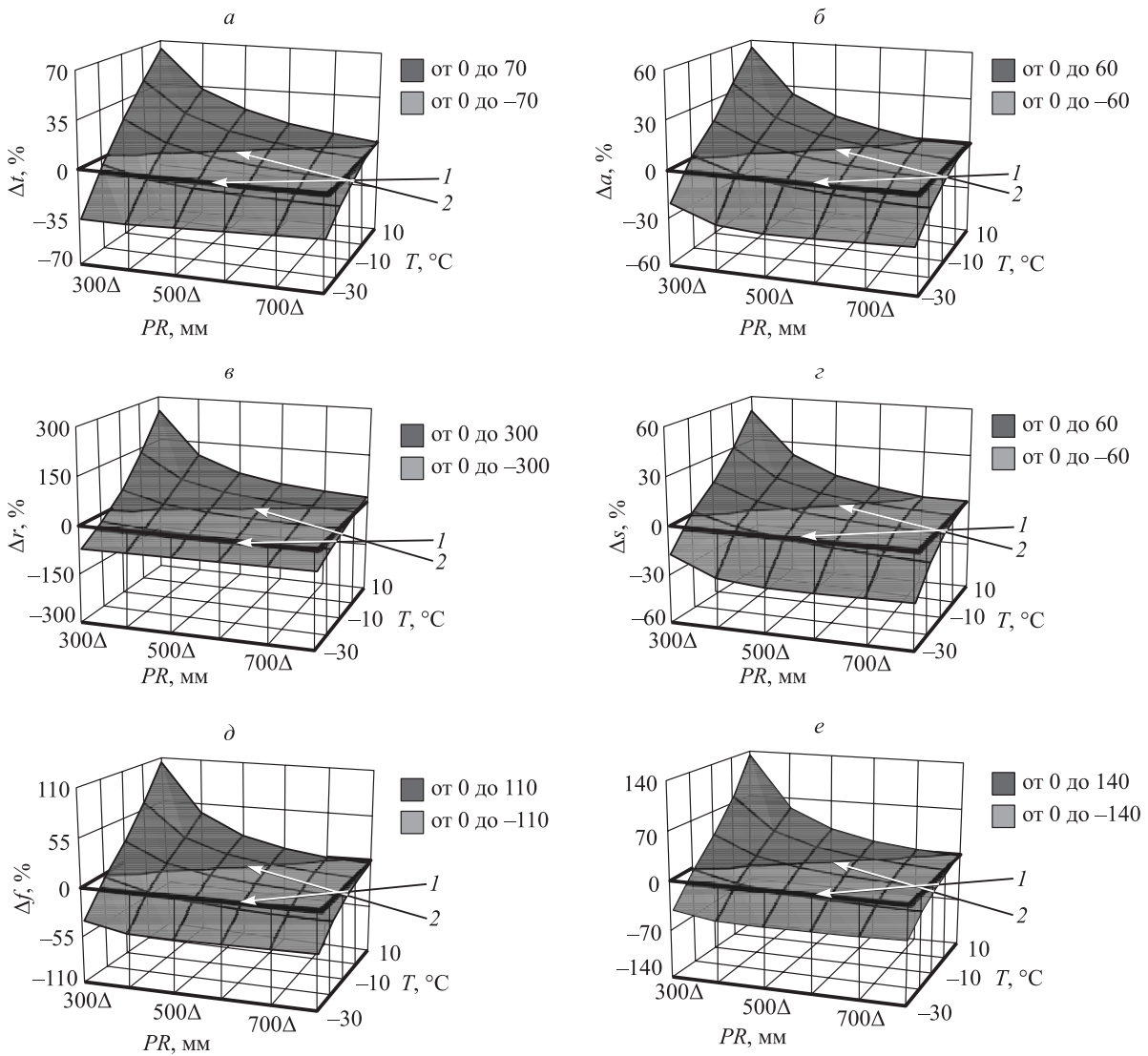
**Рис. 3.** Изменение фитомассы деревьев при повышении температуры на 1 °C вследствие предполагаемого изменения климата при разных территориальных уровнях температур и осадков.  $T$  – среднегодовая температура января, °C;  $PR$  – среднегодовой уровень осадков, мм. Буквами от *a* до *e* обозначены фракции фитомассы, изменяющейся при повышении температуры на 1 °C (%): общая  $\Delta t$ , надземная  $\Delta a$ , корней  $\Delta r$ , стволов  $\Delta s$ , хвои  $\Delta f$  и ветвей  $\Delta b$ . 1 – плоскость, соответствующая нулевому изменению фитомассы при предполагаемом повышении температуры на 1 °C; 2 – линия разграничения положительных и отрицательных изменений фитомассы ( $\Delta$ , %) при предполагаемом повышении температуры на 1 °C.

–10 °C и среднегодовыми осадками 500 мм, повышение температуры на 1 °C при неизменном уровне осадков вызывает у сосен диаметром 14 см и высотой 12 м увеличение фитомассы общей, надземной и корней на 0.4 %, стволов – на 0.7 % и снижение фитомассы хвои и ветвей у тех же деревьев соответственно на 1.4 и 0.4 % независимо от происхождения древостоев. Для тех же регионов у равновеликих деревьев повышение количества осадков на 100 мм при неизменной среднегодовой температуре января вы-

зывает снижение фитомассы общей, надземной, корней, стволов, хвои и ветвей соответственно на 2.6, 1.8, 5.8, 1.4, 4.2 и 3.3 %.

На рис. 3 показано изменение фитомассы деревьев ( $\Delta$ , %) при повышении температуры на 1 °C в разных экорегионах, характеризуемых разными соотношениями температуры и осадков. При этом предполагается, что изменение климата не влияет на осадки, которые изменяются только территориально (по регионам), а температура в результате предполагаемого из-





**Рис. 4.** Изменение фитомассы деревьев при повышении уровня осадков на 100 мм вследствие предполагаемого изменения климата при разных территориальных уровнях температур и осадков.  $T$  – среднегодовая температура января,  $^{\circ}\text{C}$ ;  $PR$  – среднегодовой уровень осадков, мм. Буквами от  $a$  до  $e$  обозначены фракции фитомассы, изменяющейся ( $\Delta$ , %) при увеличении осадков на 100 мм: общая  $\Delta t$ , надземная  $\Delta a$ , корней  $\Delta r$ , стволов  $\Delta s$ , хвои  $\Delta f$  и ветвей  $\Delta b$ . 1 – плоскость, соответствующая нулевому изменению фитомассы при предполагаемом увеличении осадков на 100 мм; 2 – линия разграничения положительных и отрицательных изменений фитомассы ( $\Delta$ , %) при предполагаемом увеличении осадков на 100 мм.

менения климата повышается на  $1^{\circ}\text{C}$  при разных территориальных (зональных) уровнях температур, обозначаемых как  $-30\Delta \dots +10\Delta$ . Рис. 3 демонстрирует общую закономерность евразийского масштаба: в холодных и достаточно влагообеспеченных климатических поясах повышение температуры при неизменном количестве осадков вызывает повышение фитомассы всех фракций, а в теплых климатических поясах с низким уровнем осадков – ее снижение.

На рис. 4 показано изменение фитомассы деревьев ( $\Delta$ , %) при увеличении осадков на 100 мм в разных экорегионах. При этом пред-

полагается, что температура января изменяется только территориально, а осадки в результате предполагаемого изменения климата повышаются на 100 мм при их разных территориальных уровнях, обозначаемых как  $300\Delta \dots 800\Delta$ . Установлена общая трансконтинентальная закономерность: в теплых климатических поясах с низким уровнем осадков повышение их уровня при неизменной среднегодовой температуре января вызывает увеличение фитомассы всех фракций, а в холодных и достаточно влагообеспеченных климатических поясах – ее снижение (см. рис. 4).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, впервые предпринятая попытка моделирования изменений аддитивного фракционного состава фитомассы деревьев двухвойных сосен по трансевразийским гидротермическим градиентам показала, что в холодных климатических поясах увеличение количества осадков приводит к снижению фитомассы большинства фракций, а в теплых – к ее увеличению. Соответственно во влагообеспеченных районах повышение температуры вызывает увеличение фитомассы, а в засушливых – ее снижение. Геометрическая интерпретация полученной закономерности представлена пропеллерообразной поверхностью.

Полученный результат подтверждает ранее установленные российскими исследователями такие же «пропеллерообразные» закономерности, выявленные на локальном и региональном уровнях. На трансконтинентальном уровне они показаны здесь впервые. Построенные аддитивные модели фитомассы деревьев двухвойных сосен дают возможность установить количественные изменения в структуре их фитомассы в связи со среднегодовой температурой января и среднегодовыми осадками. Процентное изменение структуры фитомассы зависит от соотношения названных двух климатических показателей. Для центральной части Европейской России, российского Дальнего Востока и Северо-Восточного Китая, характеризуемых среднегодовой температурой января  $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$  и среднегодовыми осадками 500 мм, повышение температуры на  $1\text{ }^{\circ}\text{C}$  при неизменном уровне осадков вызывает у сосен диаметром 14 см и высотой 12 м увеличение фитомассы общей, надземной и корней на 0.4 %, стволов – на 0.7 % и снижение фитомассы хвои и ветвей у тех же деревьев соответственно на 1.4 и 0.4 % независимо от происхождения древостоев. Для тех же регионов у равновеликих деревьев повышение осадков на 100 мм при неизменной среднегодовой температуре вызывает снижение фитомассы общей, надземной, корней, стволов, хвои и ветвей соответственно на 2.6, 1.8, 5.8, 1.4, 4.2 и 3.3 %.

Предложенная модель аддитивной структуры фитомассы деревьев дает возможность прогнозировать изменение структуры фитомассы, связанное с одновременным повышением или снижением обоих гидротермических факторов – температуры января и осадков. Разработка подобных моделей для основных лесообразующих пород Евразии даст возможность прогнозировать

изменения биологической продуктивности лесного покрова Евразии в связи с изменениями климата.

*Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического сада УрО РАН.*

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Будыко М. И. Глобальная экология. М.: Мысль, 1977. 328 с.
- Глебов Ф. З., Литвиненко В. И. Динамика ширины годичных колец в связи с метеорологическими показателями в различных типах болотных лесов // Лесоведение. 1976. № 4. С. 56–62.
- Григорьев А. А., Будыко М. И. О периодическом законе географической зональности // Докл. АН СССР. 1956. Т. 110. № 1. С. 129–132.
- Замолодчиков Д. Г., Уткин А. И. Система конверсионных отношений для расчета чистой первичной продукции лесных экосистем по запасам насаждений // Лесоведение. 2000. № 6. С. 54–63.
- Кобак К. И., Кондрашева Н. Ю. Антропогенные воздействия на лесные экосистемы и роль этих воздействий в глобальном углеродном цикле // Ботан. журн. 1985. Т. 70. № 3. С. 305–313.
- Кобак К. И., Кондрашева Н. Ю. Изменения локализации природных зон при глобальном потеплении // Экология. 1992. № 3. С. 9–18.
- Лит Х. Моделирование первичной продуктивности земного шара // Экология. 1974. № 2. С. 13–23.
- Лосицкий К. Б., Чуенков В. С. Эталонные леса. 2-е изд., перераб. М.: Лесн. пром-сть, 1980. 192 с.
- Молчанов А. А. Дендроклиматические основы прогнозов погоды. М.: Наука, 1976. 168 с.
- Поликарпов Н. П., Чебакова Н. М. Оценка биологической продуктивности лесообразующих пород на экологической основе // Формирование молодняков хвойных пород. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1982. С. 25–54.
- Усольцев В. А. Фитомасса модельных деревьев лесообразующих пород Евразии: база данных, климатически обусловленная география, таксационные нормативы. Екатеринбург: Урал. гос. лесотехн. ун-т, 2016. 335 с.
- Усольцев В. А., Воронов М. П., Часовских В. П. Чистая первичная продукция лесов Урала: методы и результаты автоматизированной оценки // Экология. 2011. № 5. С. 334–343.
- Усольцев В. А., Колчин К. В., Воронов М. П. Фиктивные переменные и смещения всеобщих аллометрических моделей при локальной оценке фитомассы деревьев (на примере *Picea L.*) // Эко-Потенциал. 2017. № 1(17). С. 22–39.
- Усольцев В. А., Цепордей И. С., Шубаири С. О. Р., Дар Дж. А., Часовских В. П. Аддитивные аллометрические модели фитомассы деревьев и древостоев двухвойных сосен как основа региональных таксационных нормативов для Евразии // Эко-Потенциал. 2018. № 1(21). С. 27–47.

- Baskerville G. L.* Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass // *Can. J. For. Res.* 1972. V. 2. N. 1. P. 49–53.
- Black J. N.* The interrelationship of solar radiation and leaf area index in determining the rate of dry matter production of swards of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.) // *Austral. J. Agr. Res.* 1963. V. 14. Iss. 1. P. 20–37.
- Brown S., Lugo A. E.* The storage and production of organic matter in tropical forests and their role in the global carbon cycle // *Biotropica.* 1982. V. 14. N. 3. P. 161–187.
- Chave J., Andalo C., Brown S., Cairns M. A., Chambers J. Q., Eamus D., Fölster H., Fromard F., Higuchi N., Kira T., Lescure J.-P., Nelson B. W., Ogawa H., Puig H., Riéra B., Yamakura T.* Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests // *Oecologia.* 2005. V. 145. Iss. 1. P. 87–99.
- Chojnacky D. C., Heath L. S., Jenkins J. C.* Updated generalized biomass equations for North American tree species // *Forestry.* 2014. V. 87. Iss. 1. P. 129–151.
- Dong L., Zhang L., Li F.* A three-step proportional weighting system of nonlinear biomass equations // *For. Sci.* 2015. V. 61. N. 1. P. 35–45.
- Duan H., Huang G., Zhou Sh., Tissue D. T.* Dry mass production, allocation patterns and water use efficiency of two conifers with different water use strategies under elevated [CO<sub>2</sub>], warming and drought conditions // *Europ. J. For. Res.* 2018. V. 137. Iss. 5. P. 605–618.
- Dulamsuren Ch., Wommelsdorf T., Zhao F., Xue Y., Zhumadilov B. Z., Leuschner C., Hauck M.* Increased summer temperatures reduce the growth and regeneration of *Larix sibirica* in southern boreal forests of Eastern Kazakhstan // *Ecosystems.* 2013. V. 16. Iss. 8. P. 1536–1549.
- Eggers J., Lindner M., Zudin S., Zaehle S., Liski J.* Impact of changing wood demand, climate and land use on European forest resources and carbon stocks during the 21st century // *Glob. Change Biol.* 2008. V. 14. Iss. 10. P. 2288–2303.
- Emanuel W. R., Shugart H. H., Stevenson M. P.* Climatic change and the broad-scale distribution of terrestrial ecosystem complexes // *Climatic Change.* 1985. V. 7. Iss. 1. P. 29–43.
- Fang O., Wang Y., Shao X.* The effect of climate on the net primary productivity (NPP) of *Pinus koraiensis* in the Changbai Mountains over the past 50 years // *Trees.* 2016. V. 30. Iss. 1. P. 281–294.
- Fu L., Lei X., Hu Z., Zeng W., Tang S., Marshall P., Cao L., Song X., Yu L., Liang J.* Integrating regional climate change into allometric equations for estimating tree aboveground biomass of Masson pine in China // *Ann. For. Sci.* 2017. V. 74. N. 42. P. 1–15.
- Keith H., Mackey B. G., Lindenmayer D. B.* Re-evaluation of forest biomass carbon stocks and lessons from the world's most carbon-dense forests // *PNAS.* 2009. V. 106. Iss. 28. P. 11 635–11 640.
- Kosanic A., Anderson K., Harrison S., Turkington T., Bennie J.* Changes in the geographical distribution of plant species and climatic variables on the West Cornwall peninsula (South West UK) // *PLoS ONE.* 2018. V. 13. N. 2. P. 1–18. e0191021.
- Laing J., Binyamin J.* Climate change effect on winter temperature and precipitation of Yellowknife, Northwest Territories, Canada from 1943 to 2011 // *Amer. J. Climate Change.* 2013. V. 2. N. 4. P. 275–283.
- Lehtonen A., Mäkipää R., Heikkinen J., Sievänen R., Liski J.* Biomass expansion factors (BEFs) for Scots pine, Norway spruce and birch according to stand age for boreal forests // *For. Ecol. Manag.* 2004. V. 188. P. 211–224.
- Lei X., Yu L., Hong L.* Climate-sensitive integrated stand growth model (CS-ISGM) of Changbai larch (*Larix olgensis*) plantations // *For. Ecol. Manag.* 2016. V. 376. P. 265–275.
- Mäkipää R., Villén-Peréz S., Salemaa M., Heikkinen J.* Potential changes in the species' range of geographical distribution // *Towards a New Era of Forest Science in Boreal Region. Abstr. 17<sup>th</sup> IBFRA Conf., May 24–29, 2015, Rovaniemi, Finland / R. Mäkipää and T. Kilponen (Eds.). Helsinki, Finland: Nat. Res. Inst. Finland, 2015. P. 30.*
- Manogaran C.* Climatic limitations of the potential for tree growth in southern forests // *For. Abstr.* 1974. V. 35. N. 11. P. 642.
- Marlon J. R., Bartlein P. J., Carcaillet C., Gavin D. G., Harrison S. P., Higuera P. E., Joos F., Power M. J., Prentice I. C.* Climate and human influences on global biomass burning over the past two millennia // *Nature Geoscience.* 2008. N. 1. P. 697–702.
- Mavouroulou Q. M., Ngomanda A., Obiang N. L. E., Lebamba J., Gomat H., Mankou G. S., Loumeto J., Iponga D. M., Ditsouga F. K., Koumba R. Z., Bobé K. H. B., Lépengué N., Mbatchi B., Picard N.* How to improve allometric equations to estimate forest biomass stocks? Some hints from a central African forest // *Can. J. For. Res.* 2014. V. 44. N. 7. P. 685–691.
- Miao Z., Li C.* Predicting tree growth dynamics of boreal forest in response to climate change / C. Li, L. Laforteza, J. Chen (Eds.). *Landscape Ecology in Forest Management and Conservation.* Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 2011. P. 176–205.
- Monsi M., Saeki T.* Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion // *Jap. J. Bot.* 1953. V. 14. N. 1. P. 22–52.
- Návar Ch. J. J., González N. B., Graciano J. J. L., Dale V., Parresol B.* Additive biomass equations for pine species of forest plantations of Durango, Mexico // *Madera y Bosques.* 2004. V. 10. N. 2. P. 17–28.
- Neilson R. P.* A model for predicting continental-scale vegetation distribution and water balance // *Ecol. Appl.* 1995. V. 5. Iss. 2. P. 362–385.
- Ni J., Zhang X.-S., Scurlock J. M. O.* Synthesis and analysis of biomass and net primary productivity in Chinese forests // *Ann. For. Sci.* 2001. V. 58. N. 4. P. 351–384.
- Parresol B. R.* Additivity of nonlinear biomass equations // *Can. J. For. Res.* 2001. V. 31. N. 5. P. 865–878.
- Paterson S. S.* *The forest area of the world and its potential productivity.* Göteborg, Sweden: The Royal Univ. Göteborg, 1956. 216 p.
- Poudel B. C., Sathre R., Gustavsson L., Bergh J., Lundström A., Hyvönen R.* Effects of climate change



- on biomass production and substitution in north-central Sweden // *Biomass and Bioenergy*. 2011. V. 35. Iss. 10. P. 4340–4355.
- Qiu Q., Yun G., Zuo Sh., Yan J., Hua L., Ren Y., Tang J., Li Y., Chen Qi. Variations in the biomass of *Eucalyptus* plantations at a regional scale in Southern China // *J. For. Res.* 2018. V. 29. Iss. 5. P. 1263–1276.
- Rosenzweig M. L. Net primary productivity of terrestrial communities: prediction from climatological data // *The Am. Nat.* 1968. V. 102. N. 923. P. 67–74.
- Running S. W., Coughlan J. C. A general model of forest ecosystem processes for regional applications. I. Hydrologic balance, canopy gas exchange and primary production processes // *Ecol. Modell.* 1988. V. 42. Iss. 2. P. 125–154.
- Schaphoff S., Reyer C. P. O., Schepaschenko D., Gerten D., Shvidenko A. Tamm Review: Observed and projected climate change impacts on Russia's forests and its carbon balance // *For. Ecol. Manage.* 2016. V. 361. P. 432–444.
- Schulze E.-D. The carbon and nitrogen cycle of forest ecosystems // *Carbon and nitrogen cycling in European forest ecosystems* / E.-D. Schulze (Ed.). Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 2000. P. 3–13.
- Shuman J. K., Shugart H. H. Evaluating the sensitivity of Eurasian forest biomass to climate change using a dynamic vegetation model // *Environ. Res. Lett.* 2009. V. 4. N. 4. P. 1–7. 045024.
- Stegen J. C., Swenson N. G., Enquist B. J., White E. P., Phillips O. L., Jørgensen P. M., Weiser M. D., Mendoza A. M., Vargas P. N. Variation in above-ground forest biomass across broad climatic gradients // *Global Ecol. Biogeogr.* 2011. V. 20. Iss. 5. P. 744–754.
- Strömberg M., Linder S. Effects of nutrition and soil warming on stemwood production in a boreal Norway spruce stand // *Glob. Change Biol.* 2002. V. 8. Iss. 12. P. 1194–1204.
- Tang S., Zhang H., Xu H. Study on establish and estimate method of compatible biomass model // *Scientia Silvae Sinicae*. 2000. V. 36. Supl. 1. P. 19–27 (in Chinese with English abstract).
- Tashi S., Keitel C., Singh B., Adams M. Allometric equations for biomass and carbon stocks of forests along an altitudinal gradient in the eastern Himalayas // *Forestry*. 2017. V. 90. Iss. 3. P. 445–454.
- Teobaldelli M., Somogyi Z., Migliavacca M., Usoltsev V. A. Generalized functions of biomass expansion factors for conifers and broadleaved by stand age, growing stock and site index // *For. Ecol. Manage.* 2009. V. 257. Iss. 3. P. 1004–1013.
- Usoltsev V. A., Voronov M. P., Chasovskikh V. P. Net primary production of Ural forests: Methods and results of automated estimating // *Rus. J. Ecol.* 2011. V. 42. Iss. 5. P. 362–370. Article 362 (Original Russian Text © V. A. Usol'tsev, M. P. Voronov, V. P. Chasovskikh. 2011. Publ. in *Ekologiya*. 2011. N. 5. P. 334–343).
- Weck J. Untersuchungen über die Ertragspotenz der deutschen Waldlandschaften // *Allg. Forst- und Jagdzeitung*. 1954. Bd. 125. N. 5. S. 153–159.
- Wilmking M., Juday G. P., Barber V. A., Zald H. S. J. Recent climate warming forces contrasting growth responses of white spruce at treeline in Alaska through temperature thresholds // *Glob. Change Biol.* 2004. V. 10. Iss. 10. P. 1724–1736.
- Wilson J. W. An analysis of plant growth and its control in Arctic environments // *Ann. Bot.* 1966. V. 30. N. 119. P. 383–402.
- World Weather Maps, 2007. URL: <https://www.mapsofworld.com/referrals/weather/>
- Zeng W. S., Duo H. R., Lei X. D., Chen X. Y., Wang X. J., Pu Y., Zou W. T. Individual tree biomass equations and growth models sensitive to climate variables for *Larix* spp. in China // *Europ. J. For. Res.* 2017. V. 136. Iss. 2. P. 233–249.
- Zeng W. S., Chen X. Y., Pu Y., Yang X. Y. Comparison of different methods for estimating forest biomass and carbon storage based on national forest inventory data // *For. Res.* 2018. V. 31. N. 1. P. 66–71.



## **TREE BIOMASS OF TWO-NEEDED PINES IN EURASIA: ADDITIVE MODELS IN CLIMATIC GRADIENTS**

**V. A. Usoltsev<sup>1,2</sup>, I. S. Tsepordey<sup>1</sup>, V. P. Chasovskikh<sup>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  
Sibirskiy trakt, 37, Yekaterinburg, 620100 Russian Federation*

---

E-mail: Usoltsev50@mail.ru, ivan.tsepordey@yandex.ru, u2007u@yandex.ru

The analysis of studies on the relations between tree and forest stand biomass and climatic conditions revealed a wide variety of independent variables and their combinations involved as predictors. There are significant contradictions and uncertainties found in modeling of dependences of tree and stand biomass upon temperature and precipitation using both empirical and process-based models. The database on biomass of 2100 single-trees of two-needled pines (subgenus *Pinus* L.) of Eurasia compiled by the authors, enables to design for the first time a trans-Eurasian harmonized model on the tree biomass structure and to estimate quantitatively the influence of January temperatures and annual precipitation on tree biomass. The harmonization is achieved with additivity of biomass component composition, which means that the total of biomass components (stems, branches, foliage, roots) derived from component equations is equal to the result obtained using a common biomass equation. It is stated, that in cold climatic zones any increase in precipitation leads to a corresponding decrease in the biomass values, but in warm zones – to its increase. In wet areas, the rise in temperature causes an increase of biomass values, but in arid areas – their reductions. Geometric view of this model represented by a «propeller-shaped» surface is consistent with the results formerly revealed by the other authors in Russia on local and regional levels. The proposed transcontinental model of additive structure of tree biomass makes it possible to predict a change of biomass structure in relation to simultaneous increase or decrease of January temperature and annual precipitation. The development of such models for basic forest-forming species grown in Eurasia enables one to forecast any changes in the biological productivity of forest cover of Eurasia in relation to climate change.

**Keywords:** *tree biomass, additive biomass model, annual temperature, precipitation.*

**How to cite:** *Usoltsev V. A., Tsepordey I. S., Chasovskikh V. P.* Tree biomass of two-needled pines in Eurasia: additive models in climatic gradients // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2019. N. 1: 44–56 (in Russian with English abstract).

DOI: 10.15372/SJFS20190104