

УДК 630*52:630*174.754

ПРОГНОЗИРОВАНИЕ БИОМАССЫ СТВОЛОВ СОСНОВЫХ ДЕРЕВЬЕВ ЕСТЕСТВЕННЫХ ДРЕВОСТОЕВ И ЛЕСНЫХ КУЛЬТУР В СВЯЗИ С ИЗМЕНЕНИЕМ КЛИМАТА

В. А. Усольцев^{1,2}, И. С. Цепордей¹

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

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

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

Поступила в редакцию 13.01.2021 г.

В условиях интенсивного замещения естественных лесов культурами важно знать, как оно скажется на продуктивности лесов и на их способности смягчать последствия климатических изменений. Цель исследования состояла в том, чтобы установить: 1) как изменяется соотношение биомассы и объема стволов деревьев двухвойных сосен (подрод *Pinus* L.) естественного и искусственного происхождения в градиентах температуры и осадков на территории Евразии и 2) какой вклад в объяснение изменчивости биомассы ствола вносят таксационные показатели дерева (возраст, диаметр и объем ствола), происхождение древостоя (естественное или искусственное) и климатические факторы (температура и осадки). Для осуществления поставленной цели сформирована база эмпирических данных о биомассе стволов сосны в количестве 975 и 508 определений в естественных сосняках и лесных культурах соответственно. Установлены положительная связь биомассы стволов со средней температурой января в условиях достаточного увлажнения и ее отсутствие в сухих условиях. Положительная связь биомассы ствола с осадками, характерная для холодных регионов, по мере перехода к теплым исчезает. Биомасса равновеликих стволов в возрасте спелости в культурах на 15 % больше, чем в естественных древостоях, а в молодняках, напротив, меньше на 4 %. Вклад таксационных показателей, происхождения древостоев и климатических факторов в объяснение изменчивости биомассы ствола составил соответственно 72, 10 и 18 %. Полученные результаты, апробированные на других древесных видах, могут быть полезны при выборе древесных видов, наиболее толерантных к климатическим сдвигам.

Ключевые слова: двухвойные сосны, связанные уравнения, средняя температура января, среднегодовые осадки.

DOI: 10.15372/SJFS20210207

ВВЕДЕНИЕ

В течение последних десятилетий при исследовании лесных экосистем большое внимание уделяется их биомассе и углероддепонирующей способности, повышение которых, возможно, способно стабилизировать изменение климата (Alekseev, Sharma, 2020). Поскольку изменение климата влияет на локализацию природных зон, сложившихся в результате длительной эволюции растительности (Kosanac et al., 2018; Roberts, 2019; Рухович и др., 2019; Rukhovich

et al., 2019), это неизбежно влечет за собой изменения продуктивности растительного покрова (Duan et al., 2018; DeLeo et al., 2020). В результате проведенных исследований влияния температуры и осадков на структуру биомассы лесов установлено, что биомасса стволов менее чувствительна к подобным изменениям по сравнению с биомассой листвы и ветвей (Усольцев, Цепордей, 2020б; Xiang et al., 2020). В то же время биомасса стволов является объектом исследований в качестве сырьевого ресурса уже в течение столетий, особенно в сфере интересов

гидролизной и целлюлозно-бумажной промышленности (Усольцев, Цепордей, 2020a). В связи с этим востребованы прогнозные оценки ее изменений по причине климатических сдвигов. Реакция биомассы лесов на изменение климата зависит и от того, компенсирует ли фотосинтетическая выгода от увеличения атмосферного CO₂ повышенные физиологические стрессы от наступления более высокой температуры или этого не произойдет (Sperry et al., 2019) и как биомасса лесов отреагирует на совместный эффект повышения температуры и содержания CO₂, особенно в высоких широтах, где повышение температуры происходит наиболее интенсивно (Stinziano, Way, 2014).

Известно, что естественные леса планеты ежегодно сокращаются на 6–13 млн га и замещаются искусственными насаждениями (Kirilenko, Sedjo, 2007). Некоторые исследователи утверждают, что увеличение общей площади мировых лесов может депонировать около четверти атмосферного CO₂, необходимого для ограничения глобального потепления до 1.5 °C выше доиндустриального уровня (Lewis et al., 2019). Поскольку известно, что искусственные леса обладают низкой экологической устойчивостью, ряд исследований посвящен анализу ее причин (Navarro-Cerrillo et al., 2018; Rahaman et al., 2020). Важно знать, как замена естественных лесов на искусственные может повлиять на изменение количественных и качественных характеристик лесов и на их способность смягчать последствия климатических изменений (Navarro-Cerrillo et al., 2018; Rodriguez-Vallejo, Navarro-Cerrillo, 2019).

Дискуссии, связанные с преимуществами естественных или искусственных насаждений, начались со времен первых лесных посадок и продолжают по сей день. В литературе отмечены более высокие производственные показатели культур по сравнению с естественными древостоями (Поляков и др., 1986; Guo, Ren, 2014), но имеются и противоположные результаты (Yu et al., 2019; Widagdo et al., 2020). Кроме того, есть данные о культурах, запасы которых меньше на 27 % по сравнению с запасами естественных древостоев в молодняках и на 36 % больше в спелых древостоях (Залесов и др., 2002). Но в литературе нет данных о том, какой вклад в объяснение изменчивости биомассы дерева вносят таксационные показатели дерева и какой – климатические переменные. Связь биомассы и продуктивности с широтой и высотой над уровнем моря была более выраженной

в естественных лесах, чем в лесных культурах, но при этом не были учтены таксационные показатели древостоев и их видовой состав. В результате полученные закономерности характеризовались крайне низкими коэффициентами детерминации – от 0 до 2 % (Guo, Ren, 2014).

Цель нашего исследования состоит в том, чтобы установить: 1) как изменяется соотношение биомассы и объема стволов деревьев двухвойных сосен (подрод *Pinus* L.) естественного и искусственного происхождения в градиентах температуры и осадков на территории Евразии и 2) какой вклад в объяснение изменчивости биомассы ствола вносят таксационные показатели дерева (возраст, диаметр и объем ствола), происхождение древостоя (естественное или искусственное) и климатические факторы (температура и осадки).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Из базы данных о биомассе лесов Евразии (Usoltsev, 2020) взяты значения биомассы и таксационных показателей 1483 модельных деревьев подрода *Pinus* sp., в том числе 975 естественного и 508 искусственного происхождения (табл. 1).

Таблица 1. Статистика исследуемых величин модельных деревьев сосны естественного и искусственного происхождения, представленных в исходной базе данных

Статистические показатели	Анализируемые показатели			
	<i>A</i>	<i>D</i>	<i>P_s</i>	<i>V</i>
<i>Естественные сосняки</i>				
Mean	61.0	16.3	122.0	303.0
Min	11.0	0.3	0.02	0.05
Max	430.0	65.6	1781.0	3467.0
SD	45.3	11.3	166.6	400.7
CV, %	74.3	69.2	136.6	132.3
<i>n</i>	974.0	975.0	975.0	975.0
<i>Культуры сосны</i>				
Mean	27.0	9.4	25.6	65.0
Min	3.0	0.4	0.07	0.19
Max	78.0	36.0	429.3	936.0
SD	16.4	5.8	46.9	107.5
CV, %	60.7	61.6	183.5	165.4
<i>n</i>	508.0	508.0	508.0	508.0

Примечание. Mean, Min и Max – средние, минимальные и максимальные значения соответственно; SD – стандартное отклонение; CV – коэффициент вариации; *n* – число наблюдений. *A* – возраст дерева, лет; *D* – диаметр ствола на высоте груди, см; *P_s* – масса ствола в коре в абсолютно сухом состоянии, кг; *V* – объем ствола в коре, дм³.

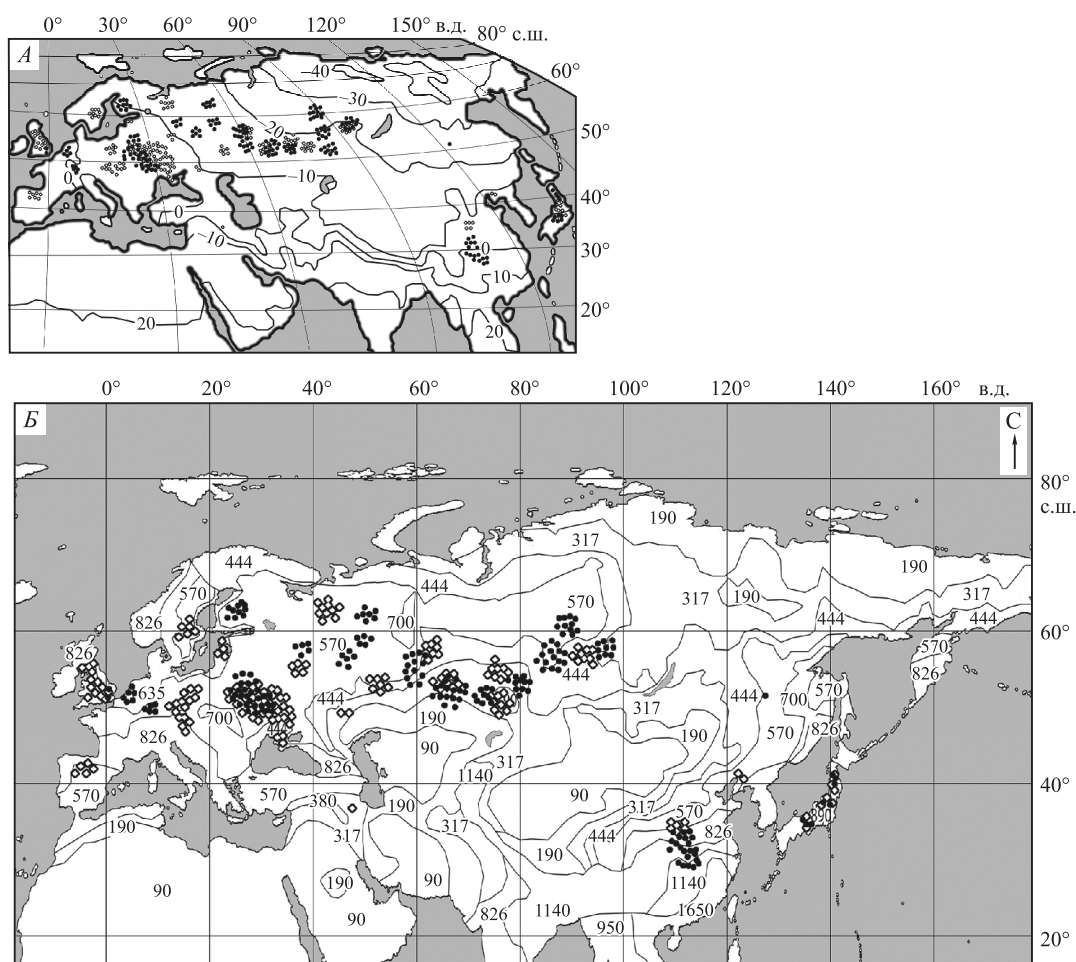


Рис. 1. Распределение пробных площадей, на которых взято 975 деревьев естественного (кольца) и 508 искусственного (квадраты) происхождения, на схемах изолиний средней температуры января, °C (А) и среднегодовых осадков (Б) (World Weather Maps, 2007).

Фактические данные о биомассе деревьев *Pinus* sp. охватывают большое количество видов этого подрода, произрастающих в Великобритании, Норвегии, Швеции, Финляндии, Чехии, Швейцарии, Польше, Германии, Венгрии, Белоруссии, Украине, России, Казахстане, Монголии, Китае и Японии. Как видно из рис. 1, распределение данных естественных древостоев и культур по регионам в пределах ареалов видов в основном однотипно.

Если придерживаться концепции видоспецифичности реакций биомассы лесов на изменения основных климатических характеристик (Усольцев и др., 2019), то при выходе на трансконтинентальный уровень становится очевидным, что ни один вид не произрастает на всей территории континента именно вследствие региональных различий климата. Продвигаясь из рефугиумов под влиянием геологических процессов и изменений климата, тот или иной вид приспособлялся к изменяющимся условиям

среды, формируя ряды викарирующих видов в пределах рода (Усольцев, Цепордей, 2020б). Отмеченное выше дает основание при анализе реакции древесных видов на изменения климатических характеристик объединить их в одну климатически зависимую совокупность в пределах всего рода, поскольку различия в экофизиологических свойствах различных видов, например сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. vs. с., черной *P. nigra* J. F. Arnold vs. с., уплощенной *P. tabiliformis* Carg., являются производными от региональных климатических особенностей.

Каждая пробная площадь, на которой проводилась оценка биомассы деревьев, ориентирована относительно изолиний средней январской температуры и изолиний среднегодовых осадков (см. рис. 1).

Данные, приведенные в табл. 1, показывают, что исследуемые величины в естественных древостоях и лесных культурах существенно различаются, особенно по возрастным диапазонам:

максимальный возраст тех и других деревьев составляет 430 и 78 лет соответственно. Столь существенное различие возрастных диапазонов было бы проблематичным, если бы возрастные тренды их биомассы описывались отдельными регрессиями. В таком случае экстраполяция возрастного тренда лесных культур до возраста естественных древостоев могла бы привести к существенным смещениям. В нашем случае этого не происходит, поскольку биомасса стволов деревьев разного происхождения анализируется в одной общей модели, т. е. экстраполяция заменяется интерполяцией (Усольцев, 2003).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В анализ включены три группы независимых переменных: 1) таксационные показатели деревьев (A , D и V), 2) бинарная переменная X , обозначенная для деревьев естественных древостоев и культур как $X = 0$ и $X = 1$ соответственно, и 3) климатические переменные – средняя температура января, модифицированная в виде ($T + 40$ °C), и среднегодовые осадки PR , мм. Модификация температуры как независимой переменной связана с тем, что в северных широтах она имеет минусовую величину, не подлежащую логарифмической трансформации в нашей модели. Обоснование логарифмической трансформации дано ранее (Mascaro et al., 2014). Выбор зимней, а не среднегодовой температуры объясняется тем, что наиболее выраженные изменения биоты связаны с зимней, а не летней температурой (Morley et al., 2017) и зимние температуры в Северном полушарии в течение XX в. повышались быстрее среднегодовых (Serreze et al., 2000; Felton et al., 2016).

Выбор зимней температуры вместо летней или среднегодовой имеет и биологическую подоплеку. Известно, что эффективность моделирования экологических объектов зависит от уровня выполнения содержательного анализа эмпирических данных, т. е. от уровня анализа изменчивости факторов воздействия во времени и пространстве. Применительно к одному фактору этот принцип означает выявление наиболее информативного (активного) диапазона его воздействия (Лиёпа, 1980) с целью нахождения оптимального диапазона, в пределах которого выбранный фактор, неоднозначный по своему информационному содержанию, объяснял бы наибольшую долю изменчивости результирующей переменной. «Понятие активного периода связано с понятием оптимума экологического

фактора. Каждый фактор имеет характерный для него оптимум воздействия, при котором потребности системы в данном факторе удовлетворены полностью и изучаемый процесс протекает наиболее успешно. Оптимум представляет собой определенную зону уровня фактора, ниже которой система испытывает недостаток фактора, а при уровне выше этой зоны фактор оказывает ингибирующее влияние» (Лиёпа, 1980. С. 110–111). Иными словами, любой внешний фактор, влияющий на экосистему, имеет определенный диапазон, в котором его действие наиболее эффективно. В нашей работе использован показатель средней температуры января как наиболее чувствительный к изменению климата.

По результатам регрессионного анализа слабый временной тренд биомассы в связи с летними температурами по сравнению с крутым трендом в связи с зимними температурами означает меньший наклон регрессии и худшее отношение остаточной дисперсии к общей, объясняемой этой регрессией. Очевидно, что, принимая среднюю зимнюю, а не среднюю летнюю или среднегодовую температуру в качестве одной из независимых переменных, мы получаем более надежную зависимость, обладающую более высокой прогностической способностью. Вследствие сезонности изменения солнечной радиации принимаются во внимание два разных уровня средних температур – зимних или летних. Сезонность осадков на большей части территории Евразии не выражена в такой же степени, поэтому здесь рассматривается лишь их среднегодовой уровень.

В качестве одной из независимых переменных принят возраст дерева, поскольку при многофакторной обусловленности биомассы ствола возраст является определяющим фактором, объясняющим до 55 % изменчивости биомассы (Qiu et al., 2018), и по отношению к возрасту остальные таксационные показатели вторичны (Xiang et al., 2020). В структуру модели включены только статистически значимые независимые переменные. В частности, не учтена в качестве независимой переменной высота дерева, поскольку она связана с возрастом дерева коэффициентом корреляции 0.7.

Исходя из понятия онтогенетической аллометрии высоты и диаметра ствола (Мина, Клеветаль, 1976; Усольцев, 1976; Кофман, 1982, 1986), или теории метаболического масштабирования (West et al., 1997; Enquist, Niklas, 2002; Niklas, 2004; McCarthy et al., 2007), полностью исключить явление мультиколлинеарности невоз-

можно. Здесь мы сталкиваемся со своеобразной «накладкой» статической и онтогенетической аллометрий (Воробейчик, 2001) и с нарушением аллометрии в процессе «мультимасштабного анализа эмпирических данных» (Гелашвили и др., 2013. С. 135). Вместе с тем, придерживаясь стратегии планирования пассивного эксперимента, можно построить матрицу исходных данных таким образом, чтобы распределения деревьев по диаметру и высоте были максимально приближены к ортогональной схеме (Налимов, Чернова, 1965; Налимов, 1971; Усольцев, 2004). Сформированная база данных о биомассе деревьев лесобразующих древесных видов Евразии (Usoltsev, 2020) дает возможность использования если не ортогональной, то приближенной к ней схемы.

В результате регрессионного анализа полученная эмпирическая модель, скорректированная на логарифмическое преобразование (Baskerville, 1972):

$$\begin{aligned} \ln P_s = & -10.952 + 0.1224 (\ln A) + \\ & + 0.2180 (\ln D) + 0.8640 (\ln V) - \\ & - 0.3647 (X) + 0.1089 [X (\ln A)] + \\ & + 2.4902 [\ln (T + 40)] + 1.6717 (\ln PR) - \\ & - 0.4348 [\ln (T + 40)] (\ln PR); \\ \text{adj}R^2 = & 0.995; \text{SE} = 0.14, \end{aligned} \quad (1)$$

где $\text{adj}R^2$ – коэффициент детерминации, скорректированный на число переменных; SE – стандартная ошибка уравнения.

Для сравнительного анализа биомассы стволов естественных сосняков и культур исходные данные для табулирования модели (1) необходимо привести к сопоставимому виду, поскольку их таксационные показатели существенно различаются (см. табл. 1). Для сопоставления деревьев разного происхождения использована система связанных уравнений (Усольцев, Цепордей, 2020б): при условии, что возраст спелости 100 лет, рассчитаны вспомогательные уравнения для диаметра ствола

$$\begin{aligned} \ln D = & -0.4992 + 0.8263 (\ln A); \\ \text{adj}R^2 = & 0.504; \text{SE} = 0.58 \end{aligned} \quad (2)$$

и для объема ствола

$$\begin{aligned} \ln V = & -2.1952 + 0.2123 (\ln A) + 2.3044 (\ln D); \\ \text{adj}R^2 = & 0.982; \text{SE} = 0.29. \end{aligned} \quad (3)$$

Подставив в уравнение (2) значение возраста 100 лет, получаем искомый диаметр ствола, а подставив соответствующие значения возраст

та и диаметра ствола в уравнение (3), получаем искомое значение объема ствола. Затем по известным значениям таксационных показателей деревьев и задаваемым значениям X , T и PR , подставляемым в модель (1), получаем две двухвходовые (по T и PR) таблицы для деревьев естественных древостоев и лесных культур. При сопоставлении таблиц видно, что биомасса стволов в лесных культурах больше на 15 %, чем в естественных древостоях. Графическая трехмерная интерпретация полученных таблиц дает наглядное представление о характере изменения массы стволов в градиентах температур и осадков. Заметим, что сопоставляются значения биомассы стволов, имеющих одинаковые таксационные показатели как для древостоев разного происхождения, так и для обоих климатических градиентов (рис. 2).

При анализе реакции массы ствола на температуру и осадки в их трансконтинентальных градиентах прослеживается четко выраженная положительная связь со средней температурой января независимо от происхождения древостоев, но только в районах достаточного увлажнения. По мере перехода от влагообеспеченных ($PR = 900$ мм) к влагодефицитным регионам ($PR = 300$ мм) этот положительный тренд исчезает.

Аналогично имеется положительная связь между массой ствола и количеством осадков, но при переходе от холодных регионов (-30 °C) к теплым ($+10$ °C) она аннулируется.

В уравнении (1) имеется агрегированная переменная (синергизм) $[X (\ln A)]$, отражающая совместный эффект происхождения и возраста дерева. Регрессионный коэффициент этой переменной имеет знак плюс и статистически значим на уровне $p < 0.001$ ($t = 6.9 > t_{999} = 3.3$). Это означает, что в молодняках различие массы стволов в естественных древостоях и культурах, представленное на рис. 3, сокращается или меняет знак. Чтобы уточнить этот вопрос, мы рассчитали всю цепочку уравнений (2), (3) и (1) при заданном возрасте 20 лет. Оказалось, что по величине биомассы ствола естественные древостои и культуры поменялись местами и в возрасте 20 лет равновеликие и равновозрастные деревья имеют массу ствола в культурах меньше на 4.0 % по сравнению с естественными.

Таким образом, мы имеем пропеллерообразные трехмерные поверхности, характеризующие изменение массы стволов в градиентах температуры и осадков. Поскольку объемы стволов во всех регионах предполагаются неизменными,

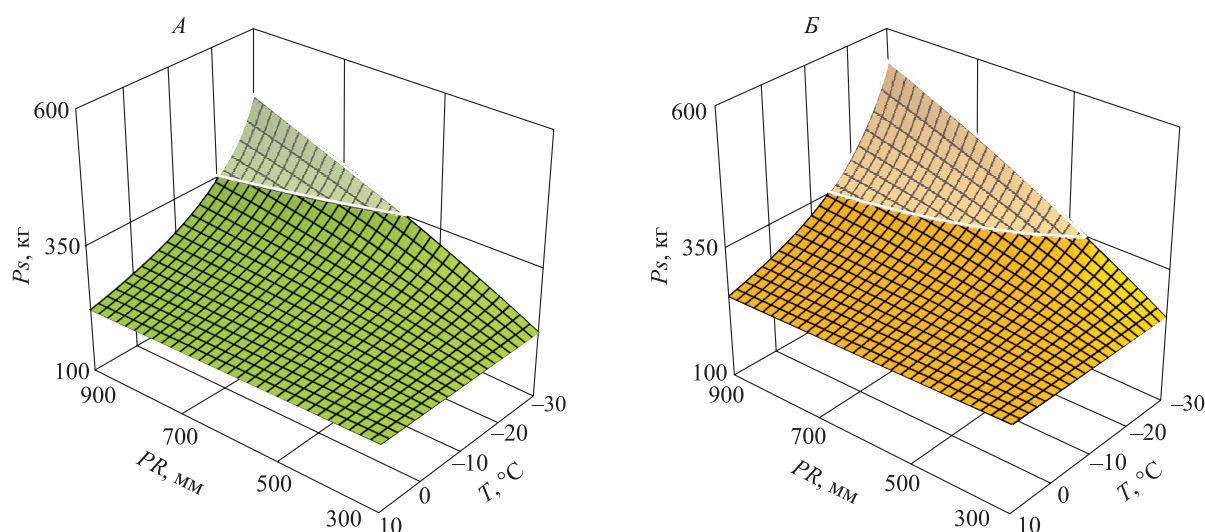


Рис. 2. Зависимость массы стволов сосны (P_s) в естественных древостоях (А) и в лесных культурах (Б) в возрасте 100 лет от средней температуры января (T) и количества среднегодовых осадков (PR) при неизменных значениях диаметра и объема ствола. Обозначения независимых переменных те же, что в уравнении (1).

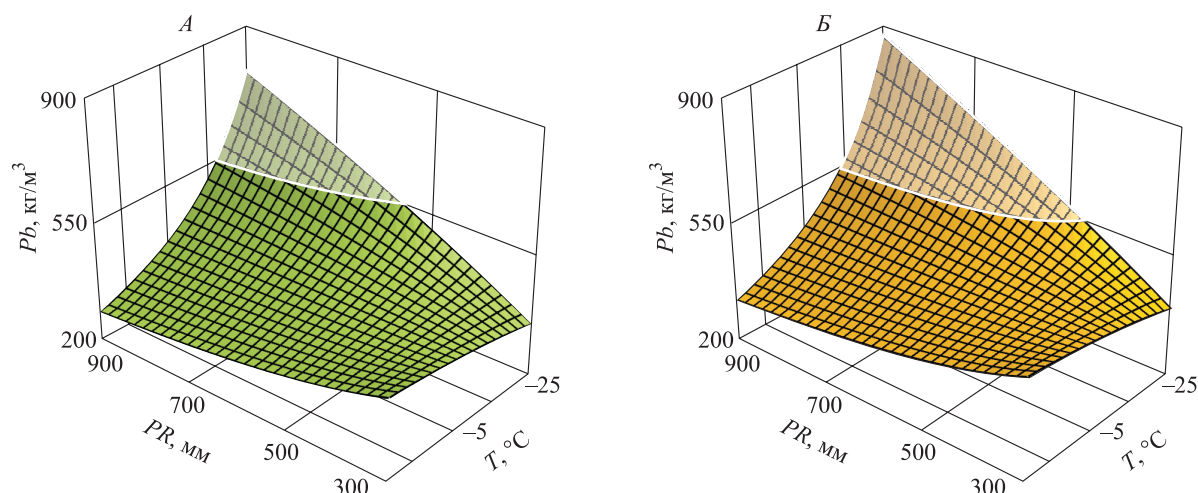


Рис. 3. Зависимость базисной плотности стволов сосны (P_b) в естественных древостоях (А) и в лесных культурах (Б) в возрасте 100 лет от средней температуры января (T) и количества среднегодовых осадков (PR) при неизменных значениях диаметра ствола.

такая картина может быть связана только с изменением базисной плотности древесины в тех же градиентах (Zhang et al., 2012). Чтобы проверить эту гипотезу, мы проанализировали базисную плотность (ρ_o , кг/м³), взяв за основу структуру модели (1), и получили следующее уравнение:

$$\begin{aligned} \ln \rho_o = & -7.4183 + 0.0895 (\ln A) - \\ & - 0.0914 (\ln D) - 0.3264 (X) + 0.0996 [X (\ln A)] + \\ & + 3.6226 [\ln (T + 40)] + 2.3035 (\ln PR) - \\ & - 0.6291 [\ln (T + 40)] (\ln PR); \\ & \text{adj}R^2 = 0.425; \text{SE} = 0.15. \end{aligned} \quad (4)$$

Регрессионные коэффициенты при климатических переменных для массы ствола (1) и ба-

зисной плотности (4) имеют одинаковые знаки, и это означает, что при неизменных значениях таксационных показателей дерева изменение биомассы ствола в климатических градиентах обусловлено изменением базисной плотности. Графическая интерпретация системы уравнений (2) и (4) подтверждает этот вывод (см. рис. 3).

Таким образом, смена соотношений биомассы равновеликих стволов в естественных древостоях и лесных культурах с возрастом обусловлена сменой соотношений их базисной плотности. Относительные доли вклада независимых переменных в объяснение изменчивости зависимой переменной в уравнении (1) приведены в табл. 2.

Таблица 2. Вклад независимых переменных уравнения (1) в объяснение изменчивости искомой зависимой переменной, %

Зависимая переменная	Независимые переменные								
	Ln A (I)	Ln D (II)	Ln V (III)	I + II + III	X	ln (T + 40) (IV)	ln PR (V)	$[\ln (T + 40)] \times \times (\ln PR)$ (VI)	IV + V + VI
ln (Ps)	13.0	5.7	53.0	71.7	10.2	5.4	6.9	5.8	18.1

Примечание. Обозначения независимых переменных те же, что в уравнении (1).

Из табл. 2 следует, что таксационные показатели объясняют около 72 % изменчивости массы ствола, в том числе 53 % приходится на объем ствола. На происхождение древостоя приходится около 10 % и на климатические переменные около 18 % общей объясненной изменчивости массы ствола, из которых около 1/3 приходится на совместный эффект влияния температуры и осадков. На уровне древостоя вклад климатических переменных в объяснение изменчивости биомассы стволов существенно ниже. Например, в дубовых древостоях он составляет лишь 1.1 % (Усольцев, Цепордей, 2020б).

Исследования биомассы лесных экосистем на трансконтинентальном уровне, выполненные для березы *Betula L.* и четырех хвойных видов Евразии, показали, что изменения их биомассы в связи с температурой и осадками видоспецифичны, т. е. различаются между видами (родами) (Усольцев и др., 2019; Усольцев, Цепордей, 2020б). Кроме того, зависимости биомассы данного вида могут быть противоположными на уровнях дерева и древостоя, как это имело место у двухвойных сосен (Усольцев и др., 2019), но могут и совпадать, как это имело место у пихты *Abies Mill.* (Usoltsev et al., 2020), или совпадать частично, как это имело место у ели *Picea A. Dietr.* (Usoltsev et al., 2020). Подобные расхождения могут быть следствием различий в морфоструктуре древостоев, в соотношении числа деревьев разного социального статуса и других, еще не изученных обстоятельств.

У лиственницы *Larix Mill.*, ели, пихты и березы в отличие от биомассы древостоев со сны увеличение биомассы по мере роста температуры наблюдается независимо от уровня увлажнения территории. В связи с повышением увлажнения территории биомасса ели, пихты и березы увеличивается, а лиственницы – снижается (Усольцев и др., 2019). Подобные различия могут быть следствием биологических особенностей разных видов (родов) и закономерностей распределения биомассы между ее компонентами (например, над- и подземной биомассы, массы кроны и ствола).

Исследования изменений биомассы деревьев и древостоев разных видов в климатических градиентах должны быть продолжены, поскольку создают основу для выбора древесных видов, наиболее толерантных к климатическим сдвигам (Saxe et al., 2001).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлена положительная связь массы стволов двухвойных сосен со средней температурой января вне зависимости от происхождения древостоев, но только в районах достаточного увлажнения. По мере перехода от влагообеспеченных к влагодефицитным регионам этот положительный тренд исчезает. Также имеется положительная связь массы ствола с осадками, но при переходе от холодных регионов к теплым она аннулируется.

При одних и тех же таксационных показателях деревьев биомасса стволов в лесных культурах в молодом возрасте на 4 % меньше, чем в естественных древостоях, а в спелом – на 15 % больше.

Вклад независимых переменных в объяснение изменчивости биомассы ствола составил: таксационные показатели – 72 %, происхождение – 10 % и климатические переменные – 18 % от общей изменчивости биомассы ствола.

Совмещение фактических данных о биомассе с климатическими факторами путем интерполяции данных на картах температур и осадков, а также расхождение между временными диапазонами закладки пробных площадей и измерения климатических параметров не обеспечивают достаточной корректности исходных данных для разработки моделей. В будущем необходимо использовать цифровые базы климатических данных (например, CRU, KNMI Climate Explorer, NASA) вместо карт.

В приведенном нами примере в качестве одной из независимых переменных был принят возраст дерева. Но традиционные объемные таблицы, принятые в лесной таксации, включают в себя значения объема ствола по двум вхо-

дам – его диаметру и высоте дерева. В случае необходимости совмещения моделей (1) с региональными объемными таблицами в структуре модели (1) возраст дерева заменяется на его высоту с использованием того же расчетного алгоритма.

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического сада УрО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ (REFERENCES)

- Воробейчик Е. Л.* Статическая аллометрия в случае существенно неоднородных выборок: опасность артефакта // Сиб. экол. журн. 2001. Т. 8. № 5. С. 631–636 [*Vorobeichik E. L.* Statischeckaya allometriya v sluchae sushchestvenno neodnorodnykh vyborok: opasnost artefakta (Statistical allometry in the case of considerably heterogeneous samples: a risk of artifact) // Sib. ecol. zhurn. (Sib. Ecol. J.). 2001. V. 8. N. 5. P. 631–636 (in Russian with English abstract)].
- Глашвили Д. Б., Иудин Д. И., Розенберг Г. С., Якимов В. Н., Солнцев В. А.* Фракталы и мультифракталы в биоэкологии. Нижний Новгород: Нижегород. гос. ун-т, 2013. 369 с. [*Gelashvili D. B., Iudin D. I., Rosenberg G. S., Yakimov V. N., Solntsev L. A.* Fraktaly i multifraktaly v bioekologii (Fractals and multifractals in bioecology). Nizhny Novgorod: Nizhegorod. gos. un-t (Nizhny Novgorod St. Univ.), 2013. 369 p. (in Russian)].
- Залесов С. В., Лобанов А. Н., Луганский Н. А.* Рост и производительность сосняков искусственного и естественного происхождения. Екатеринбург: Урал. гос. лесотех. ун-т, 2002. 112 с. [*Zalesov S. V., Lobanov A. N., Luganskiy N. A.* Rost i proizvoditel'nost' sosnyakov iskusstvennogo i estestvennogo proiskhozhdeniya (Growth and productivity of pine forests of artificial and natural origin). Yekaterinburg: Ural. gos. lesotekh. un-t (Ural St. For. Engineer. Univ.), 2002. 112 p. (in Russian)].
- Кофман Г. Б.* Уравнения роста и онтогенетическая аллометрия // Мат. биол. развит. / Под ред. А. И. Зотина, Е. В. Преснова. М.: Наука, 1982. С. 49–55 [*Kofman G. B.* Uravneniya rosta i ontogeneticheskaya allometriya (Growth equations and ontogenetic allometry) // Mat. biol. razvit. (Math. Biol. Develop.) / A. I. Zotin, E. V. Presnov (Eds.). Moscow: Nauka, 1982. P. 49–55 (in Russian)].
- Кофман Г. Б.* Рост и форма деревьев. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1986. 211 с. [*Kofman G. B.* Rost i forma derevev (Growth and form of trees). Novosibirsk: Nauka, Sib. otd-nie (Sci. Sib. Br.), 1986. 211 p. (in Russian)].
- Лиена И. Я.* Динамика древесных запасов: прогнозирование и экология. Рига: Зинатне, 1980. 171 с. [*Liena I. Ya.* Dinamika drevesnykh zapasov: prognozirovanie i ekologiya (Dynamics of wood stocks: Forecast and ecology). Riga: Zinatne, 1980. 171 p. (in Russian)].
- Мина М. В., Клевезаль Г. А.* Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с. [*Mina M. V., Klevezal G. A.* Rost zhivotnykh (Growth of animals). Moscow: Nauka, 1976. 291 p. (in Russian)].
- Налимов В. В.* Теория эксперимента. М.: Наука, 1971. 207 с. [*Nalimov V. V.* Teoriya eksperimenta (The theory of the experiment). Moscow: Nauka, 1971. 207 p. (in Russian)].
- Налимов В. В., Чернова Н. А.* Статистические методы планирования экстремальных экспериментов. М.: Наука, 1965. 340 с. [*Nalimov V. V., Chernova N. A.* Statisticheskie metody planirovaniya ekstremalnykh eksperimentov (Statistical methods for planning extreme experiments). Moscow: Nauka, 1965. 340 p. (in Russian)].
- Поляков А. Н., Ипатов Л. Ф., Успенский В. В.* Продуктивность лесных культур. М.: Агропромиздат, 1986. 240 с. [*Polyakov A. N., Ipatov L. F., Uspenskiy V. V.* Produktivnost' lesnykh kultur (Productivity of forest crops). Moscow: Agropromizdat, 1986. 240 p. (in Russian)].
- Рухович Д. И., Панкова Е. И., Калинина Н. В., Черноусенко Г. И.* Количественный расчет параметров выделения зон и фаций ареалов распространения каштановых почв России на основе климато-почвенно-гранулометрического показателя // Почвоведение. 2019. № 3. С. 304–316 [*Rukhovich D. I., Pankova E. I., Kalinina N. V., Chernousenko G. I.* Kolichestvennyy raschet parametrov vydeleniya zon i fatsiy arealov rasprostraneniya kashtanovykh pochv Rossii na osnove klimato-pochvenno-granulometricheskogo pokazatelya (Quantification of the parameters of zones and facies of chestnut soils in Russia on the basis of the climatic-soil-textural index) // Pochvovedenie (Soil Sci.). 2019. N. 3. P. 304–316 (in Russian with English abstract)].
- Усольцев В. А.* Формирование ствола у березы семенного и порослевого происхождения в аспекте аллометрического роста // Вестн. с.-х. науки Казахстана. 1976. № 7. С. 83–88 [*Usoltsev V. A.* Formirovanie stvola u berezy semennogo i poroslevogo proiskhozhdeniya v aspekte allometricheskogo rosta (Formation of the birch stem of seed and vegetative origin in the aspect of allometric growth) // Vestn. s.-kh. nauki Kazakhstana (Bull. Agr. Sci. Kazakhstan). 1976. N. 7. P. 83–88 (in Russian)].
- Усольцев В. А.* Фитомасса лесов Северной Евразии: предельная продуктивность и география. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 406 с. [*Usoltsev V. A.* Fitomassa lesov Severnoy Evrazii: predelnaya produktivnost' i geografiya (Forest biomass of Northern Eurasia: The limits of productivity and their geography). Yekaterinburg: Ural Br. Rus. Acad. Sci., 2003. 406 p. (in Russian with English title, summary and contents)].
- Усольцев В. А.* О применении регрессионного анализа в лесоводственных задачах // Лесн. таксация и лесоустройство. 2004. № 1. С. 49–55 [*Usoltsev V. A.* O primeneniі regressiionnogo analiza v lesovodstvennykh zadachakh (On applying regression analysis on forestry tasks) // Lesn. taksatsiya i lesoustroystvo (For. Invent. For. Plann.). 2004. N. 1. P. 49–55 (in Russian with English abstract)].
- Усольцев В. А., Цепордей И. С.* Квалиметрия фитомассы лесных деревьев: плотность и содержание сухого вещества. Екатеринбург: УГЛТУ, 2020а. 178 с. [*Usoltsev V. A., Tsepordey I. S.* Kvalimetriya fitomassy lesnykh derevev: plotnost' i sodержanie sukhogo veshchestva (Qualimetry of forest tree biomass: density and dry matter content). Yekaterinburg: Ural St. For. Engineer. Univ., 2020a. 178 p. (in Russian with English abstract and references)]. <https://elar.usfeu.ru/handle/123456789/10022>
- Усольцев В. А., Цепордей И. С.* Климатические градиенты фитомассы насаждений *Quercus* spp. на территории Евразии // Сиб. лесн. журн. 2020б. № 6. С. 16–29 [*Usoltsev V. A., Tsepordey I. S.* Klimaticheskie gradyenty fitomassy nasazhdeniy *Quercus* spp. na territorii Evrazii

- (Climate gradients of *Quercus* spp. forest biomass in Eurasia) // Sib. lesn. zhurn. (Sib. J. For. Sci.). 2020b. N. 6. P. 16–29 (in Russian with English abstract)].
- Усольцев В. А., Цепордей И. С., Осмирко А. А. Биологическая продуктивность лесов Евразии в связи с температурой и осадками : мат-лы Всерос. науч. конф. с междунар. участ. «Лесные экосистемы бореальной зоны: биоразнообразии, биоэкономике, экологические риски», Красноярск, 26–31 авг. 2019 г. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2019. С. 458–460 [Usoltsev V. A., Tsepordey I. S., Osmirko A. A. Biologicheskaya produktivnost lesov Evrazii v svyazi s temperaturoy i osadkami (Biological productivity of Eurasian forests due to temperature and precipitation): mat-ly Vseros. nauch. konf. s mezhdunar. uchast. «Lesnye ekosistemy boreal'noy zony: bioraznoobrazie, bioekonomika, ekologicheskie riski» (Proc. All-Rus. Sci. Conf. Int. participat. «Forest ecosystems of the boreal zone: biodiversity, bioeconomics, environmental risks»), Krasnoyarsk, 26–31 Aug. 2019). Krasnoyarsk: In-t lesa im. V. N. Sukacheva SO RAN (V. N. Sukachev Inst. For., Rus. Acad. Sci. Sib. Br.), 2019. P. 458–460 (in Russian with English abstract)].
- Alekseev A. S., Sharma S. K. Long-term growth trends analysis of Norway spruce stands in relation to possible climate change: case study of Leningrad region // IVUZ. Lesn. zhurn. (Proc. Higher Educ. Inst. For. J.). 2020. N. 3. P. 42–54.
- 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.
- DeLeo V. L., Menge D. N., Hanks E. M., Juenger T. E., Lasky J. R. Effects of two centuries of global environmental variation on phenology and physiology of *Arabidopsis thaliana* // Glob. Change Biol. 2020. V. 26. Iss. 2. P. 523–538.
- 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 [CO₂], warming and drought conditions // Europ. J. For. Res. 2018. V. 137. Iss. 5. P. 605–618.
- Enquist B. J., Niklas K. J. Global allocation rules for patterns of biomass partitioning in seed plants // Science. 2002. V. 295. Iss. 5559. P. 1517–1520.
- Felton A., Nilsson U., Sonesson J., Felton A. M., Roberge J. M., Ranius T., Ahlström M., Bergh J., Björkman C., Boberg J., Drössler L., Fahlvik N., Gong P., Holmström E., Keski-talo E. C., Klapwijk M. J., Laudon H., Lundmark T., Niklasson M., Nordin A., Pettersson M., Stenlid J., Sténs A., Wallertz K. Replacing monocultures with mixed-species stands: ecosystem service implications of two production forest alternatives in Sweden // Ambio. 2016. V. 45. Suppl 2. Iss. 2. P. 124–139.
- Guo Q., Ren H. Productivity as related to diversity and age in planted versus natural forests // Glob. Ecol. Biogeogr. 2014. V. 23. Iss. 12. P. 1461–1471.
- Kirilenko A. P., Sedjo R. A. Climate change impacts on forestry // PNAS. 2007. V. 104. Iss. 50. P. 19 697–19 702.
- 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. Iss. 2. 18 p. Article number: e0191021.
- Lewis S. L., Wheeler C. E., Mitchard E. T., Koch A. Regenerate natural forests to store carbon // Nature. 2019. V. 568. Iss. 7750. P. 25–28.
- Mascaro J., Litton C. M., Hughes R. F., Uowolo A., Schnitzer S. A. Is logarithmic transformation necessary in allometry? Ten, one-hundred, one-thousand-times yes // Biol. J. Linnean Soc. 2014. V. 111. Iss. 1. P. 230–233.
- McCarthy M. C., Enquist B. J., Kerkhoff A. J. Organ partitioning and distribution across the seed plants: assessing the relative importance of phylogeny and function // Int. J. Plant Sci. 2007. V. 168. N. 5. P. 751–761.
- Morley J. W., Batt R. D., Pinsky M. L. Marine assemblages respond rapidly to winter climate variability // Glob. Change Biol. 2017. V. 23. Iss. 7. P. 2590–2601.
- Navarro-Cerrillo R. M., Rodriguez-Vallejo C., Silveiro E., Hortal A., Palacios-Rodríguez G., Duque-Lazo J., Camarero J. J. Cumulative drought stress leads to a loss of growth resilience and explains higher mortality in planted than in naturally regenerated *Pinus pinaster* stands // Forests. 2018. V. 9. Iss. 6. 18 p. Article number: 358.
- Niklas K. J. Plant allometry: is there a grand unifying theory? // Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. 2004. V. 79. Iss. 4. P. 871–889.
- Qiu Q., Yun Q., Zuo Sh., Yan J., Hua L., Ren Y., Tang J., Li Y., Chen Q. 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.
- Rahaman M. T., Gurung D. B., Pitol M. N. Comparative study of understory between exotic monoculture plantation (*Acacia* sp.) and adjacent natural sal (*Shorea Robusta*) forest // Europ. J. Agr. Food Sci. 2020. V. 2. N. 6. 9 p. Article number: 204.
- Roberts S. M. Chapter 13. The role of cyclical climate oscillations in species distribution shifts under climate change // Predicting future oceans. Sustainability of ocean and human systems amidst global environmental change / A. M. Cisneros-Montemayor, W. W. Cheung, Y. Ota (Eds.). Elsevier Inc., 2019. P. 129–135.
- Rodriguez-Vallejo C., Navarro-Cerrillo R. M. Contrasting response to drought and climate of planted and natural *Pinus pinaster* Aiton forests in Southern Spain // Forests. 2019. V. 10. Iss. 7. 19 p. Article number: 603.
- Rukhovich D. I., Pankova E. I., Kalinina N. V., Chernousenko G. I. Quantification of the parameters of zones and facies of chestnut soils in Russia on the basis of the climatic-soil-textural index // Euras. Soil Sci. 2019. V. 52. N. 3. P. 271–282 (Original Rus. Text © D. I. Rukhovich, E. I. Pankova, N. V. Kalinina, G. I. Chernousenko, 2019, publ. in Pochvovedenie. 2019. N. 3. P. 304–316).
- Saxe H., Cannell M. G., Johnsen Ø., Ryan M. G., Vourlitis G. Tree and forest functioning in response to global warming // New Phytol. 2001. V. 149. Iss. 3. P. 369–399.
- Serreze M. C., Walsh J. E., Chapin III F. S., Osterkamp T., Dyurgerov M., Romanovsky V., Oechel W. C., Morison J., Zhang T., Barry R. G. Observational evidence of recent change in the northern high-latitude environment // Clim. Change. 2000. V. 46. Iss. 1-2. P. 159–207.
- Sperry J. S., Venturas M. D., Todd H. N., Trugman A. T., Anderegg W. R., Wang Y., Tai X. The impact of rising CO₂ and acclimation on the response of US forests to global warming // PNAS. 2019. V. 116. Iss. 51. P. 25 734–25 744.

- Stinziano J. R., Way D. A. Combined effects of rising [CO₂] and temperature on boreal forests: growth, physiology and limitations // *Botany*. 2014. V. 92. Iss. 6. P. 425–436.
- Usoltsev V. A. Single-tree biomass data for remote sensing and ground measuring of Eurasian forests: digital version. The second edition, enlarged. Yekaterinburg: Ural St. For. Engineer. Univ.; Bot. Garden, Ural Br. Rus. Acad. Sci., 2020. https://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/9647/2/Base1_v2_ob.pdf
- Usoltsev V. A., Shobairi S. O., Tsepordey I. S., Chasovskikh V. P. On some differences in the response of *Picea* spp. and *Abies* spp. single-tree biomass structure to changes in temperatures and precipitation in Eurasia // *Environ. & Ecol.* 2020. V. 38 (3). P. 300–313.
- West G. B., Brown J. H., Enquist B. J. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology // *Science*. 1997. V. 276. Iss. 5309. P. 122–126.
- Widagdo F. R., Xie L., Dong L., Li F. Origin-based biomass allometric equations, biomass partitioning, and carbon concentration variations of planted and natural *Larix gmelinii* in northeast China // *Glob. Ecol. Conserv.* 2020. V. 23. 16 p. Article number: e01111.
- World Weather Maps, 2007. <https://www.mapsofworld.com/referrals/weather/>
- Xiang W., Li L., Ouyang S., Xiao W., Zeng L., Chen L., Lei P., Deng X., Zeng Y., Fang J., Forrester D. I. Effects of stand age on tree biomass partitioning and allometric equations in Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantations // *Europ. J. For. Res.* 2020. <https://doi.org/10.1007/s10342-020-01333-0>
- Yu Z., Liu S., Wang J., Wei X., Schuler J., Sun P., Harper R., Zegre N. Natural forests exhibit higher carbon sequestration and lower water consumption than planted forests in China // *Glob. Chang. Biol.* 2019. V. 25. Iss. 1. P. 68–77.
- Zhang L., Deng X., Lei X. D., Xiang W., Peng C., Lei P., Yan W. Determining stem biomass of *Pinus massoniana* L. through variations in basic density // *Forestry*. 2012. V. 85. Iss. 5. P. 601–609.

PREDICTING STEM BIOMASS OF PINE TREES IN NATURAL AND PLANTED FORESTS DUE TO CLIMATE CHANGE

V. A. Usoltsev^{1,2}, I. S. Tsepordey¹

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

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

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

In the context of intensive replacement of natural forests by plantations, it is important to know how this replacement will affect the productivity of forests and their ability to mitigate the effects of climate change. The aim of our study was to establish: (1) how the ratio of biomass and volume of tree stems of two-needled pines (subgenus *Pinus* L.) of natural and artificial origin changes in temperature and precipitation gradients in Eurasia and (2) what contribution to the explanation of the variability of stem biomass is made by the tree's forest inventory indices (stem age, diameter and volume), the origin of a stand (natural or artificial) and climatic factors (temperature and precipitation). To achieve this goal, a database of harvest data on the biomass of pine stems in the amount of 975 and 508 in natural and planted stands respectively, was formed. A positive relationship between the stem biomass and the average January temperature in conditions of sufficient moisture and its absence in dry conditions was established. The positive relation of stem biomass to precipitation in cold regions disappears as the transition to warm ones takes place. The stem biomass at the age of maturity in plantations is 15 % higher than in natural stands, and in young stands, on the contrary, it is less by 4 %. The contribution of inventory indices, the origin of stands and climatic factors to the explanation of stem biomass variability was 72, 10 and 18 %, respectively. The results obtained, tested on other tree species, can be useful in selecting tree species that are most tolerant to climate change.

Keywords: two-needled pines, related equations, average January temperature, average annual precipitation.

How to cite: Usoltsev V. A., Tsepordey I. S. Predicting stem biomass of pine trees in natural and planted forests due to climate change // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2021. N. 2. P. 72–81 (in Russian with English abstract and references).