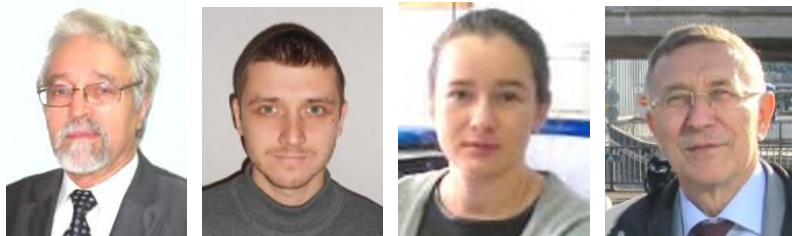


БИОЛОГИЯ

УДК 630*52:630*174.754

В.А. Усольцев^{1,2}, И.С. Цепордей², А.А. Осмирко¹, В.П. Часовских¹¹ Уральский государственный лесотехнический университет, г. Екатеринбург² Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург**ФИТОМАССА ДРЕВОСТОЕВ ДВУХВОЙНЫХ СОСЕН ЕВРАЗИИ:
АДДИТИВНЫЕ МОДЕЛИ В КЛИМАТИЧЕСКИХ ГРАДИЕНТАХ**

Ключевые слова: двухвойные сосны, биосферная роль лесов, фитомасса древостоев, аллометрические модели, биологическая продуктивность, аддитивные уравнения фитомассы, среднегодовая температура, среднегодовые осадки.

Многочисленные исследования стохастических связей продуктивности древостоев с гидротермическими показателями, в частности, с температурой и осадками, на региональном уровне выполнялись, в основном, для показателей, обезличенных по возрасту и морфологии древостоев, а на глобальном – ещё и без учета видового состава. В настоящем исследовании предпринята первая попытка моделирования изменений аддитивного фракционного состава фитомассы древостоев двухвойных сосен по трансевразийским гидротермическим градиентам с учетом региональной специфики показателей возраста и морфологии древостоев. Аддитивность фракционного состава означает, что суммарная фитомасса фракций (стволы, ветви, хвоя, корни), полученная по «фракционным» уравнениям, равняется значению фитомассы, полученной по общему уравнению (Bi et al., 2010). В процессе моделирования использована база данных о фитомассе древостоев лесообразующих пород Евразии (Усольцев, 2010; Usoltsev, 2013). Установлено, что в холодных климатических поясах увеличение осадков приводит к снижению фитомассы, а в теплых – к ее увеличению. Соответственно во влагообеспеченных районах повышение температуры вызывает увеличение фитомассы, а в засушливых – ее снижение. Изложенное подтверждает ранее установленные закономерности других авторов на локальном и региональном уровнях. Разработка подобных моделей для основных лесообразующих пород Евразии даст возможность прогнозировать изменения продуктивности лесного покрова Евразии в связи с изменениями климата.

V.A. Usoltsev, I.S. Tsepordey, A.A. Osmirko, V.P. Chasovskikh

**FOREST STAND BIOMASS: ADDITIVE MODELS SENSITIVE TO CLIMATE
VARIABLES FOR TWO-NEEDED PINES IN EURASIA**

Key words: two-needled pines, biosphere role of forests, forest biomass, allometric model, biological productivity, additive biomass equations, annual mean temperature, annual mean precipitation.

Numerous studies of stochastic dependencies of forest productivity upon temperature and precipitation on a regional level were carried out mainly without involving indices of stand age and morphology, and on global one - even without taking into account the species composition. In this study, the first attempt to model changes of additive component composition of forest stand biomass of two-needled pines according to Eurasian gradients of annual mean temperature and annual mean precipitation, taking into account regional particularities of age and

stand morphology indices. Additivity of component composition means that total biomass of its components (stems, branches, foliage, roots), derived from component equations must be equal to the result obtained using the common equation (Bi et al., 2010). In the process of modeling the database of stand biomass for forest-forming species in Eurasia (Usoltsev, 2013) is used. It was established in cold climatic zones any increase in rainfall leads to corresponding decrease in the biomass value and in warm zones - to its increase. In wet areas, the rise in temperature causes an increase of biomass values and in arid areas – their reductions. This stated previously confirmed regularities of other authors obtained on local and regional levels. The development of such models for basic forest-forming species grown in Eurasia will give possibility to predict any changes in the biological productivity of forest cover of Eurasia in relation to climate change.

Усольцев Владимир Андреевич - доктор сельскохозяйственных наук, заслуженный лесовод России, профессор кафедры менеджмента и управления качеством Института экономики и управления Уральского государственного лесотехнического университета, профессор, главный научный сотрудник Ботанического сада УрО РАН (Екатеринбург). Тел.: (343)254-61-59; e-mail: Usoltsev50@mail.ru.

Usoltsev Vladimir Andreyevich - Doctor of agricultural sciences, professor of the Department of quality management, Ural State Forest Engineering University, chief researcher at the Botanical Garden, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (Yekaterinburg). Phone: (343)254-61-59; e-mail: Usoltsev50@mail.ru.

Цепордей Иван Степанович – аспирант 3-го года обучения Ботанического сада УрО РАН (Екатеринбург). Тел.: (343)254-61-59; e-mail: ivan.tsepordey@yandex.ru.

Tsepordey Ivan Sergeyevich – postgraduent at Botanical Garden of Ural Branch of RAS (Yekaterinburg). Phone: (343)254-61-59; e-mail: ivan.tsepordey@yandex.ru.

Осмирко Анна Андреевна – аспирант 3-го года обучения. Тел.: (343)254-61-59; e-mail: Usoltsev50@mail.ru.

Osmirko Anna Andreevna - third-year postgraduent. Phone: (343)254-61-59; e-mail: Usoltsev50@mail.ru.

Часовских Виктор Петрович - доктор технических наук, профессор, заслуженный работник высшей школы РФ, член Российской академии инженерных наук им. А.М. Прохорова, член Российской академии естественных наук, Full Member of European Academy of Natural History, директор Института экономики и управления Уральского государственного лесотехнического университета (Екатеринбург). Тел. (343)261-46-44; e-mail: u2007u@yandex.ru.

Chasovskikh Viktor Petrovich - Doctor of technical sciences, Professor, Full Member of European Academy of Natural History, Director of the Institute of Economics and Management, Ural State Forest Engineering University (Yekaterinburg). Phone: (343)261-46-44; e-mail: u2007u@yandex.ru.

В последние годы мировая лесная экология переживает невиданный по масштабам информационный всплеск в оценке биологической продуктивности лесов в связи с наблюдаемыми с 1960-80-х годов изменениями климата (Будыко, 1977; Laing, Binyamin, 2013), предсказанными ещё в конце XIX века в работах «отца глобального потепления» Сванте Аррениуса (Arrhenius, 1896). Леса играют важную роль в стабилизации климата в результате изъятия углерода из атмосферы и депонирования его в их фитомассе. Становится чрезвычайно важно понять, как климат влияет на фитомассу лесов. Это понимание поможет в выработке стратегий лесного менеджмента, связанных с устойчивым лесопользованием и адаптационными возможностями лесного покрова (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; Уткин, 2001; 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).

Анализ изменений климата по годичным кольцам деревьев был впервые применён ещё в XIX веке А.Н. Бекетовым (1868) и Ф.Н. Шведовым (1892), а затем – В.Ф. Ключниковым (1902), А. Дугласом (Douglas, 1919), С.Г. Заозерским (1934) и А.П. Тольским (1936). Позднее этот метод получил развитие в новом научном направлении – дендроклимато-хронологии (Битвинскас, 1974; Шиятов, 1986; Шиятов, Мазепа, 2002), ныне успешно применяемой в анализе прошлых изменений климата и при его прогнозах на будущее. Согласно принципу лимитирующих факторов Юстаса Либиха (Liebig, 1840), рост растений ограничивается фактором среды, находящимся в минимуме относительно некоторой «нормы». Известно, что изменчивость ширины годичного кольца, фиксирующей реакцию дерева на среду обитания, в значительной мере определяется циклами солнечной активности (Douglas, 1919; Костин, 1961). Однако в условиях избыточного увлажнения, там, где лимитирующим фактором является недостаток кислорода в почве, цикличность прироста в большей мере объясняется гидрологическим режимом ризосферы (Оленин, 1982). В условиях другой крайности, а именно недостатка влаги в степных условиях, возрастает чувствительность дерева к атмосферным осадкам, выраженная в повышенной изменчивости ширины годичных колец (Риклефс, 1979). В последнее время исследования по дендрохронологии и климатохронологии выходят на глобальный уровень с использованием формируемого международного банка данных о годичных кольцах (International Tree-Ring Data Bank) (Babst et al., 2018).

Продуктивность лесного покрова изначально отождествлялась с интенсивностью фотосинтеза, определяемой уровнями фотосинтетически активной радиации (ФАР) и почвенно-грунтовых условий, и на основе этой концепции строились и строятся соответствующие функциональные модели (process-based models), в том числе модели, описывающие влияние климата на продуктивность лесов разного породного состава в разных природных зонах (Monsi, Saeki, 1953; Running, Coughlan, 1988; Neilson, 1995; Eggers et al., 2008; Shuman, Shugart, 2009; Poudel et al., 2011). Однако отклики лесной экосистемы на среду обитания включают в себя не только гидротермические условия, но и трудно учитываемые генетически регулируемые изменения 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 высказывались 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 Дж. Шуманом и Х. Шугартом (Shuman, Shugart, 2009) установлена значительная взаимосвязь между изменением осадков и фитомассой лесов. Их анализ показал, что повышение температуры на 2°C в течение 200 лет не окажет существенного влияния на фитомассу лесов. Для умеренно континентальной климатической зоны Швеции среднее региональное повышение температуры на 4°C в течение следующих 100 лет предположительно увеличит годовую продуктивность лесов на 33 % и потенциальный годовой объем вырубki древесины на 32 % (Poudel et al., 2011). Наибольшие запасы фитомассы и углерода в зоне умеренно влажных лесов обнаружены при умеренно низких температурах и умеренно обильных осадках (Keith et al., 2009).

Для всего американского континента от Канады на севере до юга Чили (от 55°с.ш. до 41°ю.ш.) установлены как для сухих тропических лесов, так и для лесов умеренного пояса, положительные зависимости надземной фитомассы обезличенных по видовому составу и морфоструктуре древостоев от среднегодовых 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 и в совокупности с более длинным сезоном роста это ведёт к увеличению фитомассы деревьев (Strömberg, Kinder 2002). Однако в некоторых местообитаниях повышенная температура может привести к стрессу от влагодефицита и, следовательно, к снижению фитомассы (Wilmking et al., 2004). По-видимому, наибольшие неопределённости в оценке воздействия климата на лесную фитомассу по-прежнему характерны для субтропических лесов (Fu 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 к запасу стволовой древесины (Замолотчиков, Уткин, 2000; Lehtonen et al., 2004; Teobaldelli et al., 2009). Зная изменения запасов древостоев в различных климатических градиентах, с помощью конверсионных коэффициентов можно предсказывать изменения фитомассы и чистой первичной продукции (ЧПП). Однако оказалось, что применение конверсионных коэффициентов даёт завышение оценок фитомассы на 19-22% (Moundounga Mavouroulou et al., 2014; Qiu et al., 2018), а ЧПП – в 2,2-3,6 раза (Усольцев и др., 2011). Поэтому получил распространение регрессионный анализ показателей продуктивности 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. Однако в действительности вклады солнечной радиации, температуры, влажности и других факторов в величину продуктивности имеют специфичные уровни и поэтому должны учитываться раздельно (Black, 1963; Warren Wilson, 1966; Лосицкий, Чуенков, 1980).

Положительная связь месячного прироста в высоту деревьев ели от средней температуры воздуха была установлена Л.А. Кайрюкшисом (1969) в Литве. Региональные закономерности зависимости годичного прироста древесины от радиационного баланса и суммы активных температур установлены К.Б. Лосицким и В.С. Чуенковым (1980), а зависимость класса бонитета и запаса древостоя от радиационного индекса сухости и суммы активных температур – Н.П. Поликарповым и Н.М. Чебаковой (1982). Связь суточного радиального прироста деревьев ели с количеством осадков и температурой воздуха пытались выявить в ГДР Гюнтер Венк и Фриц Фидлер (Wenk, Fiedler, 1977), однако полностью увязать величину суточного прироста с климатическими факторами оказалось довольно сложно.

Зависимость радиального прироста деревьев ели европейской, сосны обыкновенной и бука европейского от климата и водного баланса почвы исследована по данным 24 пробных площадей в Саксонии (ФРГ) за период с 1951 по 2006 гг. (Röhle et al., 2010). Используя стандартную процедуру многофакторного шагового регрессионного анализа для каждого древесного вида проанализирована связь прироста с 30 независимыми переменными, характеризующими показатели осадков, температуры воздуха и водного баланса почв за разные месяцы, которые объяснили от 50 до 57 % общей изменчивости

прироста. Путем сопряжения полученных моделей с данными по прогнозу климата, опубликованными экспертной группой МГЭИК (IPCC) на период до 2100 года, сделан прогноз динамики прироста трёх древесных видов до 2100 года. Оказалось, что для ели экологические условия с течением времени становятся все более неблагоприятными, что приводит к постепенному снижению прироста. Для сосны обыкновенной и (за редким исключением) для бука отрицательного влияния на радиальный прирост смоделированных сценариев климата и водного баланса почвы не удалось обнаружить вплоть до 2100 г. (Röhle et al., 2010).

Температура и осадки являются наиболее информативными климатическими факторами, определяющими не только годичный прирост, но и ЧПП древостоев. 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, используя данных более 1000 метеостанций, равномерно распределенных по планете. Глобальные закономерности зависимости ЧПП от радиационного баланса и индекса сухости были впервые выявлены Н.И. Базилевич с соавторами (1968), а для территории бывшего СССР аналогичная зависимость от радиационного баланса и осадков – Н.А. Ефимовой (1977).

В западных странах оценка фитомассы и углеродного пула лесов совмещается с лесоинвентаризацией (Bonnor, 1985; Ranneby et al., 1987; Penner et al., 1997; Neumann et al., 2016) и включается в отчетность ФАО (Forest resources..., 2000). При этом исходными данными для совмещения с материалами лесоинвентаризации служат аллометрические регрессионные модели фитомассы деревьев, составляющих эти древостои. Это особенно актуально для преобладающих в лесном покрове смешанных насаждений, определение фитомассы которых по «площадной» базе данных может давать смещения. Для оценки фитомассы как смешанных, так и чистых древостоев, в настоящее время получили широкое применение аллометрические уравнения и их сводки для оценки фитомассы дерева по полному или неполному фракционному составу, разные по структуре и количеству независимых переменных. В качестве независимых переменных в них используется главным образом диаметр ствола, часто в совокупности с высотой дерева, иногда – с добавлением длины кроны, а в тропических лесах – с добавлением базисной плотности древесины ствола (Ter-Mikaelian, Korzukhin, 1997; Muukkonen, Mäkipää, 2006; Hosoda, Iehara, 2010). Однако традиционные аллометрические модели не учитывают влияние климатических факторов и дают смещения оценок фитомассы и депонируемого углерода (Xiang et al., 2011; Zeng et al., 2011; Fu et al., 2016).

Исследование чувствительности аллометрических моделей надземной и подземной фитомассы лиственниц к изменению гидротермических условий на территории Китая показало, 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 надземной и подземной фитомассы соответственно на 1,52 и 1,09% (Zeng et al., 2017). На территории Канады положительные зависимости относительного радиального прироста деревьев были установлены как от среднегодовых осадков, так и от среднегодовой температуры (Miao, Li, 2011).

Исследование региональной изменчивости аллометрической модели надземной фитомассы деревьев сосны Массона 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). В Китае по данным 1340 пробных площадей, заложенных в шести лесных биомах для основных лесообразующих пород, установлены (Ni et al., 2001) 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 ($R^2=0,24-0,50$). 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, скоррелированной с радиальным приростом за последние 50 лет, на китайском плоскогорье Чанбайшань показал, что двухфакторная линейная регрессия названного показателя с минимальной температурой апреля и летними осадками объясняет 28% общей изменчивости ЧПП, при этом её связь с обоими показателями положительная (Fang et al., 2016).

Если на графиках Х. Лита прослеживаются парные положительные зависимости ЧПП как от температуры, так и от осадков, то на графиках С. Люссера с соавторами (Luyssaert et al., 2007), где нанесены более обширные данные в количестве 513 пробных площадей для восьми биомов планеты, названные зависимости уже не очевидны. Причина подобного расхождения, по-видимому, состоит в том, что в случае, когда игнорируются существенные, определяющие ЧПП факторы, увеличение числа наблюдений не повышает адекватности регрессионной зависимости. Такими неучтёнными факторами в данном случае являются видовой состав и основные массообразующие показатели лесных фитоценозов, которые изменяются в естественных условиях в диапазоне, большем, чем размах варьирования ЧПП под влиянием как температуры, так и количества осадков.

Таким образом, многочисленные исследования стохастических связей продуктивности деревьев и древостоев с гидротермическими показателями, в частности, с температурой и осадками, на региональном уровне выполнялись, в основном, для показателей, обезличенных по возрасту и морфологии древостоев, а на глобальном – ещё и без учета видового состава. Как влияют климатические изменения на продуктивность отдельных древесных видов (родов) в трансконтинентальных градиентах и влияют ли вообще, сегодня неизвестно, поскольку имеющиеся сведения отрывочны и противоречивы.

В настоящем исследовании предпринята первая попытка моделирования изменений аддитивного фракционного состава фитомассы древостоев двухвойных сосен по трансевразийским гидротермическим градиентам с учетом региональной специфики показателей возраста и морфологии древостоев. Аддитивность фракционного состава означает, что суммарная фитомасса фракций (стволы, ветви, хвоя, корни), полученная по «фракционным» уравнениям, равняется значению фитомассы, полученной по общему уравнению (Bi et al., 2010). В процессе моделирования использована база данных о фитомассе древостоев лесообразующих пород Евразии (Усольцев, 2010; Usoltsev, 2013).

Материалы и методы

Из упомянутой базы данных взяты материалы в количестве 2460 пробных площадей с определениями фитомассы древостоев (т/га), в том числе 1480 и 980 соответственно в естественных сосняках и культурах. Подрод *Pinus* L. на 86 % представлен сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и в меньшем количестве - видами *P. tabuliformis* Carr., *P. densiflora* S. et Z., *P. nigra* Arn., *P. pinaster* Ait., *P. pithyusa* (STEV.) SILBA, *P. thunbergii* Parl.

Распределение пробных площадей, на которых определена фитомасса сосновых древостоев в экорегионах Евразии, показано на рис. 1. Каждая пробная площадь, на которой было выполнено определение фитомассы древостоев, позиционирована относительно изолиний среднегодовой температуры января (рис. 2) и относительно изолиний среднегодовых осадков (рис. 3), и составлена матрица исходных данных, в которой значения фракций фитомассы и таксационные показатели древостоев соотнесены с соответствующими значениями среднегодовой температуры и осадков, включенная затем в процедуру регрессионного анализа.

Согласно структуре расчленяемой (disaggregation model) трехшаговой аддитивной системы моделей (Tang et al., 2000; Dong et al., 2015), общая фитомасса, оцененная по исходному уравнению, расчленяется на фракции согласно схеме, представленной на рис. 4.



Рис. 1. Распределение пробных площадей с измерениями фитомассы (т/га) 2460 сосновых насаждений (подрод *Pinus*) на территории Евразии.

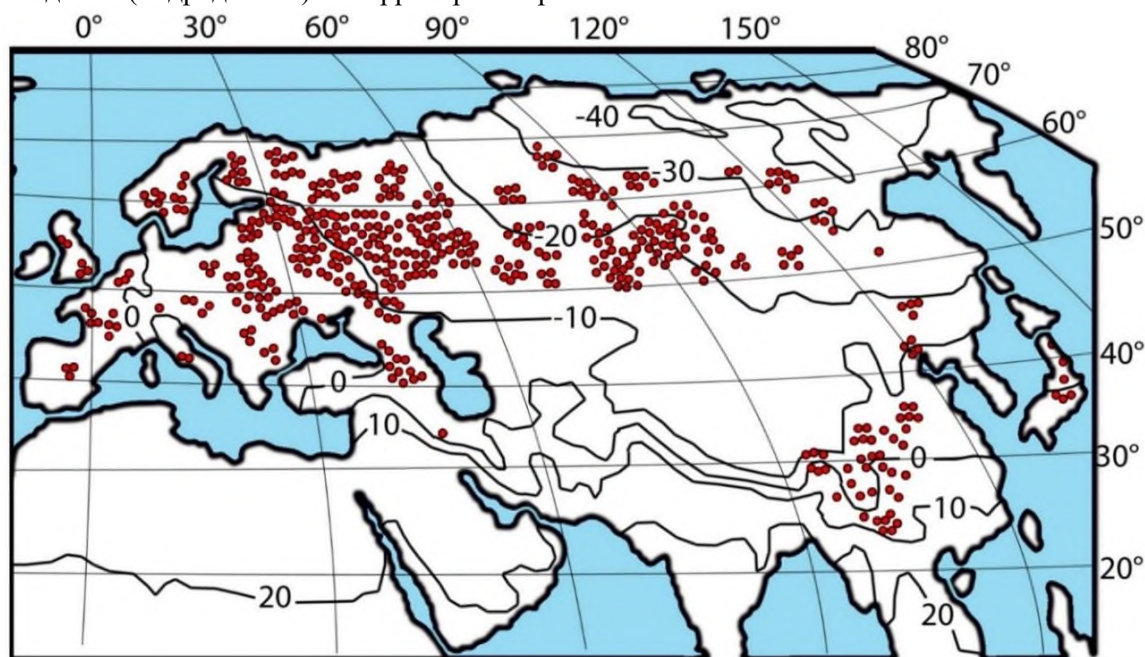


Рис. 2. Распределение экспериментальных данных о фитомассе сосновых древостоев на карте-схеме среднегодовой температуры января, °C (показана цифрами) (World Weather Maps, 2007).

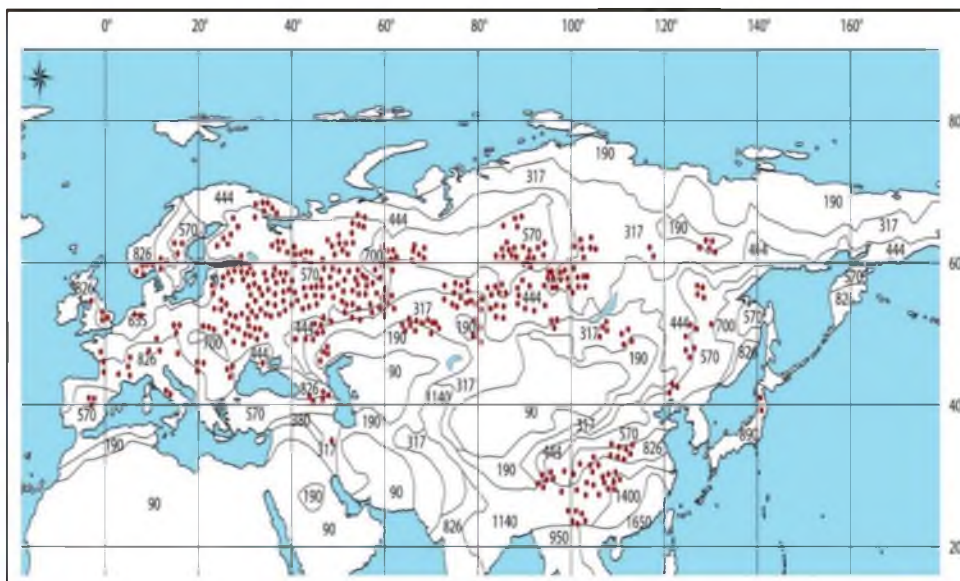
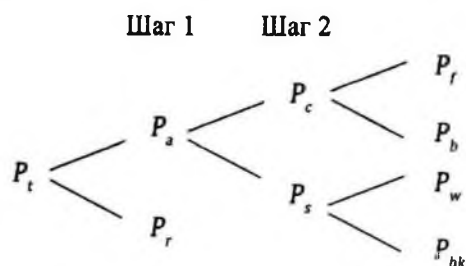


Рис. 3. Распределение экспериментальных данных о фитомассе сосновых древостоев на карте-схеме среднегодовых осадков, мм (показаны цифрами) (<http://www.mapmost.com/world-precipitation-map/free-world-precipitation-map/>).



Шаг 3а

Шаг 3б

Рис. 4. Блок-схема «дисагрегированной» (расчленяемой) трехшаговой аддитивной модели фитомассы древостоев. Обозначения: P_t , P_r , P_a , P_c , P_s , P_f , P_b , P_w и P_{bk} – соответственно фитомасса древостоя: общая, подземная (корней), надземная, кроны (хвои и ветвей), ствола (древесины и коры), хвои, ветвей, древесины ствола и коры ствола, т/га.

Результаты и обсуждение

Рассчитаны исходные аллометрические уравнения

$$\ln P_i = a_{0i} + a_{1i}(\ln A) + a_{2i}(\ln A)^2 + a_{3i}(\ln M) + a_{4i}(\ln N) + a_{5i}X + a_{6i}[\ln(Tm+40)] + a_{7i}[\ln(Tm+40)]^2 + a_{8i}(\ln PRM) + a_{9i}(\ln PRM)^2 + a_{10i}[\ln(Tm+40)] \cdot (\ln PRM), \quad (1)$$

где P_i – масса i -й фракции, т/га; A – возраст древостоя, лет; M – запас древесины, м³/га; N – густота древостоя, тыс. экз/га; i – индекс фракций фитомассы: общей (t), надземной (a), корней (r), кроны (c), ствола в коре (s), хвои (f), ветвей (b), древесины ствола (w) и коры ствола (bk); X – бинарная переменная, согласовывающая структуру фитомассы естественных сосняков ($X=0$) и культур сосны ($X=1$); PRM – среднегодовые осадки, мм; Tm – среднегодовая температура января, °C. Поскольку на севере Евразии среднегодовая температура имеет минусовые значения, соответствующая независимая переменная модифицирована к виду $(Tm+40)$. В качестве температурного предиктора принята не среднегодовая температура, а средняя температура января, поскольку зимние температуры более чувствительны к изменениям климата (Laing, Binyamin, 2013).

Характеристика уравнений (1), полученная их аппроксимацией по фактическим данным с использованием программы Statgraphics, после введения поправок на логарифмическое преобразование по Г. Л. Баскервиллю (Baskerville, 1972) и последующего потенцирования приведена в табл. 1. Все регрессионные коэффициенты уравнений (1) при численных переменных значимы на уровне вероятности $P_{0.95}$ и выше, и уравнения адекватны исходным данным.

Таблица 1. Характеристика независимых аллометрических уравнений древостоев сосны

Фракция фитомассы	Регрессионные коэффициенты модели										$adjR^2$ *
	P_t	P_a	P_r	P_c	P_s	P_f	P_b	P_w	P_{bk}		
	41,8764	22,8823	2,05E-05	1,10E+06	0,2990	2,00E+05	9,48E+04	0,0393	1,97E+19		0,947
	$A^{-0,0947}$	$A^{-0,2524}$	$A^{-0,9526}$	$A^{-0,6671}$	$A^{-0,3529}$	$A^{-0,5871}$	$A^{-0,4754}$	$A^{-0,5888}$	$A^{-0,4697}$		
	$A^{0,0191(\ln A)}$	$A^{0,0397(\ln A)}$	$A^{-0,0931(\ln A)}$	$A^{0,0599(\ln A)}$	$A^{-0,0276(\ln A)}$	$A^{0,0318(\ln A)}$	$A^{0,0424(\ln A)}$	$A^{-0,0563(\ln A)}$	$A^{-0,0291(\ln A)}$		
	$M^{0,8283}$	$M^{0,8241}$	$M^{0,6941}$	$M^{0,5288}$	$M^{0,9205}$	$M^{0,4393}$	$M^{0,5825}$	$M^{0,9291}$	$M^{0,6603}$		
	$N^{0,0072}$	$N^{0,0035}$	$N^{0,0777}$	$N^{-0,0328}$	$N^{0,0257}$	$N^{0,0347}$	$N^{-0,0836}$	$N^{0,0009}$	$N^{0,1812}$		
	$X^{-0,0347}$	$X^{0,0499}$	$X^{0,0331}$	$X^{0,0008}$	$X^{0,0625}$	$X^{0,0306}$	$X^{-0,0026}$	$X^{0,1303}$	$X^{0,0792}$		
	$(Tm+40)^{-1,7081}$	$(Tm+40)^{-1,7443}$	$(Tm+40)^{-2,9224}$	$(Tm+40)^{-3,2616}$	$(Tm+40)^{-1,4144}$	$(Tm+40)^{-1,2510}$	$(Tm+40)^{-4,8746}$	$(Tm+40)^{-1,1127}$	$(Tm+40)^{-8,0281}$		
	$PRm^{-0,1754}$	$PRm^{0,0069}$	$PRm^{0,8842}$	$PRm^{-2,3831}$	$PRm^{0,5701}$	$PRm^{-3,0048}$	$PRm^{-1,1818}$	$PRm^{0,8231}$	$PRm^{-1,3663}$		
	$(Tm+40)^{0,0555 \ln(PRm)}$	$(Tm+40)^{0,0547 \ln(PRm)}$	$(Tm+40)^{0,0237 \ln(PRm)}$	$(Tm+40)^{0,0572 \ln(PRm)}$	$(Tm+40)^{0,0585 \ln(PRm)}$	$(Tm+40)^{0,2042 \ln(PRm)}$	$(Tm+40)^{-0,1021 \ln(PRm)}$	$(Tm+40)^{-0,0952 \ln(PRm)}$	$(Tm+40)^{0,8013 \ln(PRm)}$		
	$(Tm+40)^{0,2542 \ln(PRm)}$	$(Tm+40)^{0,2180 \ln(PRm)}$	$(Tm+40)^{-0,3447 \ln(PRm)}$	$(Tm+40)^{0,5547 \ln(PRm)}$	$(Tm+40)^{0,0584 \ln(PRm)}$	$(Tm+40)^{0,1945 \ln(PRm)}$	$(Tm+40)^{0,7994 \ln(PRm)}$	$(Tm+40)^{0,1504 \ln(PRm)}$	$(Tm+40)^{0,4980 \ln(PRm)}$		
											0,951
											0,799
											0,621
											0,965
											0,430
											0,652
											0,967
											0,785

* $adjR^2$ – коэффициент детерминации, скорректированный на число параметров.

Полученные уравнения приведены к аддитивной форме согласно выше упомянутому алгоритму (Tang et al., 2000; Dong et al., 2015) в последовательности, показанной на схеме (см. рис. 4), и окончательный вид трансконтинентальной аддитивной модели фракционного состава фитомассы сосновых древостоев показан в табл. 2.

Поскольку было установлено (Cunia, Briggs, 1984; Reed, Green, 1985), что устранение внутренней противоречивости уравнений фитомассы путем обеспечения их аддитивности не обязательно означает повышение точности ее оценок, необходимо выяснить, достаточно ли адекватна полученная аддитивная модель и как ее характеристики соотносятся с показателями адекватности независимых уравнений? Для этого как аддитивная модель (см. табл. 2), так и исходные (независимые) уравнения (см. табл. 1), протабулированы по фактическим массообразующим показателям массива фактических данных, и полученные расчетные значения фитомассы сопоставлены с фактическими по величине коэффициента детерминации. Результаты сопоставления, показанные в табл. 3, свидетельствуют о том, что показатели адекватности двух систем уравнений близки между собой. Соотношение фактических значений и значений, полученных расчетом по независимым и аддитивным моделям фитомассы древостоев (рис. 5), показывает степень коррелированности названных показателей и отсутствие видимых различий в структуре остаточных дисперсий, полученных по двум названным моделям.

При табулировании аддитивной модели (1) возникает проблема, которая заключается в том, что мы можем задать только показатели возраста древостоя, температуры и осадков, а значения запаса и густоты могут быть введены в таблицу в виде расчетных величин, полученных системой вспомогательных рекурсивных уравнений. Такие уравнения имеют общий вид:

$$N = f [A, X (Tm+40), PRm], \quad (2)$$

$$M = f [A, N, X, (Tm+40), PRm]. \quad (3)$$

Результаты расчета (2) и (3) даны в табл. 4.

Результаты табулирования уравнений в последовательности (2), (3) и (1) представляют довольно громоздкую таблицу. Мы взяли из неё показатели фракционного состава фитомассы естественных сосняков для возраста 100 лет и построили графики их зависимости от температуры и осадков (рис. 6). Судя по графикам, все фракции фитомассы изменяются примерно по одной общей схеме, но в разных соотношениях. Общая для всех фракций закономерность: в холодных поясах ($Tm = -20^{\circ}\text{C}$) увеличение осадков приводит к снижению фитомассы, а в теплых ($Tm = 10^{\circ}\text{C}$) – к ее увеличению. Соответственно во влагообеспеченных районах ($PRm = 900$ мм) повышение температуры вызывает увеличение фитомассы, а в засушливых ($PRm = 300$ мм) – ее снижение. Для культур сосны названные закономерности сохраняются, но в абсолютных показателях фитомасса культур выше: общая, корней, стволов, хвои и ветвей соответственно на 16, 11, 18, 2 и 3 %.

Аналогичная общая закономерность была прослежена ранее на локальном уровне в болотных лесах Томского стационара, когда при максимальных суммах температур (выше 10°C) (2200°C) при увеличении осадков с 400 до 600 мм происходит повышение радиального прироста стволов на 30-50%, а при минимальных суммах температур (1600°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°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).

Таблица 2. Трехшаговая аддитивная модель фракционного состава фитомассы древостоев сосны, реализованная по принципу пропорционального взвешивания

$P_t = 41,8764A - 0,0947A^2 + 0,0191(\ln A)M - 0,8283N - 0,0072X - 0,0347(Tm+40)^{-1,7081}(Tm+40)^{0,0431}(\ln Tm+40)PRm - 0,1754PRm - 0,0555(\ln PRm)(Tm+40)^{0,2542}(\ln PRm)$	
Шаг 1	$Pa = \frac{1 + 8,95E-07A - 1,2051A^2 - 0,1328(\ln A)M - 0,1300N - 0,0742X - 0,0168(Tm+40)^{-4,6666}(Tm+40)^{0,1733}(\ln Tm+40)PRm - 0,8773PRm - 0,0784(\ln PRm)(Tm+40)^{-0,5637}(\ln PRm)}{1 + 1,12E+06A - 1,2051A^2 - 0,1328(\ln A)M - 0,1300N - 0,0742X - 0,0168(Tm+40)^{-4,6666}(Tm+40)^{0,1733}(\ln Tm+40)PRm - 0,8773PRm - 0,0784(\ln PRm)(Tm+40)^{-0,5637}(\ln PRm)} \times Pt$
Шаг 2	$Pc = \frac{1 + 2,72E-07A - 1,0200A^2 - 0,0875(\ln A)M - 0,3916N - 0,0585X - 0,0617(Tm+40)^{-1,8472}(Tm+40)^{0,1995}(\ln Tm+40)PRm - 2,9531PRm - 0,1157(\ln PRm)(Tm+40)^{-0,4964}(\ln PRm)}{1 + 3,68E+06A - 1,0200A^2 - 0,0875(\ln A)M - 0,3916N - 0,0585X - 0,0617(Tm+40)^{-1,8472}(Tm+40)^{0,1995}(\ln Tm+40)PRm - 2,9531PRm - 0,1157(\ln PRm)(Tm+40)^{-0,4964}(\ln PRm)} \times Pa$
Шаг 3а	$Pf = \frac{1 + 0,4740A - 0,1117A^2 - 0,0106(\ln A)M - 0,1432N - 0,1183X - 0,0332(Tm+40)^{-3,6237}(Tm+40)^{0,0165}(\ln Tm+40)PRm - 1,8230PRm - 0,3063(\ln PRm)(Tm+40)^{0,6049}(\ln PRm)}{1 + 2,1097A - 0,1117A^2 - 0,0106(\ln A)M - 0,1432N - 0,1183X - 0,0332(Tm+40)^{-3,6237}(Tm+40)^{0,0165}(\ln Tm+40)PRm - 1,8230PRm - 0,3063(\ln PRm)(Tm+40)^{0,6049}(\ln PRm)} \times Pc$
Шаг 3б	$Pbk = \frac{1 + 5,02E+20A - 0,1191A^2 - 0,0272(\ln A)M - 0,2688N - 0,1802X - 0,0512(Tm+40)^{-6,9154}(Tm+40)^{0,7484}(\ln Tm+40)PRm - 12,1894PRm - 0,8965(\ln PRm)(Tm+40)^{0,3476}(\ln PRm)}{1 + 1,99E-21A - 0,1191A^2 - 0,0272(\ln A)M - 0,2688N - 0,1802X - 0,0512(Tm+40)^{-6,9154}(Tm+40)^{0,7484}(\ln Tm+40)PRm - 12,1894PRm - 0,8965(\ln PRm)(Tm+40)^{0,3476}(\ln PRm)} \times Ps$

Таблица 4. Характеристика рекурсивной системы вспомогательных уравнений для массобразующих показателей

Массо-образующие показатели		Регрессионные коэффициенты модели										$adjR^2$ *
N	300,3	$A^{-1,1286}$	-	$X^{-0,1297}$	$(Tm+40)^{3,3600}$	$(Tm+40)^{-0,6335} \ln(Tm+40)$	$PRm^{-1,0095}$	$PRm^{0,0222} \ln(PRm)$	$(Tm+40)^{0,0357} \ln(PRm)$	0,555		
M	97,06	$A^{3,9791}$	$A^{-0,4309}(\ln A)$	$N^{-0,0907}$	$X^{0,2067}$	$(Tm+40)^{-10,4134}$	$PRm^{3,1242}$	$PRm^{-0,6942} \ln(PRm)$	$(Tm+40)^{-1,5281} \ln(PRm)$	0,540		

Таблица 3. Сравнение показателей адекватности независимых и аддитивных уравнений фитомассы древостоев сосны

Коэффициент детерминации	Фракции фитомассы								
	P_t	P_a	P_r	P_s	P_w	P_{bk}	P_c	P_b	P_f
Независимые уравнения									
R^2	0,936	0,932	0,726	0,945	0,934	0,551	0,568	0,576	0,323
Аддитивные уравнения									
R^2	0,936	0,932	0,729	0,942	0,928	0,583	0,566	0,575	0,326

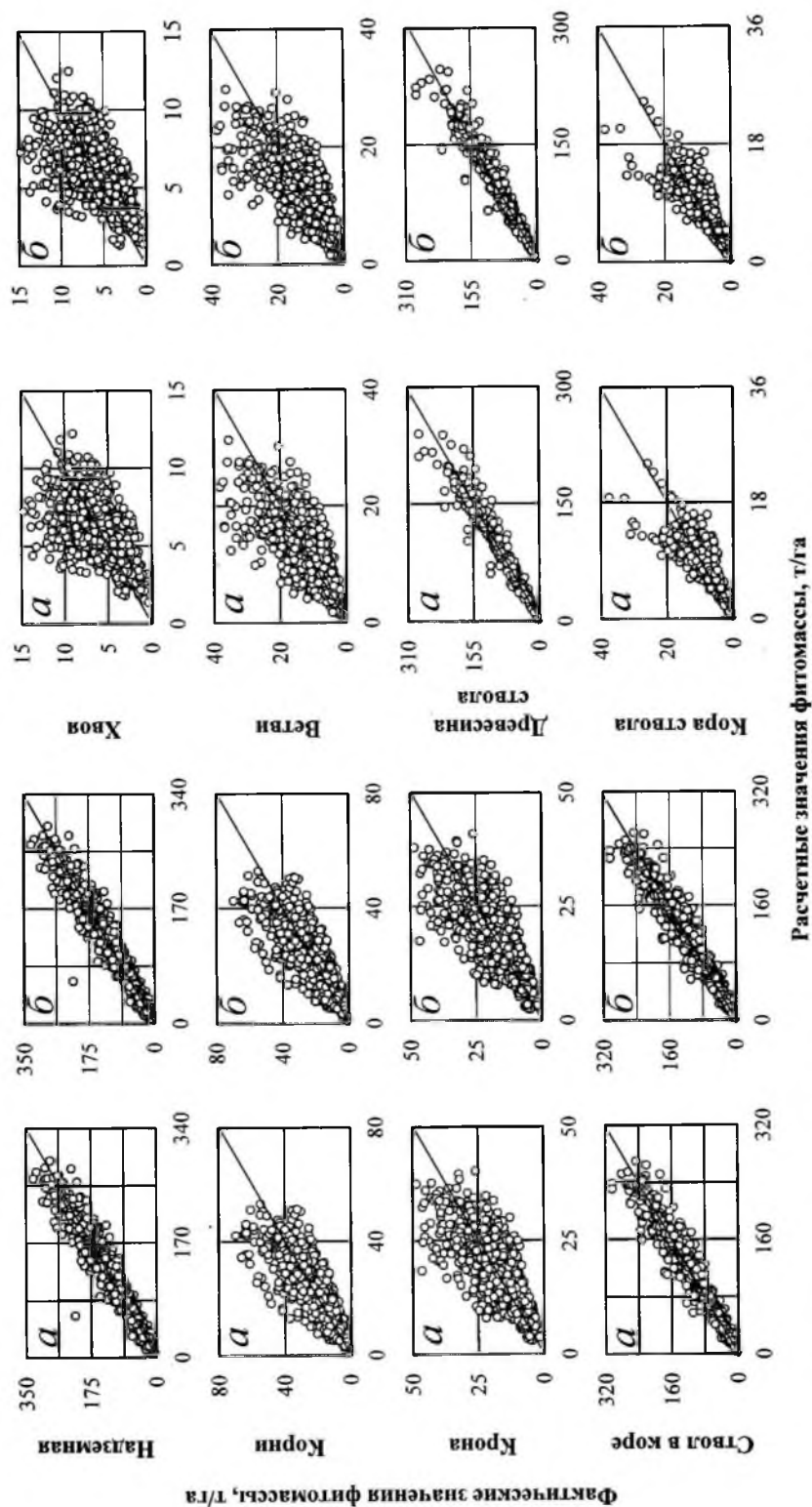


Рис. 5. Соотношение фактических значений и значений, полученных расчётом по независимым (а) и аддитивным (б) моделям фитомассы сосновых древостоев.

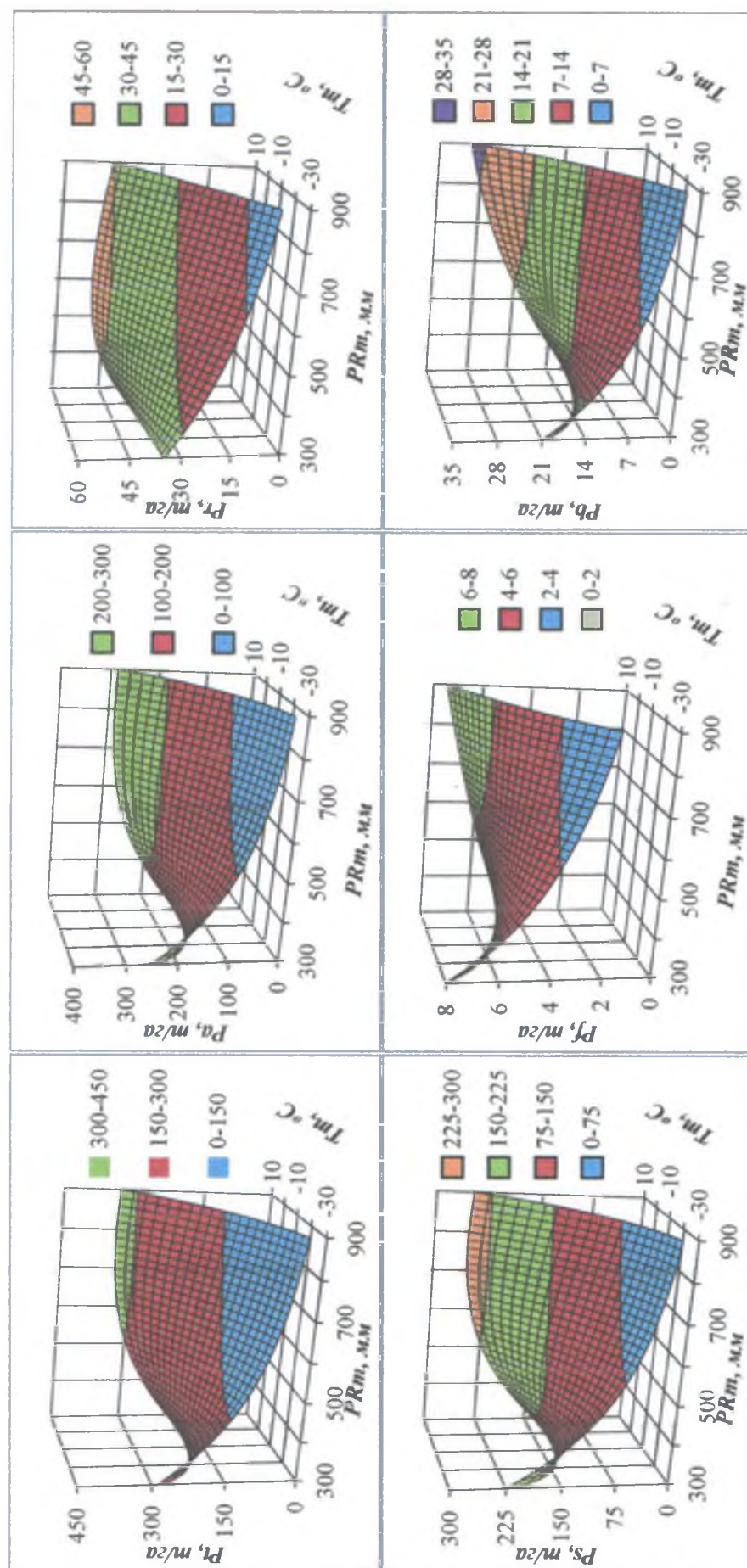


Рис. 6. Зависимость фитомассы естественных сосняков Евразии от среднегодовой температуры (T_m) и осадков (PR_m).
Обозначения: P_t , P_s , P_a , P_f , P_r , P_b – соответственно фитомасса общая, стволов, надземная, хвои, корней и ветвей, т/га.

В горах южной Сибири бонитет кедровых, пихтовых, лиственничных и сосновых древостоев при увеличении сумм температур (выше 10°C) с 400°C до 1600°C повышается с Va до I класса, а при изменении индекса сухости с 1,0 до 0,2 снижается с I до Va класса. Более информативным оказался анализ связи класса бонитета с обоими климатическими факторами одновременно: «Если в холодных поясах (суммы температур ниже 800°) определяющей в производительности является термика, так как продуктивность меняется в направлении изменения сумм температур, то в теплых поясах (суммы температур выше 800°) изменение класса бонитета происходит по градиенту индекса сухости, что подтверждает ведущую роль фактора относительного увлажнения» (Поликарпов, Чебакова, 1982. С. 33-34). А именно, при индексе сухости 0,2 с повышением сумм температур с 400 до 1600°C бонитет у хвойных повышается с V до III класса, а при индексе сухости 1,0 при повышении 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 годового 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 другими исследователями на локальном и региональном уровнях.

Полученные аддитивные модели фитомассы древостоев двухвойных сосен дают возможность установить количественные изменения в структуре 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 -10°C и среднегодовыми осадками 500 мм, повышение температуры на 1°C при неизменном уровне осадков вызывает увеличение фитомассы двухвойных сосен в возрасте 100 лет: общей, корней, стволов, хвои и ветвей соответственно на 2,2; 1,8; 2,5; 0,36 и 2,3 %, независимо от происхождения древостоев. Для тех же регионов в том же возрасте сосняков повышение осадков на 100 мм при неизменной среднегодовой температуре вызывает снижение фитомассы общей, корней, стволов и хвои соответственно на 5,8; 2,3; 6,5 и 0,3 % и увеличение фитомассы ветвей на 0,3 %.

На рис. 7 показано изменение фитомассы (Δ , %) 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 изменения климата повышается на 1°C при разных территориальных (зональных) уровнях температур, обозначаемых как $-30\Delta \dots +10\Delta$. Рис. 7 демонстрирует общую закономерность евразийского масштаба: в холодных ($T = -30^{\circ}\text{C} \dots -20^{\circ}\text{C}$) и недостаточно влагообеспеченных ($PRm = 300-400$ мм) климатических поясах повышение температуры при неизменном количестве осадков вызывает снижение фитомассы всех фракций, а в остальных регионах – ее увеличение.

На рис. 8 показано изменение фитомассы деревьев (Δ , %) при увеличении осадков на 100 мм в разных экорегионах. При этом предполагается, что температура января изменяется только территориально, а осадки в результате предполагаемого изменения климата повышаются на 100 мм при разных территориальных уровнях осадков, обозначаемых как $300\Delta \dots 800\Delta$. Установлена общая трансконтинентальная закономерность: в теплых климатических поясах ($T = 0^{\circ}\text{C} \dots 10^{\circ}\text{C}$) с низким уровнем осадков ($PRm = 300-400$ мм) повышение уровня осадков при неизменной среднегодовой температуре января вызывает увеличение фитомассы всех фракций, а в остальных регионах – ее снижение (см. рис. 8).

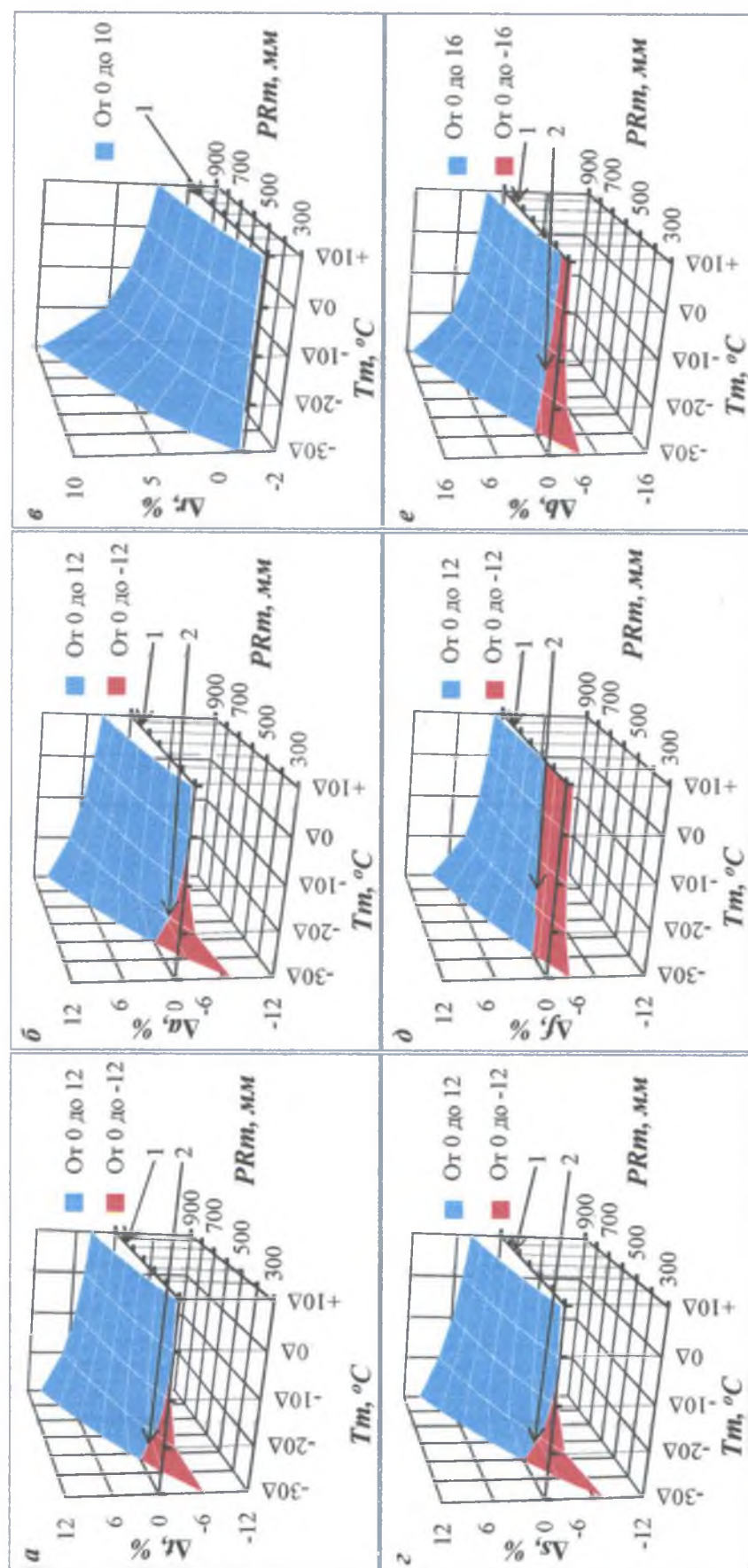


Рис. 7. Изменение фитомассы древостоев при повышении температуры на 1°C вследствие предполагаемого изменения климата при разных территориальных уровнях температур и осадков. T_m – среднегодовая температура января, °C; PR_m – среднегодовой уровень осадков, мм. Буквами от а до е обозначены фракции фитомассы, изменяющиеся при повышении температуры на 1°C (%): общая Δa , надземная Δa , корней Δg , стволов Δs , хвои Δf и ветвей Δb . 1 – плоскость, соответствующая нулевому изменению фитомассы при предполагаемом повышении температуры на 1°C; 2 – линия разграничения положительных и отрицательных изменений фитомассы (Δ , %) при предполагаемом повышении температуры на 1°C.

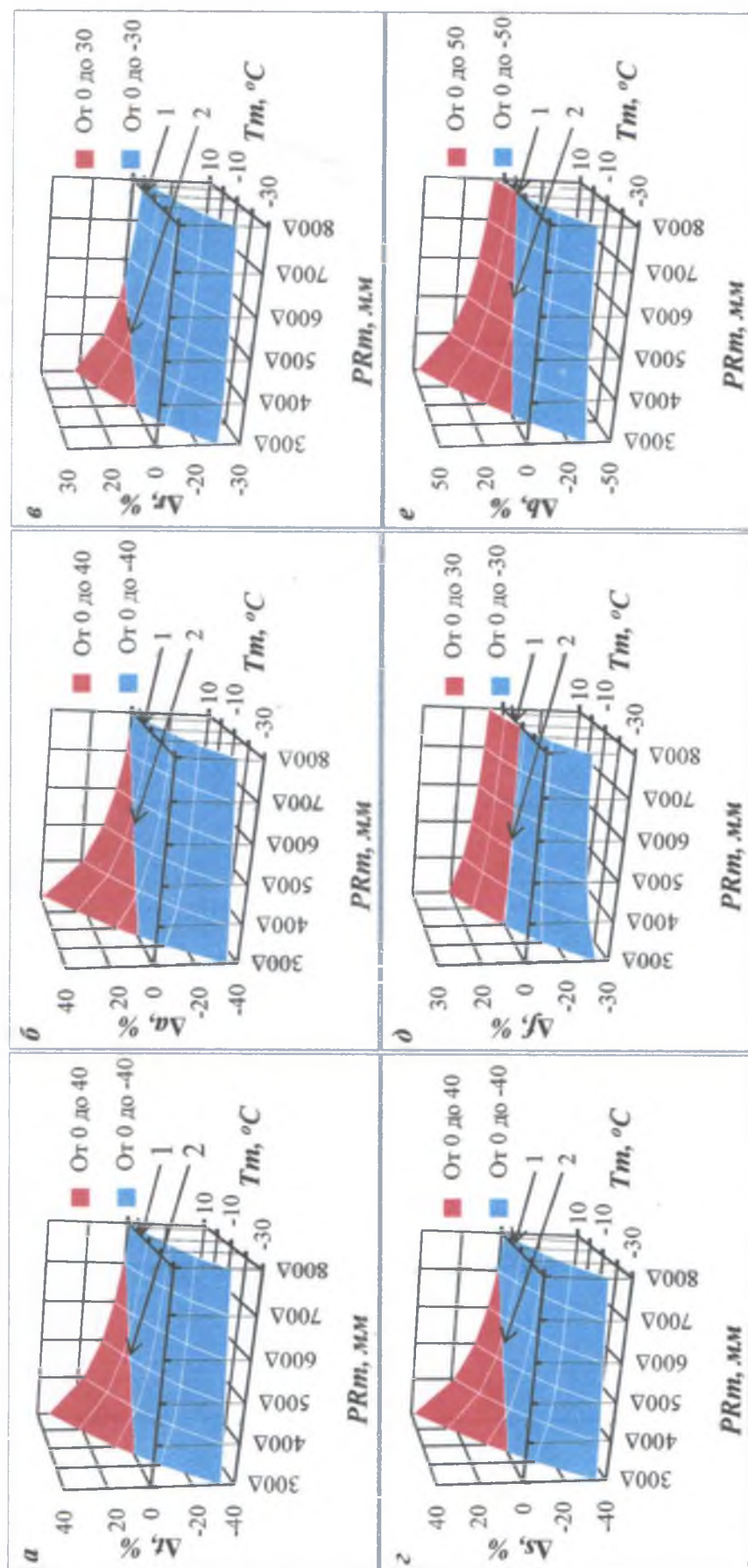


Рис. 8. Изменение фитомассы древостоев при повышении уровня осадков на 100 мм вследствие предполагаемого изменения климата при разных территориальных уровнях температур и осадков. T_m – среднегодовая температура января, $^{\circ}\text{C}$; PR_m – среднегодовой уровень осадков, мм. Буквами от a до f обозначены фракции фитомассы, изменяющиеся при повышении температуры на 1°C (%): общая Δa , надземная Δa , корней Δc , стволов Δb , хвои Δd и ветвей Δe . 1 – плоскость, соответствующая нулевому изменению фитомассы при предполагаемом увеличении осадков на 100 мм; 2 – линия разграничения положительных и отрицательных изменений фитомассы (Δ , %) при предполагаемом повышении осадков на 100 мм.

Заключение

Таким образом, предпринятая первая попытка моделирования изменений аддитивного фракционного состава фитомассы древостоев двухвойных сосен по трансевразийским гидротермическим градиентам с учетом региональной специфики возраста и морфологии древостоев показала, что в холодных климатических поясах увеличение осадков приводит к снижению фитомассы, а в теплых – к ее увеличению. Соответственно во влагообеспеченных районах повышение температуры вызывает увеличение фитомассы, а в засушливых – ее снижение. Процентное изменение структуры фитомассы связано с соотношением названных двух климатических показателей. В частности, для центральной части европейской России, российского Дальнего Востока и северо-восточного Китая, характеризуемых среднегодовой температурой января -10°C и среднегодовыми осадками 500 мм, повышение температуры на 1°C при неизменном уровне осадков вызывает увеличение фитомассы двухвойных сосен в возрасте 100 лет: общей, корней, стволов, хвои и ветвей соответственно на 2,2; 1,8; 2,5; 0,36 и 2,3 %, независимо от происхождения древостоев. Для тех же регионов в том же возрасте сосняков повышение осадков на 100 мм вызывает снижение фитомассы общей, корней, стволов и хвои соответственно на 5,8; 2,3; 6,5 и 0,3 % и увеличение фитомассы ветвей на 0,3 %.

Разработка подобных моделей для основных лесобразующих пород Евразии даст возможность прогнозировать изменения продуктивности лесного покрова Евразии в связи с изменениями климата.

Список использованной литературы

- Базилевич Н. И., Дроздов А. В., Родин Л. Е. Продуктивность растительного покрова Земли, общие закономерности размещения и связь с факторами климата // Журнал общей биологии. 1968. Т. 29. № 3. С. 261-271.
- Бекетов А.Н. О влиянии климата на возрастание сосны и ели // Труды 1-го съезда естествоиспытателей в Петербурге. Отд. ботан. 1868. С. 111–163.
- Битвинская Т.Т. Дендроклиматические исследования. Л.: Гидрометеиздат, 1974. 172 с.
- Будыко М. И. Глобальная экология. М.: «Мысль», 1977. 328 с.
- Глебов Ф. З., Литвиненко В. И. Динамика ширины годовых 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 // Доклады АН СССР. 1956. Т. 110. № 1. С. 129-132.
- Ефимова Н. А. Радиационные факторы продуктивности растительного покрова. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 216 с.
- 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.
- Заозерский С.Г. К методике ретроспективного выявления климатических условий путем исследования хода роста деревьев // Вопросы ирригации. Самарканд, 1934. № 1. С. 75 -86.
- Кайрюкитис Л.А. Научные основы формирования высокопродуктивных елово-лиственных насаждений. М.: Лесн. пром-сть, 1969. 208 с.
- Ключников В.Ф. Ход роста дуба в Крапивенском лесничестве Тульской губернии // Лесной журнал. 1902. № 2.
- Кобак К.И., Кондрашева Н.Ю. Антропогенные воздействия на лесные экосистемы и роль этих воздействий в глобальном углеродном цикле // Ботанический журнал. 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.

Костин С.И. Солнечная активность и влияние её на прирост деревьев и состояние лесных насаждений в центральной части лесостепи Русской равнины // Труды Главной геофизической обсерватории им. А.И. Воейкова. 1961. Вып. 111. С. 108-117.

Лит Х. Моделирование первичной продуктивности Земного шара // Экология. 1974. № 2. С. 13-23.

Лосицкий К.Б., Чуенков В.С. Эталонные леса. М.: Лесн. пром-сть, 1980. 192 с.

Молчанов А.А. Дендроклиматические основы прогнозов погоды. М.: Наука, 1976. 168 с.

Оленин С.М. Динамика радиального прироста древостоев сосновых фитоценозов среднетаёжной подзоны Предуралья: Автореферат дис... канд. биол. наук. Свердловск, 1982. 18 с.

Поликарпов Н.П., Чебакова Н.М. Оценка биологической продуктивности лесобразующих пород на экологической основе // Формирование молодняков хвойных пород. Новосибирск: Наука, 1982. С. 25-54.

Риклефс Р.Е. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с.

Тольский А.П. К вопросу о выявлении колебаний климата по анализам хода роста деревьев // Труды по сельскохозяйственной метеорологии. 1936. Вып. 24. С. 117-123.

Усольцев В.А. Фитомасса и первичная продукция лесов Евразии. Екатеринбург: УрО РАН, 2010. 570 с. (<http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/2606>).

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.

Уткин А.И. О возможной динамике лесной растительности в экотонах Северной Евразии при глобальном потеплении // Классификация и динамика лесов Дальнего Востока: Материалы междунар. конф. 5-7 сентября 2001 г. Владивосток: Дальнаука, 2001. С. 125-127.

Шведов Ф.Н. Дерево как летопись засух // Метеорологический вестник. 1892. № 5. С. 163-178.

Шиятов С.Г. Дендрохронология верхней границы леса на Урале. М.: Наука, 1986. 136 с.

Шиятов С.Г., Мазена В.С. Климатогенная динамика лесотундровых экосистем в горах Полярного Урала // Экологические проблемы горных территорий: Матер. междунар. научной конф. 18 – 20 сентября 2002 г. Екатеринбург, 2002. С. 41-45.

Arrhenius Svante. On the influence of carbonic acid in the air upon the temperature of the ground // Philosophical Magazine. 1896. Vol. 41. P. 237-276.

Babst F., Bodesheim P., Charney N., Friend A.D., Girardin M.P., Klesse S., Moore D.J.P., Seftigen K., Björklund J., Bouriaud O., Dawson A., DeRose R.J., Dietze M.C., Eckes A.H., Enquist B., Frank D.C., Mahecha M.D., Poulter B., Record S., Trouet V., Turton R.H., Zhang Zh., Evans M.E.K. When tree rings go global: Challenges and opportunities for retro- and prospective insight // Quaternary Science Reviews. 2018. Vol. 197. P. 1-20 (<https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2018.07.009>).

Baskerville G. L. Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass // Canadian Journal of Forest Research. 1972. Vol. 2. P. 49-53.

Bi H., Long Y., Turner J., Lei Y., Snowdon P., Li Y., Harper R., Zerihun A., Ximenes F. Additive prediction of aboveground biomass for *Pinus radiata* (D. Don) plantations // Forest Ecology and Management. 2010. Vol. 259. P. 2301-2314.

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.) // Australian Journal of Agricultural Research. 1963. Vol. 14. P. 20-38.

Bonnor G.M. Inventory of forest biomass in Canada. Canadian Forestry Service. Petawawa National Forestry Institute. 1985. 63 pp.

Brown S., Lugo A. The storage and production of organic matter in tropical forests and their role in the global carbon cycle // *Biotropica*. 1982. Vol. 14. No. 3. P. 161-187.

Cunia T., Briggs R. D. Forcing additivity of biomass tables: some empirical results // *Canadian Journal of Forest Research*. 1984. Vol. 14. P. 376-384.

Dong L., Zhang L., Li F. A three-step proportional weighting system of nonlinear biomass equations // *Forest Science*. 2015. Vol. 61. No. 1. P. 35-45.

Douglass A.E. Climatic cycles and trees-growth. A study of the annual rings of trees in relation to climate and solar activity. Washington: Carnegie Institution of Washington. Publication No. 289. 1919. 127 p.

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 // *European Journal of Forest Research*. 2018. July. P. 1-14 (<https://doi.org/10.1007/s10342-018-1128-x>).

Dulamsuren C., 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. Vol. 16. P. 1536-1549. DOI: 10.1007/s10021-013-9700-1.

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 // *Global Change Biology*. 2008. Vol. 14. P. 2288-2303.

Emanuel W.R., Shugart H.H., Stevenson M.P. Climate change and the broad scale distribution of terrestrial ecosystem complexes // *Climate Change*. 1985. No. 7. P. 29-43.

Fang O., Yang 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. Vol. 30. P. 281-294. DOI 10.1007/s00468-015-1300-6.

Forest resources of Europe, GIS, North America, Australia, Japan and New Zealand (industrialized temperate/boreal countries). UN-ECE/FAO Contribution to the Global Forest Resources Assessment 2000. New York, Geneva: United Nations, 2000. 455 p.

Fu L., Lei X., Hu Z., Zeng W., Tang Sh., Marshall P., Cao L., Song X., Yu Li., Liang J. Integrating regional climate change into allometric equations for estimating tree aboveground biomass of Masson pine in China // *Annals of Forest Science*. 2017. Vol. 74. No. 42. P. 1-15. DOI 10.1007/s13595-017-0636-z.

Fu L., Lei Y., Wang G., Bi H., Tang S., Song X. Comparison of seemingly unrelated regressions with multivariate errors-invariables models for developing a system of nonlinear additive biomass equations // *Trees*. 2016. Vol. 30. P. 839-857.

Hosoda K., Iehara T. Aboveground biomass equations for individual trees of *Cryptomeria japonica*, *Chamaecyparis obtusa* and *Larix kaempferi* in Japan // *Journal of Forest Research*. 2010. Vol. 15. No. 5. P. 299-306. DOI 10.1007/s10310-010-0192-y.

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. Vol. 106. P. 11635-11640.

Kosanec 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. Vol. 13 (2): e0191021 (<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0191021>).

Laing J., Binyamin J. Climate change effect on winter temperature and precipitation of Yellowknife, Northwest Territories, Canada from 1943 to 2011 // *American Journal of Climate Change*. 2013. Vol. 2. P. 275-283. DOI:10.4236/ajcc.2013.24027.

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 // *Forest Ecology and Management*. 2004. Vol. 188. P. 211-224.

Lei X., Yu L., Hong L. Climate-sensitive integrated stand growth model (CS-ISGM) of Changbai larch (*Larix olgensis*) plantations // Forest Ecology and Management. 2016. Vol. 376. P. 265–275.

Liebig J.F. Organic chemistry in its application to agriculture and physiology. London: Taylor and Walton, 1840. 387 p.

Luyssaert S., Inglis I., Jung M., Richardson A.D., Reichstein M., Papale D., Piao S. L., Schulze E.D., Wingate L., Matteucci G., Aragao L., Aubinet M., Beer C., Bernhofer C., Black K.G., Bonal D., Bonnefond J.M., Chambers J., Ciais P., Cook B., Davis K.J., Dolman A.J., Gielen B., Goulden M., Grace J., Granier A., Grelle A., Griffis T., Grunwald T., Guidolotti G., Hanson P.J., Harding R., Hollinger D.Y., Hutya L.R., Kolari P., Kruijt B., Kutsch W., Lagergren F., Laurila T., Law B.E., Le Maire G., Lindroth A., Loustau D., Malhi Y., Mateus J., Migliavacca M., Misson L., Montagnani L., Moncrieff J., Moors E., Munger J.W., Nikinmaa E., Ollinger S.V., Pita G., Rebmann C., Rouspard O., Saigusa N., Sanz M.J., Seufert G., Sierra C., Smith M.L., Tang J., Valentini R., Vesala T., Janssens I.A. CO₂ balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database // Global Change Biology. 2007. Vol. 13. P. 2509–2537. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2007.01439.x.

Mäkipää R., Villén-Peréz S., Salemaa M., Heikkinen J. Potential changes in the species' range of geographical distribution // 17th IBFRA Conference Towards a New Era of Forest Science in Boreal Region. May 24–29, 2015, Rovaniemi, Finland. 134 pp. (http://www.metla.fi/ibfra2015/IBFRA2015_abstracts.pdf).

Manogaran C. Climatic limitations of the potential for tree growth in southern forests // Forestry Abstracts. 1974. Vol. 35. No. 11. P. 642.

Marlon J.R., Bartlein P.J., Carcaillet C., Gavin D.G., Harrison S.P., Higuera P.E. Climate and human influences on global biomass burning over the past two millennia // Nature. 2008. No. 1. P. 697–702.

Miao Z., Li C. Predicting tree growth dynamics of boreal forest in response to climate change // C. Li et al. (eds.). Landscape Ecology in Forest Management and Conservation. Berlin, Heidelberg: Higher Education Press, Beijing and Springer-Verlag, 2011. P. 176–205.

Monsi M., Saeki T. Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion // Japanese Journal of Botany. 1953. Vol. 14. No. 1. P. 22–52.

Moundounga Mavouroulou Q., Ngomanda A., Engone Obiang N.L., Lebamba J., Gomat H., Mankou G.S., Loumeto J., Iponga D.M., Ditsouga F.K., Koumba R.Z., Bobé K.H.B., Lépen-gué N., Mbatchesi B., Picard N. How to improve allometric equations to estimate forest biomass stocks? Some hints from a central African forest // Canadian Journal of Forest Research. 2014. Vol. 44 (7). P. 685–691 (<https://doi.org/10.1139/cjfr-2013-0520>).

Muukkonen P., Mäkipää R. Biomass equations for European trees: Addendum // Silva Fennica. 2006. Vol. 40. No. 4. P. 763–773.

Neilson R.P. A model for predicting continental-scale vegetation distribution and water balance // Ecological Applications. 1995. Vol. 5. No. 2. P. 362–385.

Neumann M., Moreno A., Mues V., Härkönen S., Mura M., Bouriaud O., Lang M., Achten W. M. J., Thivolle-Cazat A., Bronisz K., Merganic J., Decuyper M., Alberdi I., Astrup R., Mohren F., Hasenauer H. Comparison of carbon estimation methods for European forests // Forest Ecology and Management. 2016. Vol. 361. P. 397–420 (<http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2015.11.016>).

Ni J., Zhang X.-S., Scurlock J.M.O. Synthesis and analysis of biomass and net primary productivity in Chinese forests // Annals of Forest Science. 2001. Vol. 58. P. 351–384 (www.edpsciences.org).

Paterson S.S. The forest area of the world and its potential productivity. Göteborg: The Royal Univ. Sweden, 1956. 216 pp.

Penner M., Power K., Muhairwe C., Tellier R., Wang Y. Canada's forest biomass resources: deriving estimates from Canada forest inventory // Information report BC-X-370. Pacific Forestry Centre, Victoria, BC. 1997. 33 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. Vol. 35. No. 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 // Journal of Forestry Research. 2018. Vol. 29. Issue 5. P. 1263–1276.

Ranneby B., Cruse T., Hägglund B., Jonasson H., Swärd J. Design a new national forest survey for Sweden // Studia Forestalia Suecica. 1987. Vol. 177. P. 1-29.

Reed D.D., Green E.J. A method of forcing additivity of biomass tables when using nonlinear models // Canadian Journal of Forest Research. 1985. Vol. 15. P. 1184-1187.

Röhle H., Gerold D., Gemballa R. Beziehungen zwischen Klima und Zuwachs, dargestellt am Beispiel von Fichte, Kiefer und Buche in Sachsen // Allgemeine Forst- und Jagdzeitung. 2010. Bd. 181 (1/2). S. 21-35.

Rosenzweig M.L. Net primary productivity of terrestrial communities: Prediction from climatological data // The American Naturalist. 1968. Vol. 102. No. 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 // Ecological Modelling. 1988. Vol. 42. 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 // Forest Ecology and Management. 2016. Vol. 361. P. 432-444. DOI: 10.1016/j.foreco.2015.11.043

Schulze E.-D. The carbon and nitrogen cycle of forest ecosystems // E.-D. Schulze (ed.). Carbon and nutrient cycling in European forest ecosystems. (Ecological Studies. Vol. 142). Berlin, Heidelberg, New York: 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 // Environmental Research Letters. 2009. Vol. 4. No. 4. P. 1–7.

Stegen J.C., Swenson N.G., Enquist B.J., White E.P., Phillips O.L., Jorgensen P.M., Weiser M.D., Mendoza A.M., Vargas P.N. Variation in above-ground forest biomass across broad climatic gradients // Global Ecology and Biogeography. 2011. Vol. 20 (5). P. 744–754 (<https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00645.x>).

Strömberg M., Linder S. Effects of nutrition and soil warming on stemwood production of a boreal Norway spruce stand // Global Change Biology. 2002. Vol. 8. P. 1195–1204.

Tang S., Zhang H., Xu H. Study on establish and estimate method of compatible biomass model // Scientia Silvae Sinica. 2000. Vol. 36. P. 19–27 (in Chinese with English abstract).

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 // Forest Ecology and Management. 2009. Vol. 257 (3). P. 1004–1013.

Ter-Mikaelian M. T., Korzukhin M. D. Biomass equations for sixty-five North American tree species // Forest Ecology and Management. 1997. Vol. 97. P. 1-24.

Usoltsev V.A. Forest biomass and primary production database for Eurasia. CD-version. The 2nd ed., enlarged and re-harmonized. Yekaterinburg: Ural State Forest Engineering University, 2013. ISBN 978-5-94984-438-0 (<http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3059>).

Warren Wilson J. An analysis of plant growth and its control in Arctic environments // Annals of Botany. 1966. N.s. Vol. 30. P. 383-402.

Weck J. Untersuchungen über die Ertragspotenz der deutschen Waldlandschaften // Allgemeine Forst- und Jagdzeitung. 1954. Bd. 125. No. 5. S. 153-159.

Wenk G., Fiedler F. Forstliche Ertragskunde. Heft 1 und 2. Tharandt, 1977.

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 // *Global Change Biology*. 2004. Vol. 10. P.1724–1736.

World Weather Maps, 2007. URL: <https://www.mapsofworld.com/referrals/weather/> (дата обращения: 15.06.2018).

Xiang W., Liu S., Deng X., Shen A., Lei X., Tian D., Zhao M., Peng C. General allometric equations and biomass allocation of *Pinus massoniana* trees on a regional scale in southern China // *Ecological Research*. 2011. Vol. 26. P. 697–711.

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 // *European Journal of Forest Research*. 2017. Vol. 136. No. 2. P. 233–249 (<https://doi.org/10.1007/s10342-017-1024-9>).

Zeng W.S., Zhang H.R., Tang S.Z. Using the dummy variable model approach to construct compatible single-tree biomass equations at different scales - a case study for Masson pine (*Pinus massoniana*) in southern China // *Canadian Journal of Forest Research*. 2011. Vol. 41. P. 1547–1554.

Работа выполнена в рамках Государственного задания Ботанического сада УрО РАН.

Рецензент статьи: доктор сельскохозяйственных наук, профессор С.В. Залесов.