

**В.А. Усольцев, В.Ф. Ковязин, А.А. Осмирко, И.С. Цепордей,
В.П. Часовских, В.А. Азаренок, А.И. Колтунова**

**МОДЕЛИРОВАНИЕ ОТНОШЕНИЯ ПОДЗЕМНОЙ БИОМАССЫ
К НАДЗЕМНОЙ В ДРЕВОСТОЯХ ЛИСТВЕННИЦ ЕВРАЗИИ
В СВЯЗИ С ЗИМНИМИ ТЕМПЕРАТУРАМИ
И СРЕДНЕГОДОВЫМИ ОСАДКАМИ**

Введение. Лесная биомасса составляет около 80% в общем надземном запасе органического углерода и 40% – в подземном [Dixon et al., 1994]. Изменение климата повысило потребность в информации о лесной биомассе, и это требует надежной оценки углеродных пулов в лесных экосистемах [Brown, 2002]. Оценка запасов надземной и подземной биомассы с высокой точностью имеет большое значение для характеристики структуры и функции лесных экосистем. Информация о количестве биомассы способствует не только лучшему пониманию процессов накопления энергии в лесных экосистемах, но также является индикатором их экологической устойчивости [Zeng et al., 2017].

Наряду с обычным определением биомассы и чистой первичной продукции (ЧПП) лесных экосистем, немаловажное значение имеет оценка относительных показателей биомассы, в частности, отношения подземной биомассы к надземной (ОПН). Основу ОПН составляют так называемые корнелистовые функциональные связи, определяющие рост, продуктивность и экологическую устойчивость растений [Казарян, 1969]. Эти функциональные связи оптимизируются растениями таким образом, чтобы они, адаптируясь к постоянно меняющимся условиям среды, могли максимизировать биомассу и ее годовую продукцию [Bernacchi et al., 2000]. При этом нехватка элементов питания и влаги в почве стимулирует преобладающее развитие биомассы корней, тогда как недостаток солнечной радиации способствует развитию ассимиляционного аппарата [Shiple, Meziane, 2002; Tateno et al., 2004].

Ранее считалось, что в условиях оптимума лесорастительных условий древесные породы обладают генетически закреплённой тенденцией к определённому соотношению надземной и подземной фитомассы [Лир и др., 1974], и эта величина предполагалась стабильной и видоспецифичной,

равной, например, для сосны обыкновенной 0,17 и для березы повислой 0,32 [Gray, 1963]. Тем не менее, в некоторых локальных условиях бореальных лесов было установлено, что ОПН изменяется с возрастом в направлении увеличения доли надземной части [П.М. Ермоленко, Л.Г. Ермоленко, 1982] и с улучшением лесорастительных условий [Оськина, 1982].

Знание величины ОПН древостоя важно и в прикладном отношении. Известно, что вследствие высокой трудоемкости биомасса корней определяется очень редко по сравнению с надземной биомассой: например, из 235 определений биомассы сосновых древостоев лишь 9 имели данные о биомассе корней [Gower et al., 1994]. В таких случаях массу корней можно оценить по величине ОПН. Определение фактической биомассы корней представляет отдельную, до сих пор нерешенную проблему [Усольцев, 2018].

В результате многочисленных исследований установлена высокая изменчивость ОПН в терминах биомассы: от 0,23 до 0,54 в сосновых молодняках Центральной Европы [Oleksyn et al., 1999], от 0,12 до 1,21 у хвойных видов Великобритании [Levy et al., 2004] и от 0,09 до 0,67 у хвойных и лиственных видов северо-востока Китая [Wang et al., 2008]. В условиях сухих степных боров Тургайского прогиба ОПН варьирует в интервале от 0,83–1,31 в возрасте 8 лет до 0,36–0,57 в возрасте 42 года [Усольцев, 1988]. По широтному градиенту от тихоокеанского побережья Китая (35°с.ш.) до мерзлотных районов Якутии (67°с.ш.) приводится диапазон ОПН соответственно от 0,09 до 1,20 [Wang et al., 2005]. Не менее изменчива величина ОПН и в терминах ЧПП: у древесных видов США, Австралии и Новой Зеландии она колеблется от 0,28 до 1,71 [Waring et al., 1998]. Высокая изменчивость ОПН в локальных условиях под влиянием множества зачастую неизвестных экологических факторов представляет неопределённость, препятствующую решению многих теоретических и прикладных вопросов, сопровождающих оценку биологической продуктивности и углероддепонирующей способности лесных экосистем в условиях изменения климата.

Предпринятая попытка выявить какие-либо зависимости ОПН от комплекса абиотических и биотических факторов на глобальном уровне не увенчалась успехом [Cairns et al., 1997]. Тем не менее, создание базы данных о биомассе лесообразующих древесных видов Евразии [Усольцев, 2010] позволило выявить статистически значимые закономерности изменения ОПН биомассы лесных экосистем по зональным (природным) поясам и индексу континентальности в транс-евразийских градиентах [Усольцев, 2016].

Поскольку проблематику оценки состояния лесных экосистем в условиях изменяющегося климата обычно рассматривают в связи с изменениями гидротермических режимов окружающей среды [DeLucia et al., 2000; Ni et al., 2001; Stegen et al., 2011; Fang et al., 2016], авторы впервые попытались оценить ОПН в трансевразийских градиентах на примере рода *Larix* Mill, с учетом как таксационных показателей древостоев, так и климатических переменных – температуры и осадков.

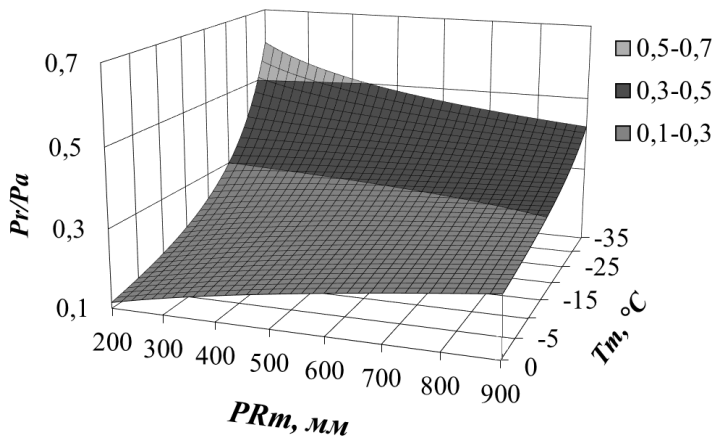
Методика исследования. Из базы данных по биомассе лесов Евразии [Усольцев, 2010] взяты определения фракционного состава биомассы древостоев рода *Larix* Mill, в пределах его ареала, представленного викарирующими видами: *L. decidua* Mill. в Центральной Европе, *L. sukaczewii* N. Dyl., *L. sibirica* L., *L. gmelinii* Rupr. и *L. cajanderi* Mayr. в России, *L. leptolepis* Gord. в Японии и *L. Principis-ruprechtii* Mayr в Китае. На основе базы данных сформирована матрица фактических значений ОПН в количестве 180 определений на пробных площадях.

На евразийских картах изолиний среднегодовой температуры января и среднегодовых осадков [World Weather Maps, 2007; Усольцев и др., 2018] выполнено позиционирование пробных площадей относительно названных изолиний, и составлена цифровая матрица фактических значений ОПН и таксационных показателей древостоев, соотнесенных с соответствующими значениями среднегодовой температуры января и осадков, включенная затем в процедуру стандартного регрессионного анализа.

Результаты исследования. Выполнен многофакторный регрессионный анализ климатически обусловленной (географической) ординации густоты древостоя, запаса стволовой древесины и ОПН лесных экосистем согласно рекурсивной системе уравнений [Усольцев, 2016]

$$N = f [A, (Tm+50), PRm] \rightarrow M = f [A, N, (Tm+50), PRm] \rightarrow (Pr/Pa) = f [A, N, M, (Tm+50), PRm], \quad (1)$$

где Pr и Pa – соответственно биомасса корней и надземная биомасса древостоя, т/га; A – возраст древостоя, лет; M – стволовой запас, м³/га; N – число деревьев, тыс. экз/га; PRm – среднегодовые осадки, мм; Tm – средняя температура января, °С. В качестве температурного предиктора принята средняя температура января, а не среднегодовая температура, так как зимние температуры более чувствительны к изменениям климата [Голубятников, Денисенко, 2009; Laing, Vinyamin, 2013; Felton et al., 2016]. Поскольку на севере Евразии средняя температура января имеет минусовые



Изменение ОПН лиственничников в возрасте 100 лет в связи со средней температурой января и среднегодовыми осадками

Change in ARF of larch trees at the age of 100 years due to the average January temperature and average annual precipitation

В упомянутом выше исследовании [Усольцев, 2016] изменения ОПН биомассы лесных экосистем по зональным (природным) поясам и индексу континентальности в транс-евразийских градиентах названный показатель для лиственничников снижается в направлении от субарктического до субтропического пояса от 0,4 до 0,25, или на 56%, и в градиенте повышения континентальности климата от тихоокеанского и атлантического побережий к полюсу континентальности в Якутии – от 0,25 до 0,18, или на 39%. Некоторое расхождение результатов настоящего исследования и ранее выполненного [Усольцев, 2016] на основе одной общей базы данных объясняется разной структурой предложенных моделей.

Во-первых, прежняя модель была в какой-то степени некорректной, поскольку в формулу индекса континентальности наряду с диапазоном температур входит географическая широта, и таким образом переменные зональности и континентальности являются взаимно коррелированными, что исключает возможность надежного модельного прогноза. Во-вторых, прежняя модель была недостаточно пластичной, поскольку не учитывала противоположные по знаку зависимости ОПН от уровня осадков в субарктическом и субэкваториальном поясах (см. рисунок). Хотя меридиональная зональность Евразии, связанная со снижением влагообеспеченности при переходе от атлантического и тихоокеанского побережий к полюсу конти-

ментальности в Якутии, была корректно обоснована В.Л. Комаровым (1921), эта корректность нарушается при оценке континентальности любым из предложенных 20 индексов (Knoch, Schulze, 1952). Причина феномена объективна и состоит в том, что ориентация названных побережий направлена под углом к меридианам и, следовательно, не ортогональна по отношению к географической широте и зональной поясности.

Выводы. Таким образом, предпринятая первая попытка моделирования изменений относительного биопродукционного показателя – отношения подземной биомассы лиственниц к надземной (ОПН) – по трансевразийским гидротермическим градиентам с учетом региональной специфики показателей возраста и морфологии древостоев показала, что в холодных климатических поясах увеличение осадков приводит к снижению ОПН, а в теплых – к ее увеличению.

Соответственно и в засушливых, и во влагообеспеченных районах повышение температуры вызывает снижение ОПН, но в засушливых более интенсивное по сравнению с влагообеспеченными.

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

Библиографический список

Голубятников Л.Л., Денисенко Е.А. Влияние климатических изменений на растительный покров европейской России // Известия РАН. Серия географическая. 2009. № 2. С. 57–68.

Ермоленко П.М., Ермоленко Л.Г. Фитомасса производных лесных фитоценозов в черневом подпоясе Западного Саяна // Формирование и продуктивность лесных фитоценозов. Красноярск: ИЛиД СО АН СССР, 1982. С. 60–71.

Казарян В.О. Старение высших растений. М.: Наука, 1969. 314 с.

Комаров В.Л. Меридиональная зональность организмов // Дневник I всероссийского съезда русских ботаников в Петрограде. 1921. Вып. 3. С. 27–28.

Лир Х., Польстер Г., Фидлер Г.-И. Физиология древесных растений. М.: Лесн. пром-сть, 1974. 424 с.

Оськина Н.В. Почвенные условия и продуктивность фитомассы сосновых насаждений приокских террас в Московской области: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. М.: МЛТИ, 1982. 16 с.

Поздняков Л.К. О световом режиме под пологом лиственничного леса // Доклады Академии наук СССР. 1953. Т. 90. № 5. С. 905–907.

Санников С.Н., Санникова Н.С. Лес как подземно-сомкнутая дендроцено-экосистема // Сибирский лесной журнал. 2014. № 1. С. 25–34.

Софронов М.А., Волокитина А.В. Об экологических особенностях зоны северных редколесий в Средней Сибири // Сибирский экологический журнал. 1998. № 3–4. С. 245–250.

Усольцев В.А. Рост и структура фитомассы древостоев. Новосибирск: Наука (Сибирское отд-е), 1988. 253 с. URL: <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3352>

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

Усольцев В.А. Биологическая продуктивность лесообразующих пород в климатических градиентах Евразии (к менеджменту биосферных функций лесов). Екатеринбург: Уральский государственный лесотехнический университет, 2016. 384 с. URL: <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/5634>

Усольцев В.А. В подвалах биосферы: Что мы знаем о первичной продукции корней деревьев? // Эко-потенциал. 2018. № 4 (24). С. 24–77. URL: <http://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/8024/1/eko4-18-04.pdf>

Усольцев В.А., Цепордей И.С., Осмирко А.А., Ковязин В.Ф., Часовских В.П., Азаренок В.А., Азаренок М.В., Кузьмин Н.И. Моделирование аддитивной структуры биомассы древостоев *Pinus* L. в климатических градиентах Евразии // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2018. Т. 225, № 4. С. 28–46. DOI: 10.21266/2079-4304.2018.225.28-46

Baskerville G.L. Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass // Canadian Journal of Forest Research. 1972. Vol. 2 (1). P. 49–53. DOI: 10.1139/x72-009

Bernacchi C.J., Coleman J.S., Bazzaz F.A. Biomass allocation in old-field annual species grown in elevated CO₂ environments: no evidence for optimal partitioning // Global Change Biology. 2000. Vol. 6. P. 855–863. DOI: 10.1046/j.1365-2486.2000.00370.x

Bray J.R. Root production and the estimation of net productivity // Canadian Journal of Botany. 1963. Vol. 41 (1). P. 65–72. DOI: 10.1139/b63-007

Brown S. Measuring carbon in forests: current status and future challenges // Environmental Pollution. 2002. Vol. 116. P. 363–372. URL: <https://www.winrock.org/wp-content/uploads/2016/03/2002ForestCarbon.pdf>

Cairns M.A., Brown S., Helmer E.H., Baumgardner G.A. Root biomass allocation in the world's upland forests // Oecologia (Berlin). 1997. Vol. 111 (1). P. 1–11. URL: https://www.arb.ca.gov/cc/capandtrade/protocols/usforest/c_ref_cairns.pdf

DeLucia E.H., Maherali H., Carey E.V. Climate-driven changes in biomass allocation in pines // Global Change Biology. 2000. Vol. 6 (5). P. 587–593. DOI: 10.1046/j.1365-2486.2000.00338.x

Dixon R.K., Trexler M.C., Wisniewski J., Brown S., Houghton R.A., Solomon A.M. Carbon pools and flux of global forest ecosystems // Science. 1994. Vol. 263. P. 185–190. DOI: 10.1126/science.263.5144.185

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

Felton A., Nilsson U., Sonesson J., Felton A.M., Roberge J.-M., Ranius T., Ahlström M., Bergh J., Bjorkman C., Boberg J., Drössler L., Fahlvik N., Gong P., Holmström E., Keskitalo E.C.H., Klapwijk M.J., Laudon H., Lundmark T., Niklasson M., Nordin A., Petters-son 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. Vol. 45(Suppl. 2). P.124–139. DOI: 10.1007/s13280-015-0749-2

Gower S.T., Gholz H.L., Nakane K., Baldwin V.C. Production and carbon allocation pattern of pine forests // *Ecological Bulletins*. 1994. Vol. 43. P. 115–135. URL:<https://www.jstor.org/stable/20113136>

Knoch K., Schulze A. Methoden der Klimaklassifikation. Ergänzungsheft Nr. 249 zu «Petermanns Geographischen Mitteilungen». Gotha: Justus Perthes Verlag, 1952. 87 p.

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

Levy P.E., Hale S.E., Nicoll B.C. Biomass expansion factors and root : shoot ratios for coniferous tree species in Great Britain // *Forestry*. 2004. Vol. 77 (5). P. 421–430. DOI: 10.1093/forestry/77.5.421

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 (4). P. 351–384. DOI: 10.1051/forest:2001131

Oleksyn J., Reich P.B., Chalupka W., Tjoelker M.G. Differential above- and below-ground biomass accumulation of European *Pinus sylvestris* populations in a 12-year-old provenance experiment // *Scandinavian Journal of Forest Research*. 1999. Vol. 14. P. 7–17. DOI: 10.1080/02827589908540804

Schepaschenko D., Moltchanova E., Shvidenko A., Blyshchik V., Dmitriev E., Martynenko O., See L., Kraxner F. Improved estimates of biomass expansion factors for Russian forests // *Forests*. 2018. Vol. 9 (6). P. 312. DOI: 10.3390/f9060312

Shiple B., Meziane D. The balanced-growth hypothesis and allometry of leaf and root biomass allocation // *Functional Ecology*. 2002. Vol. 16. P. 326–331. DOI: 10.1046/j.1365-2435.2002.00626.x

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. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2010.00645.x

Tateno R., Hishi T., Takeda H. Above- and belowground biomass and net primary production in a cool-temperate deciduous forest in relation to topographical changes in soil nitrogen // *Forest Ecology and Management*. 2004. Vol. 193. P. 297–306. DOI: 10.1016/j.foreco.2003.11.011

Wang W., Zu Y., Wang H., Matsuura Y., Sasa K., Koike T. Plant biomass and productivity of *Larix gmelinii* forest ecosystems in northeast China: intra- and inter-species comparison // *Eurasian Journal of Forest Research*. 2005. Vol. 8(1). P. 21–41. URL: <http://hdl.handle.net/2115/22188>

Wang X., Fang J., Zhu B. Forest biomass and root-shoot allocation in northeast China // *Forest Ecology and Management*. 2008. Vol. 255 (12). P. 4007–4020. DOI: 10.1016/j.foreco.2008.03.055

Waring R.H., Landsberg J.J., Williams M. Net primary production of forests: a constant fraction of gross primary production? // *Tree Physiology*. 1998. Vol. 18. P. 129–134. DOI: 10.1093/treephys/18.2.129

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

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 (2). P. 233–249. DOI: 10.1007/s10342-017-1024-9

References

Golubyatnikov L.L., Denisenko E.A. Vliyanie klimaticheskikh izmeneniy na rastitel'nyi pokrov evropeyskoy Rossii. *Izvestia Rossiyskoy Akademii Nauk. Seriya geograficheskaya*, 2009, is. 2, pp. 57–68. (In Russ.)

Ermolenko P.M., Ermolenko L.G. Fitomassa proizvodnykh lesnykh fitotsenozov v chernom podpoyase Zapadnogo Sayana. Formirovanie i produktivnost' lesnykh fitotsenozov. Krasnoyarsk, ILiD SO AN SSSR, 1982, pp. 60–71.

Kazaryan V.O. Starenie vysshikh rasteniy. M.: Nauka, 1969. 314 p. (In Russ.)

Komarov V.L. Meridional'naya zonal'nost' organizmov. *Dnevnik I vserossiyskogo s'ezda russkikh botanikov v Petrograde*, 1921, is. 3, pp. 27–28.

Lir Kh., Polster G., Fidler G.-I. Fiziologiya drevesnykh rasteniy. M.: Lesn. prom-st', 1974. 424 p.

Os'kina N.V. Pochvennye usloviya i produktivnost' fitomassy sosnovykh nasazhdeniy priokskikh terras v Moskovskoy oblasti: avtoref. dis. ... kand. s.-kh. nauk. M., MLTI, 1982. 16 p.

Pozdhyakov L.K. O svetovom rezhime pod pologom listvennichnogo lesa. *Doklady Akademii nauk SSSR*, 1953, vol. 90, no. 5, pp. 905–907.

Sannikov S.N., Sannikova N.S. Les kak podzemno-somknutaya dendrotsenoekosistema. *Sibirskiy lesnoy zhurnal*, 2014, no. 1, pp. 25–34. (In Russ.)

Sofronov M.A., Volokitina A.V. Ob ekologicheskikh osobennostyakh zony severnykh redkolesiy v Sredney Sibiri. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal*, 1998, no. 3–4, pp. 245–250. (In Russ.)

Usol'tsev V.A. Rost i struktura fitomassy drevostoev. Novosibirsk, Nauka, Sibirskoe otdelenie, 1988. 253 c. URL: <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3352>

Usol'tsev V.A. Fitomassa i pervichnaya produktsiya lesov Evrazii. Ekaterinburg: UrO RAN, 2010. 570 p. URL: <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/2606> (In Russ.)

Usol'tsev V.A. Biologicheskaya produktivnost' lesoobrazuyushchikh porod v klimaticheskikh gradientakh Evrazii (k menedzhmentu biosfernykh funktsiy lesov).

Ekaterinburg: Ural'skiy gosudarstvennyi lesotekhnicheskii universitet, 2016. 384 p.
URL: <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/5634>

Usol'tsev V.A. V podvalakh biosfery: Chto my znaem o pervichnoy produktsii korney derev'ev? *Eko-Potencial*, 2018, vol. 24, no. 4, pp. 24–77. URL: <http://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/8024/1/eko4-18-04.pdf> (In Russ.)

Usoltsev V.A., Tsepordey I.S., Osmirko A.A., Kovyazin V.F., Chasovskikh V.P., Azarenok V.A., Azarenok M.V., Kuz'min N.I. Modeling of the additive biomass structure of *Pinus* L. stands in climatic gradients of Eurasia. *Izvestia Sankt-Peterburgskoy Lesotekhnicheskoy Akademii*, 2018, is. 225, pp. 28–46. DOI: 10.21266/2079-4304.2018.225.28-46. (In Russ.)

Baskerville G.L. Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass. *Canadian Journal of Forest Research*, 1972, vol. 2 (1), pp. 49–53. DOI: 10.1139/x72-009

Bernacchi C.J., Coleman J.S., Bazzaz F.A. Biomass allocation in old-field annual species grown in elevated CO₂ environments: no evidence for optimal partitioning. *Global Change Biology*, 2000, vol. 6, pp. 855–863. DOI: 10.1046/j.1365-2486.2000.00370.x

Bray J.R. Root production and the estimation of net productivity. *Canadian Journal of Botany*, 1963, vol. 41 (1), pp. 65–72. DOI: 10.1139/b63-007

Brown S. Measuring carbon in forests: current status and future challenges. *Environmental Pollution*, 2002, vol. 116, pp. 363–372. URL: <https://www.winrock.org/wp-content/uploads/2016/03/2002ForestCarbon.pdf>

Cairns M.A., Brown S., Helmer E.H., Baumgardner G.A. Root biomass allocation in the world's upland forests. *Oecologia* (Berlin), 1997, vol. 111 (1), pp. 1–11. URL: https://www.arb.ca.gov/cc/capandtrade/protocols/usforest/c_ref_cairns.pdf

DeLucia E.H., Maherali H., Carey E.V. Climate-driven changes in biomass allocation in pines. *Global Change Biology*, 2000, vol. 6 (5), pp. 587–593. DOI: 10.1046/j.1365-2486.2000.00338.x

Dixon R.K., Trexler M.C., Wisniewski J., Brown S., Houghton R.A., Solomon A.M. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science*, 1994, vol. 263, pp. 185–190. DOI: 10.1126/science.263.5144.185

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, pp. 281–294. DOI: 10.1007/s00468-015-1300-6

Felton A., Nilsson U., Sonesson J., Felton A.M., Roberge J.-M., Ranius T., Ahlström M., Bergh J., Bjorkman C., Boberg J., Drössler L., Fahlvik N., Gong P., Holmström E., Keskitalo E.C.H., 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, vol. 45(Suppl. 2), pp. 124–139. DOI: 10.1007/s13280-015-0749-2

Gower S.T., Gholz H.L., Nakane K., Baldwin V.C. Production and carbon allocation pattern of pine forests. *Ecological Bulletins*, 1994, vol. 43, pp. 115–135. URL: <https://www.jstor.org/stable/20113136>

Knoch K., Schulze A. Methoden der Klimaklassifikation. Ergänzungsheft Nr. 249 zu «Petermanns Geographischen Mitteilungen». Gotha: Justus Perthes Verlag, 1952. 87 p.

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, pp. 275–283. DOI: 10.4236/ajcc.2013.24027

Levy P.E., Hale S.E., Nicoll B.C. Biomass expansion factors and root : shoot ratios for coniferous tree species in Great Britain. *Forestry*, 2004, vol. 77 (5), pp. 421–430. DOI: 10.1093/forestry/77.5.421

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 (4), pp. 351–384. DOI: 10.1051/forest:2001131

Oleksyn J., Reich P.B., Chalupka W., Tjoelker M.G. Differential above- and below-ground biomass accumulation of European *Pinus sylvestris* populations in a 12-year-old provenance experiment. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 1999, vol. 14, pp. 7–17. DOI: 10.1080/02827589908540804

Schepaschenko D., Moltchanova E., Shvidenko A., Blyshchuk V., Dmitriev E., Martynenko O., See L., Kraxner F. Improved estimates of biomass expansion factors for Russian forests. *Forests*, 2018, vol. 9 (6), p. 312. DOI: 10.3390/f9060312

Shipley B., Meziane D. The balanced-growth hypothesis and allometry of leaf and root biomass allocation. *Functional Ecology*, 2002, vol. 16, pp. 326–331. DOI: 10.1046/j.1365-2435.2002.00626.x

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), pp. 744–754. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2010.00645.x

Tateno R., Hishi T., Takeda H. Above- and belowground biomass and net primary production in a cool-temperate deciduous forest in relation to topographical changes in soil nitrogen. *Forest Ecology and Management*, 2004, vol. 193, pp. 297–306. DOI: 10.1016/j.foreco.2003.11.011

Wang W., Zu Y., Wang H., Matsuura Y., Sasa K., Koike T. Plant biomass and productivity of *Larix gmelinii* forest ecosystems in northeast China: intra- and inter-species comparison. *Eurasian Journal of Forest Research*, 2005, vol. 8(1), pp. 21–41. URL: <http://hdl.handle.net/2115/22188>

Wang X., Fang J., Zhu B. Forest biomass and root-shoot allocation in northeast China. *Forest Ecology and Management*, 2008, vol. 255 (12), pp. 4007–4020. DOI: 10.1016/j.foreco.2008.03.055

Waring R.H., Landsberg J.J., Williams M. Net primary production of forests: a constant fraction of gross primary production? *Tree Physiology*, 1998, vol. 18, pp. 129–134. DOI: 10.1093/treephys/18.2.129

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

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 (2), pp. 233–249. DOI: 10.1007/s10342-017-1024-9

Материал поступил в редакцию 14.06.2019

Усольцев В.А., Ковязин В.Ф., Осмирко А.А., Цепордей И.С., Часовских В.П., Азаренок В.А., Колтунова А.И. Моделирование отношения подземной биомассы к надземной в древостоях лиственниц Евразии в связи с зимними температурами и среднегодовыми осадками // *Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии*. 2019. Вып. 229. С. 130–144. DOI: 10.21266/2079-4304.2019.229.130-144

Оценка запасов надземной и подземной биомассы имеет большое значение для характеристики структуры и функции лесных экосистем, понимания процессов накопления энергии в лесных экосистемах, повышения их экологической устойчивости. Наряду с обычным определением биомассы лесных экосистем, немаловажное значение имеет оценка относительных показателей биомассы, в частности, отношения подземной биомассы к надземной (ОПН). Основу ОПН составляют так называемые корне-лиственные функциональные связи, определяющие рост, продуктивность и экологическую устойчивость растений. Анализ литературы показывает высокую изменчивость ОПН в локальных условиях под влиянием множества зачастую неизвестных экологических факторов. Это препятствует решению многих теоретических и прикладных вопросов, сопровождающих оценку биологической продуктивности и углероддепонирующей способности лесных экосистем в условиях изменения климата. Проблематику оценки состояния лесных экосистем в условиях изменяющегося климата обычно рассматривают в связи с изменениями гидротермических режимов окружающей среды. Авторы впервые попытались оценить ОПН в транс-евразийских градиентах на примере рода *Larix* Mill. с учетом как таксационных показателей древостоев, так и климатических переменных. Сформирована база фактических данных ОПН в количестве 180 определений на пробных площадях, распределенных от западной Европы до Китая и Японии, выполнено их позиционирование на картах средней температуры января и среднегодовых осадков, и полученная матрица включена в процедуру стандартного регрессионного анализа. Установлено, что ОПН увеличивается при снижении температуры независимо от уровня осадков и снижается по мере увеличения осадков, но только при экстремально низких температурах, достигая в субарктике значения 0,6. В теплых климатических поясах ОПН увеличивается по мере роста осадков и при уровне осадков 900 мм в субэкваториальных районах

составляет 0,25, что близко к величине ОПН, равной 0,28 в субтропиках Австралии. Полученные результаты согласуются с результатами предыдущих исследований. Показано, что изменение структуры модели может существенно повлиять на получаемые результаты.

Ключевые слова: род *Larix* Mill., корне-лиственные связи, биомасса древостоев, уравнения биомассы, среднегодовая температура января, среднегодовые осадки.

Usoltsev V.A., Kovyazin V.F., Osmirko A.A., Tsepordey I.S., Chasovskikh V.P., Azarenok V.A., Koltunova A.I. Model of root : shoot ratio in biomass of *Larix* spp. forests sensitive to winter temperature and mean precipitation in Eurasia. *Izvestia Sankt-Peterburgskoj Lesotehniceskoy Akademii*, 2019, is. 229, pp. 130–144 (in Russian with English summary). DOI: 10.21266/2079-4304.2019.229.130-144

Evaluating ratio of under – to above-ground biomass, or root : shoot ratio (R/S), is of great importance for characterizing the structure and function of forest ecosystems, understanding the processes of energy storage in forest ecosystems and improving their environmental sustainability. The basis of R/S is the so-called root-leaf functional relationship. The analysis of the literature shows high variability of R/S in local conditions under the influence of many often unknown ecological factors. This hinders the resolving many theoretical and applied issues that accompany the assessment of biological productivity and carbon sequestration capacity of forest ecosystems in the context of climate change. The problems of assessing the state of forest ecosystems in a changing climate have been usually considered in connection with changes in hydrothermal regimes of the environment. The authors tried to estimate for the first time the R/S ratios in trans-Eurasian gradients on the example of the genus *Larix* spp. taking into account both forest stand taxation indices and climate variables. A database of harvest R/S data is formed in the amount of 180 definitions on the sample plots distributed from Western Europe to China and Japan, their positioning on the maps of average January temperature and average annual precipitation is performed, and the obtained matrix is included in the standard regression analysis procedure. It has been found that the R/S increases with decreasing winter temperature regardless of the precipitation level and decreases with increasing precipitation, but only at extremely low temperatures, reaching in subarctic regions the value of 0.6. In warm climatic zones, the R/S increases as precipitation grows, and under 900 mm precipitation in sub-equatorial areas reaches the value of 0.25, which is close to the number of 0.28 in the subtropics of Australia. The results obtained are consistent with the results of previous studies. It is shown that changes in the structure of a model can significantly affect the results obtained.

Key words: genus *Larix* spp., root-leaf relations, biomass of forest stands, the equation of biomass, mean January temperature, mean annual precipitation.

УСОЛЬЦЕВ Владимир Андреевич – 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, доктор сельскохозяйственных наук.

620100, Сибирский тракт, д. 37, г. Екатеринбург, Россия. E-mail: Usoltsev50@mail.ru.

USOLTSEV Vladimir A. – DSc (Agriculture), 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.

620100. Sibirskiy Trakt 37. Yekaterinburg. Russia. E-mail: Usoltsev50@mail.ru.

КОВЯЗИН Василий Федорович – профессор Санкт-Петербургского государственного лесотехнического университета имени С.М. Кирова, доктор биологических наук.

194021, Институтский пер., д. 5, Санкт-Петербург, Россия. E-mail: vfkedr@mail.ru

KOVYAZIN Vasily F. – DSc (Biology), Professor, St.Petersburg State Forest Technical University.

194021. Institute per. 5. St. Petersburg, Russia. E-mail: vfkedr@mail.ru

ОСМИРКО Анна Андреевна – аспирант Уральского государственного лесотехнического университета.

620100, Сибирский тракт, д. 37, г. Екатеринбург, Россия. E-mail: Usoltsev50@mail.ru

OSMIRKO Anna A. – PhD student, Ural State Forest Engineering University.

620100. Sibirskiy Trakt 37. Yekaterinburg. Russia. E-mail: Usoltsev50@mail.ru

ЦЕПОРДЕЙ Иван Степанович – аспирант Ботанического сада УрО РАН.

620144 ул. 8 Марта, д. 202а. г. Екатеринбург, Россия. E-mail: ivan.tsepordey@yandex.ru

TSEPORDEY Ivan S. – PhD student at Botanical Garden of Ural Branch of RAS.

620144. 8 Marta str. 202a. Yekaterinburg. Russia. E-mail: ivan.tsepordey@yandex.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, директор Института экономики и управления Уральского государственного лесотехнического университета.

620100, Сибирский тракт, д. 37, г. Екатеринбург, Россия. E-mail: u2007u@yandex.ru

CHASOVSKIKH Viktor P. – DSc (Technical), Professor, Full Member of European Academy of Natural History, Director of the Institute of Economics and Management, Ural State Forest Engineering University.

620100, Sibirskiy Trakt 37, Yekaterinburg, Russia. E-mail: u2007u@yandex.ru

АЗАРЕНКО Василий Андреевич – профессор кафедры технологии и оборудования лесопромышленного производства Института лесопромышленного бизнеса и дорожного строительства Уральского государственного лесотехнического университета, доктор сельскохозяйственных наук.

620100, Сибирский тракт, д. 37, г. Екатеринбург, Россия. E-mail: v.azarenok@yandex.ru

AZARENOK Vasilii A. – DSc (Agriculture), Professor of the Department of technology and equipment of timber industry on the Institute of timber business and road construction of the Ural State Forest Engineering University.

620100, Sibirskiy Trakt 37, Yekaterinburg, Russia. E-mail: v.azarenok@yandex.ru

КОЛТУНОВА Александра Ивановна – зам. директора Института агротехнологий и лесного дела Оренбургского государственного аграрного университета (Оренбург), доктор сельскохозяйственных наук, профессор.

Тел.: (3532)777-194; e-mail: koltunova47@mail.ru

KOLTUNOVA Aleksandra I. – DSc (Agriculture), Professor of Orenburg State Agrarian University (Orenburg).

Phone: (3532)777-194; e-mail: koltunova47@mail.ru