

В.А. Усольцев^{1,2}, К.В. Колчин¹, А.А. Осмирко¹, В.П. Часовских¹

¹ Уральский государственный лесотехнический университет, г. Екатеринбург

² Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург

ФИТОМАССА ЕЛОВЫХ ДРЕВОСТОЕВ ЕВРАЗИИ: АДДИТИВНАЯ МОДЕЛЬ В КЛИМАТИЧЕСКИХ ГРАДИЕНТАХ

Ключевые слова: *еловые древостои, биосферная роль лесов, фитомасса древостоев, регрессионные модели, биологическая продуктивность, аддитивные уравнения фитомассы, среднегодовая температура января, среднегодовые осадки.*

Предпринята первая попытка моделирования изменений аддитивного фракционного состава фитомассы 900 еловых древостоев (род *Picea* Dietr.), по трансевразийским гидротермическим градиентам Евразии на основе сформированной базы данных о фактической структуре фитомассы. Установлено, что все фракции фитомассы изменяются в связи с увеличением температуры и осадков по одной общей схеме, но в разных соотношениях. Общая для всех фракций закономерность: в тёплых поясах увеличение осадков приводит к снижению фитомассы, а в холодных их изменение практически не влияет на величину фитомассы. Независимо от уровня осадков при повышении температуры фитомасса всех фракций монотонно увеличивается. Это согласуется с увеличением относительного радиального прироста, обезличенного по породному составу, в бореальных лесах Канады по мере роста среднегодовой температуры. Но по динамике радиального прироста в связи с увеличением осадков, независимо от среднегодовой температуры, закономерность прямо противоположная установленной в данном исследовании, по крайней мере для тёплых климатических поясов. Поскольку закономерности изменения продукционных показателей древостоев в разных регионах различаются, их изучение, по видимому, необходимо проводить на региональной основе. Разработка подобных моделей для основных лесообразующих пород Евразии даст возможность прогнозировать изменения продуктивности лесного покрова Евразии в связи с изменениями климата.

V.A. Usoltsev, K.V. Kolchin, A.A. Osmirko, V.P. Chasovskikh

FOREST STAND BIOMASS: AN ADDITIVE MODEL SENSITIVE TO CLIMATE VARIABLES FOR SPRUCE FORESTS IN EURASIA

Key words: *spruce forests, biosphere role of forests, forest biomass, regression models, biological productivity, additive biomass equations, January mean temperature, mean annual precipitation.*

The first attempt of modeling changes in the additive component composition of 900 spruce stands (genus *Picea* Dietr.) biomass (t/ha), according to the trans-Eurasian hydrothermal gradients of Eurasia on the basis of the database compiled for the actual structure of biomass. It was found that all the biomass components change due to the increase in temperature and precipitation according to the same common scheme, but in different ratios. A common pattern for all components: in warm zones, an increase in precipitation leads to a decrease biomass, and in cold ones, precipitation change practically does not affect the biomass quantity. Regardless of the level of precipitation, the biomass of all components increases monotonically with increasing temperature. This is consistent with an increase in relative radial growth in forests of mixed species composition, in the boreal forests of Canada, when mean annual temperature increases. But in terms of the dynamics of radial growth due to the increase in precipitation, regardless of the mean annual temperature, the pattern is exactly opposite to one, revealed in

this study, at least for warm climatic zones. Since the regularities of changes in production indices of forests in different regions are differed, their study, apparently, should be carried out on a regional basis. The development of such models for the main forest-forming species of Eurasia will make it possible to predict changes in the productivity of the forest cover of Eurasia due to climate change.

Как отмечалось в предыдущей статье настоящего выпуска (Усольцев и др., 2018a), разработка моделей фитомассы, чувствительных к изменению климата, ведется на уровнях как древостоев (Manogaran, 1974; Лит, 1974; DeLucia et al., 2000; Ni et al., 2001; Stegen et al., 2011; Fang et al., 2016; Усольцев и др., 2018б), так и модельных деревьев (Forrester et al., 2017; Zeng et al., 2017; Усольцев и др., 2018a), но, в основном, на локальном или региональном уровнях, часто без учёта возраста, морфологии древостоев и породного состава. Влияние климатических изменений на фитомассу той или иной древесной породы в аддитивном формате по трансконтинентальным гидротермическим градиентам практически не изучено.

В настоящем исследовании предпринята первая попытка моделирования изменений аддитивного фракционного состава фитомассы еловых древостоев по трансевразийским гидротермическим градиентам. Как уже упоминалось, аддитивность фракционного состава означает, что суммарная фитомасса фракций (стволы, ветви, хвоя, корни), полученная по «фракционным» уравнениям, равняется значению фитомассы, полученной по общему уравнению (Dong et al., 2015). В процессе моделирования использована база данных о фитомассе насаждений лесообразующих пород Евразии (Усольцев, 2010; Usoltsev, 2013).

Материалы и методы

Из упомянутой базы данных взяты материалы в количестве 900 пробных площадей с определениями фитомассы (т/га). Каждая пробная площадь, на которой было выполнено определение фитомассы древостоев, позиционирована относительно изолиний среднегодовой температуры января (рис. 1) и относительно изолиний среднегодовых осадков (рис. 2), 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 предыдущей статьи настоящего выпуска (Усольцев и др., 2018a).

Результаты и обсуждение

Рассчитаны исходные регрессионные уравнения

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

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 фракции фитомассы: общей (t), надземной (a), корней (r), кроны (c), ствола в коре (s), хвои (f), ветвей (b), древесины ствола (w) и коры ствола (bk); Tm – среднегодовая температура января, °C; PRm – среднегодовые осадки, мм.

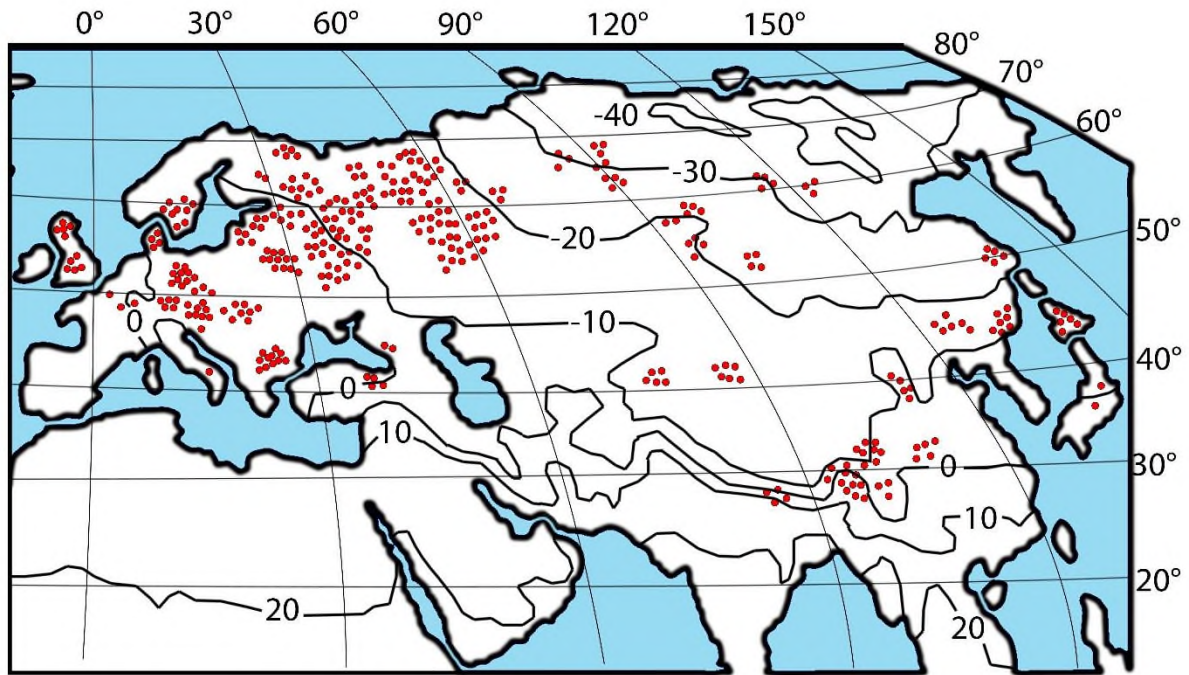


Рис. 1. Распределение 900 пробных площадей с измерениями фитомассы (т/га) еловых древостоев (род *Picea* Dietr.) на карте-схеме среднегодовой температуры января, °С (показана цифрами) (World Weather Maps, 2007).

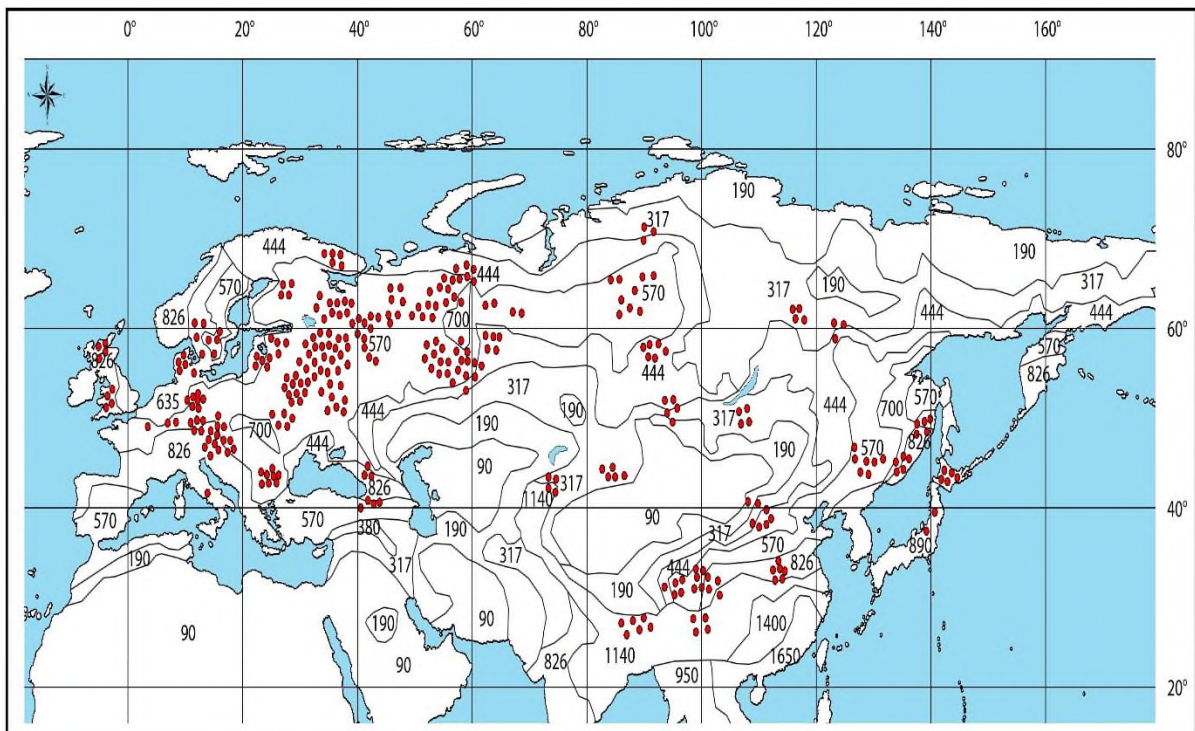


Рис. 2. Распределение 900 пробных площадей с измерениями фитомассы (т/га) еловых древостоев (род *Picea* Dietr.) на карте-схеме среднегодовых осадков, мм (показаны цифрами) (World Weather Maps, 2007): (<http://www.mapmost.com/world-precipitation-map/free-world-precipitation-map/>).

Выполнен расчет коэффициентов уравнений (1) по стандартной программе многофакторного регрессионного анализа и получена их характеристика. Уравнения после введения поправок на логарифмическое преобразование по Г.Л. Баскервиллю (Baskerville, 1972) и последующего их потенцирования приведены в табл. 1. Все регрессионные коэффициенты уравнений (1) характеризуются уровнем значимости 0,05 и выше, и уравнения адекватны исходным показателям, представленным в имеющейся базе данных. Полученные уравнения приведены к аддитивной форме согласно выше упомянутому алгоритму (Dong et al., 2015), и окончательный вид трансконтинентальной аддитивной модели фракционного состава фитомассы ельников показан в табл. 2.

Таблица 1

Характеристика исходных регрессионных уравнений (1)

Фракции фитомассы	Регрессионные коэффициенты модели				
	P_t	$A^{-0,0566}$	$M^{0,8706}$	$N^{-0,0634}$	$A^{0,0236} (\ln N)$
Шаг 1					
P_a	1,0712	$A^{-0,0501}$	$M^{0,8642}$	$N^{-0,0533}$	$A^{0,0222} (\ln N)$
P_r	3,2417	$A^{-0,0022}$	$M^{0,8411}$	$N^{-0,0757}$	$A^{0,0309} (\ln N)$
Шаг 2					
P_c	0,6593	$A^{-0,2440}$	$M^{0,7177}$	$N^{-0,1673}$	$A^{0,0899} (\ln N)$
P_s	0,3552	$A^{0,0399}$	$M^{0,9688}$	$N^{-0,1400}$	$A^{0,0403} (\ln N)$
Шаг 3а					
P_f	-1,1338	$A^{-0,2717}$	$M^{0,6321}$	$N^{-0,1895}$	$A^{0,1105} (\ln N)$
P_b	0,1374	$A^{-0,1848}$	$M^{0,8140}$	$N^{-0,1546}$	$A^{0,0853} (\ln N)$
Шаг 3б					
P_w	-1,9166	$A^{0,0857}$	$M^{0,9811}$	$N^{0,0097}$	$A^{-0,0070} (\ln N)$
P_{bk}	-2,7983	$A^{0,1292}$	$M^{0,8037}$	$N^{0,0495}$	$A^{0,0092} (\ln N)$

Продолжение таблицы 1

Фракции фитомассы	Регрессионные коэффициенты модели			$adjR^2$	SE
	$(Tm+40)^{-0,2054}$	$(Tm+40)^{0,0299 \ln(T+40)}$	$PRm^{-0,2585}$		
Шаг 1					
P_a	$(Tm+40)^{-0,0887}$	$(Tm+40)^{0,0322 \ln(Tm+40)}$	$PRm^{-0,1223}$	0,974	0,20
P_r	$(Tm+40)^{-0,7179}$	$(Tm+40)^{0,6587 \ln(Tm+40)}$	$PRm^{-0,4122}$	0,920	0,40
Шаг 2					
P_c	$(Tm+40)^{0,6943}$	$(Tm+40)^{-0,1013 \ln(Tm+40)}$	$PRm^{-0,2084}$	0,823	0,41
P_s	$(Tm+40)^{-0,3422}$	$(Tm+40)^{0,0641 \ln(Tm+40)}$	$PRm^{-0,1281}$	0,987	0,16
Шаг 3а					
P_f	$(Tm+40)^{-0,3297}$	$(Tm+40)^{-0,0292 \ln(Tm+40)}$	$PRm^{0,0751}$	0,707	0,49
P_b	$(Tm+40)^{0,5843}$	$(Tm+40)^{-0,0932 \ln(Tm+40)}$	$PRm^{-0,2797}$	0,828	0,47
Шаг 3б					
P_w	$(Tm+40)^{0,2977}$	$(Tm+40)^{-0,0422 \ln(Tm+40)}$	$PRm^{0,0244}$	0,990	0,15
P_{bk}	$(Tm+40)^{-0,1173}$	$(Tm+40)^{-0,0088 \ln(Tm+40)}$	$PRm^{0,1051}$	0,941	0,31

Для сравнения показателей адекватности исходных и аддитивных уравнений те и другие протабулированы по фактическим массообразующим показателям базы 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 расчётом по исходным и аддитивным моделям фитомассы древостоев (рис. 3), показывает степень коррелированности названных показателей и отсутствие видимых различий в структуре остаточных дисперсий, полученных по двум названным моделям.

Таблица 2

Трехшаговая аддитивная модель фракционного состава фитомассы древостоев ели, реализованная по принципу пропорционального взвешивания

	$P_t = 13,3955 A^{-0,0566} M^{0,8706} N^{-0,0634} \cdot 0,0236(\ln A)(Tm+40)^{-0,2054} (Tm+40)^{0,0299 \ln(Tm+40)} PRm^{-0,2585}$
Шаг 1	$P_a = \frac{1+7,4724 A^{0,0731} M^{-0,0408} N^{-0,0148} \cdot 0,0090(\ln A)(Tm+40)^{-0,9556} (Tm+40)^{0,0937 \ln(Tm+40)} PRm^{-0,2033}}{1+0,1338 A^{-0,0731} M^{0,0408} N^{0,0148} \cdot 0,0090(\ln A)(Tm+40)^{0,9556} (Tm+40)^{-0,0937 \ln(Tm+40)} PRm^{0,2033}} \times Pt$
Шаг 2	$P_c = \frac{1+1,8924 A^{0,3496} M^{0,2112} N^{0,2452} \cdot 0,0949(\ln A)(Tm+40)^{-2,0323} (Tm+40)^{0,3826 \ln(Tm+40)} PRm^{0,0537}}{1+0,5284 A^{-0,3496} M^{-0,2112} N^{-0,2452} \cdot 0,0949(\ln A)(Tm+40)^{2,0323} (Tm+40)^{-0,3826 \ln(Tm+40)} PRm^{-0,0537}} \times Pa$
Шаг 3а	$P_f = \frac{1+0,4428 A^{0,2413} M^0 \cdot 1,495 N^{0,1485} \cdot 0,0490(\ln A)(Tm+40)^{0,0954} (Tm+40)^{-0,0370 \ln(Tm+40)} PRm^{-0,0812}}{1+2,2583 A^{-0,2413} M^0 \cdot 1,495 N^{-0,1485} \cdot 0,0490(\ln A)(Tm+40)^{-0,0954} (Tm+40)^{0,0370 \ln(Tm+40)} PRm^{0,0812}} \times Pc$
Шаг 3б	$P_w = \frac{1+11,9129 A^{-0,0364} M^{-0,1786} N^{-0,1663} \cdot 0,0620(\ln A)(Tm+40)^{-1,5134} (Tm+40)^{0,2563 \ln(Tm+40)} PRm^{-0,2055}}{1+0,0839 A^{0,0364} M^{0,1786} N^{0,1663} \cdot 0,0620(\ln A)(Tm+40)^{1,5134} (Tm+40)^{-0,2563 \ln(Tm+40)} PRm^{0,2055}} \times P_s$

Таблица 3

Сравнение показателей адекватности исходных и аддитивных уравнений фитомассы ельников

Коэффициент детерминации	Фракции фитомассы								
	<i>Pt</i>	<i>Pa</i>	<i>Pr</i>	<i>Ps</i>	<i>Pw</i>	<i>Pbk</i>	<i>Pc</i>	<i>Pb</i>	<i>Pf</i>
Исходные уравнения									
R^2	0,886	0,900	0,602	0,916	0,955	0,527	0,443	0,387	0,368
Аддитивные уравнения									
R^2	0,886	0,900	0,602	0,920	0,947	0,541	0,459	0,447	0,389

Проблема табулирования модели (1) 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:

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

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

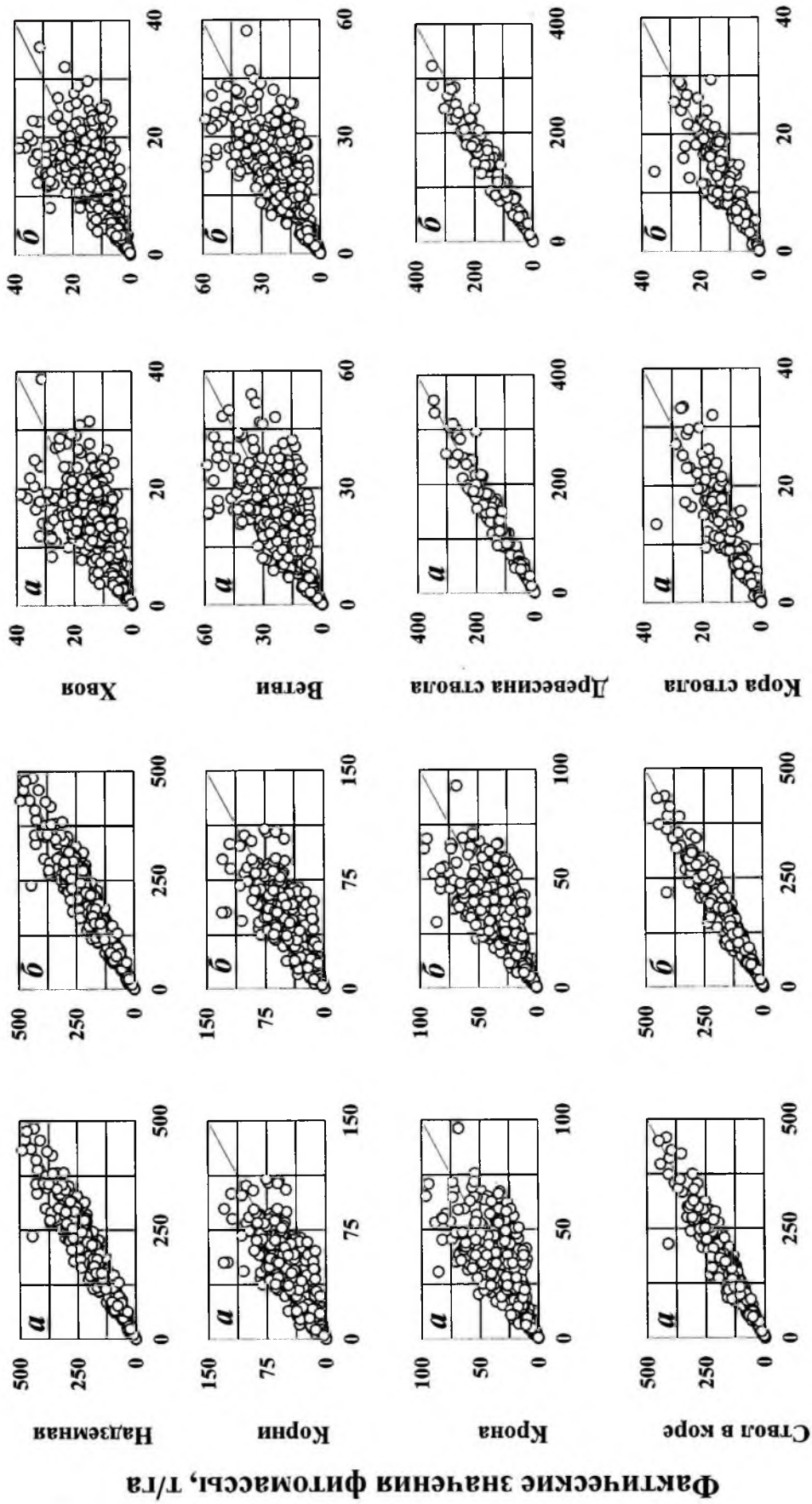
Результаты расчета (2) и (3) даны в табл. 4.

Таблица 4. Характеристика рекурсивной системы вспомогательных уравнений для массообразующих показателей еловых древостоев

Массообразующие показатели	Регрессионные коэффициенты модели				
	<i>N</i>	15,8870	$A^{-0,9244}$	-	-
<i>M</i>	0,3541	$A^{1,4781}$	$N^{-0,6992}$	$A^{0,2501 (\ln N)}$	$(Tm+40)^{-2,6771}$
Продолжение таблицы 4					
Массообразующие показатели	Регрессионные коэффициенты модели		$adjR^2$	SE	
	<i>N</i>	$(Tm+40)^{-0,5396 \ln(Tm+40)}$			$PRm^{-0,1918}$
<i>M</i>	$(Tm+40)^{0,8389 \ln(Tm+40)}$	$PRm^{-0,0121}$	0,645	0,85	

Результаты табулирования уравнений в последовательности (2), (3) и (1) представляют довольно громоздкую таблицу. Мы взяли из неё показатели фракционного состава фитомассы ельников для возраста 100 лет и построили графики их зависимости от температуры и осадков (рис. 4).

Судя по графикам, все фракции фитомассы изменяются примерно по одной общей схеме, но в разных соотношениях. Общая для всех фракций закономерность: в тёплых поясах ($Tm = 10^\circ C$) увеличение осадков приводит к снижению фитомассы, а в холодных ($Tm = -20...-30^\circ C$) изменение осадков практически не влияет на величину фитомассы. Независимо от уровня осадков при повышении температуры января фитомасса всех фракций монотонно увеличивается. Это согласуется с увеличением относительного радиального прироста, обезличенного по породному составу, в бореальных лесах Канады по мере роста среднегодовой температуры (рис. 5). Но по динамике радиального прироста в связи с увеличением осадков, независимо от среднегодовой температуры, закономерность прямо противоположная нашей, по крайней мере для тёплых климатических поясов.



Расчетные значения фитомассы, т/га

Рис. 3. Соотношение фактических значений и значений, полученных расчётом по исходным (*a*) и аддитивным (*b*) моделям фитомассы еловых древостоев.

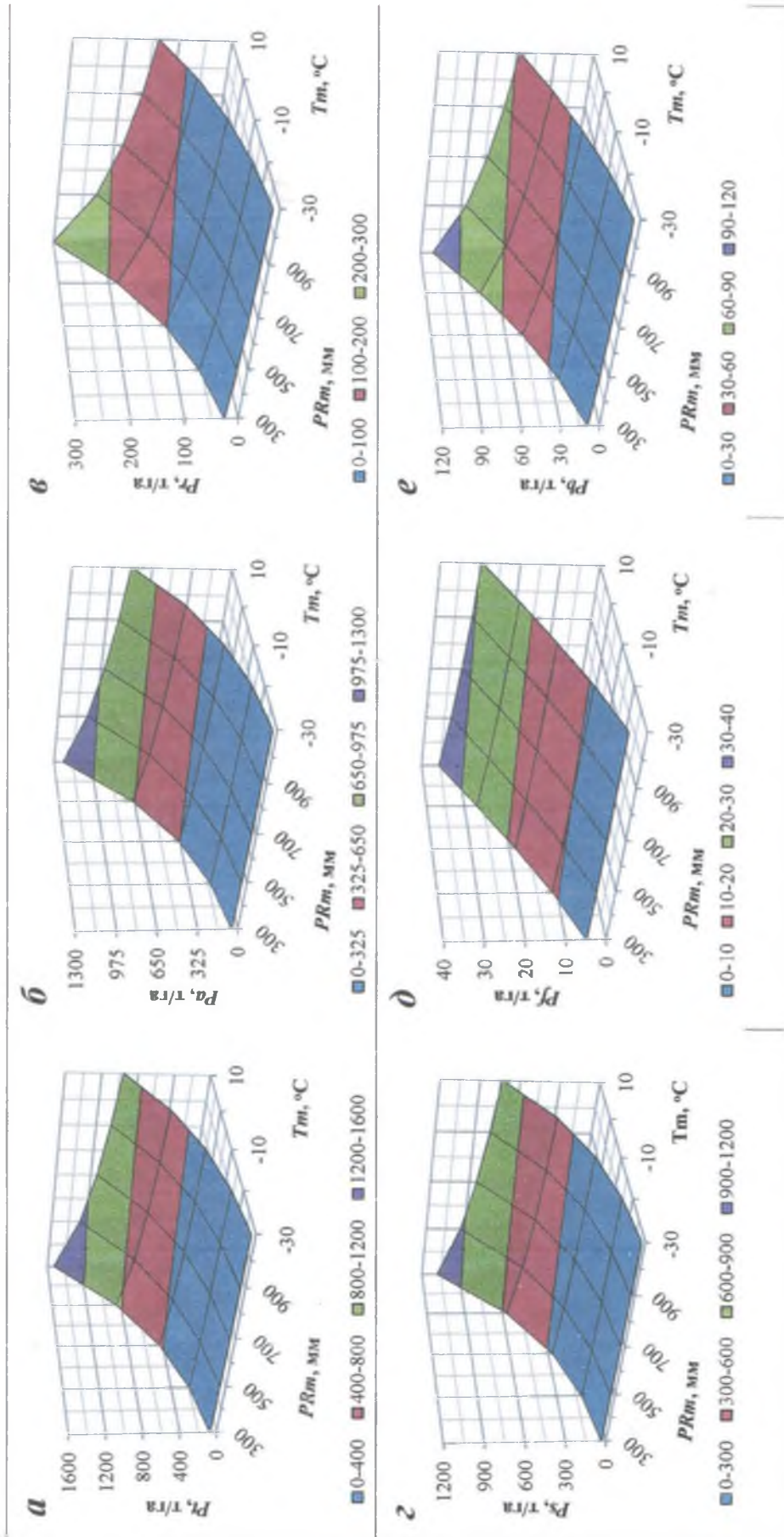


Рис. 4. Зависимость фитомассы ельников от среднегодовой температуры января (T_m) и осадков (PR_m). Обозначения: P_t, P_s, P_a, P_f, P_r и P_b – соответственно фитомасса общая, стволов, надземная, хвой, корневой и ветвей, т/га.

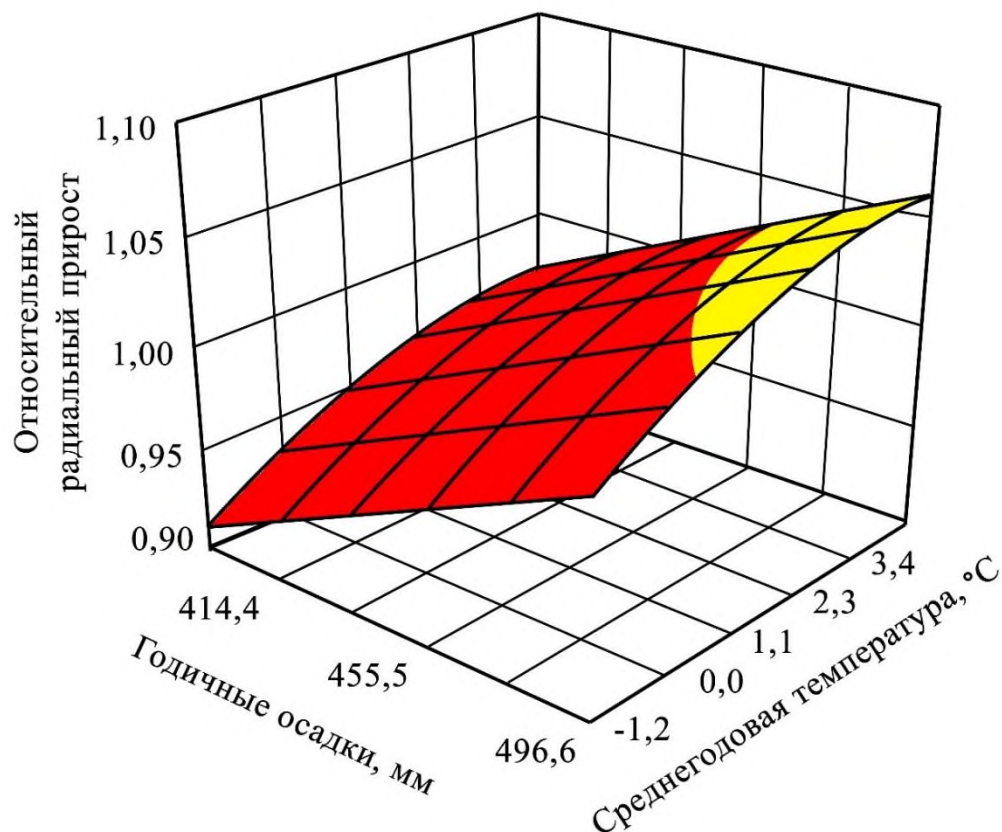


Рис. 5. Изменение относительного радиального прироста деревьев, обозначенных по породному составу, в бореальных лесах Канады в зависимости от среднегодовой температуры и осадков (Miao, Li, 2011).

Полученные аддитивные модели фитомассы еловых древостоев дают возможность установить количественные изменения в её структуре в связи с климатическими изменениями, в частности, среднегодовой температуры января и среднегодовых осадков.

Заключение

Таким образом, предпринята первая попытка моделирования изменений аддитивного фракционного состава фитомассы еловых древостоев по трансевразийским гидро-термическим градиентам на основе сформированной базы данных о фактической структуре фитомассы 900 еловых древостоев (род *Picea* Dietr.), произрастающих на территории Евразии. Установлено, что все фракции фитомассы изменяются в связи с увеличением температуры января и осадков примерно по одной общей схеме, но в разных соотношениях. Общая для всех фракций закономерность: в тёплых поясах увеличение осадков приводит к снижению фитомассы, а в холодных изменение осадков практически не влияет на величину фитомассы. Независимо от уровня осадков при повышении температуры января фитомасса всех фракций монотонно увеличивается. Это согласуется с увеличением относительного радиального прироста, обозначенного по породному составу, в бореальных лесах Канады по мере роста среднегодовой температуры. Но по динамике радиального прироста в связи с увеличением осадков, независимо от среднегодовой температуры, закономерность прямо противоположная нами установленной, по крайней мере для тёплых климатических поясов. Поскольку закономерности изменения продукционных показателей древостоев в разных регионах различаются, их изучение, по-видимому, необходимо проводить на региональной основе.

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

Список использованной литературы

- Lum X.* Моделирование первичной продуктивности Земного шара // *Экология*. 1974. № 2. С. 13-23.
- 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., Колчин К.В., Осмирко А.А., Часовских В.П.* Фитомасса деревьев в елово-пихтовых лесах Евразии: аддитивные модели в климатических градиентах // *Эко-потенциал*. 2018а. № 3 (23). С. 67-79.
- Усольцев В.А., Цепордей И.С., Осмирко А.А., Часовских В.П.* Фитомасса древостоев двухвойных сосен Евразии: аддитивные модели в климатических градиентах // *Эко-потенциал*. 2018б. № 3 (23). С. 9-31.
- Baskerville G.L.* Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass // *Canadian Journal of Forest Research*. 1972. Vol. 2. P. 49-53.
- 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).
- 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.
- 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.
- Forrester D.I., Tachauer I.H.H., Annighoefer P., Barbeito I., Pretzsch H., Ruiz-Peinado R., Stark H., Vacchiano G., Zlatanov T., Chakraborty T., Saha S., Sileshi G.W.* Generalized biomass and leaf area allometric equations for European tree species incorporating stand structure, tree age and climate // *Forest Ecology and Management*. 2017. Vol. 396. P. 160–175.
- Manogaran C.* Climatic limitations of the potential for tree growth in southern forests // *Forestry Abstracts*. 1974. Vol. 35. No. 11. P. 642.
- 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.
- 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).
- 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>).
- 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).
- Usoltsev V.A.* Forest biomass and primary production database for Eurasia. CD-version. The second ed., enlarged and re-harmonized. Yekaterinburg: Ural State Forest Engineering University, 2013. (<http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3059>).
- 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. No. 2. P. 233–249
(<https://doi.org/10.1007/s10342-017-1024-9>).

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

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