

УДК 630*52+630*174.754

КЛИМАТИЧЕСКИЕ ГРАДИЕНТЫ ФИТОМАССЫ НАСАЖДЕНИЙ *Quercus* spp. НА ТЕРРИТОРИИ ЕВРАЗИИ

В. А. Усольцев^{1,2}, И. С. Цепордей¹

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

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

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

Поступила в редакцию 11.05.2020 г.

Вследствие видоспецифичности реакций лесных экосистем на глобальные изменения климата и сложности их морфоструктуры изменения биопродуктивности в пределах биомов и материков моделируются с использованием сформированных баз эмпирических данных по отдельным древесным видам с учетом их морфоструктуры. При этом первоочередное внимание уделяется изменению фитомассы лесных насаждений под влиянием средних температуры и осадков. Однако результаты моделирования откликов фитомассы лесов на глобальные изменения температуры и осадков противоречивы и характеризуются неопределенностью в прогнозах климатически обусловленной динамики лесного покрова. Настоящая статья посвящена исследованию трансконтинентальных климатически обусловленных трендов в структуре фитомассы лесов, формируемых видами рода дуб *Quercus* spp. На основе сформированной базы данных из 663 пробных площадей на территории от Франции до Японии и Китая выявлены статистически значимые изменения в структуре фитомассы насаждений, связанные со сдвигами зимних температур и среднегодовых осадков. Установлено, что при предполагаемом повышении температуры может происходить увеличение фитомассы общей, надземной и стволов, но масса листвы, ветвей и корней возрастает лишь в регионах достаточного увлажнения, а при нехватке осадков она снижается. В случае увеличения осадков при неизменной температуре фитомасса общая, над- и подземная и стволов может снижаться, но масса листвы и ветвей сократится лишь в холодных регионах, а в теплых может произойти ее увеличение до 20–30 %.

Ключевые слова: регрессионные модели, фитомасса древостоя, структура фитомассы, изменение климата, средняя температура января, среднегодовые осадки.

DOI: 10.15372/SJFS20200602

ВВЕДЕНИЕ

Активная хозяйственная деятельность человека привела к глобальным изменениям в функционировании биосферы, и наблюдаемое потепление климата оказывает существенное влияние на растительный покров планеты (Halofsky et al., 2018; Kosanic et al., 2018), угрожая человечеству выходом за пределы его экологической ниши (Xu et al., 2020). Если раньше проблема оценки климатических воздействий на биомассу растительного покрова имела региональный характер (Глебов, Литвиненко,

1976), то за последние десятилетия стало ясно, что проблема выходит на общепланетарный уровень и в значительной степени влияет на дальнейшую судьбу человеческой цивилизации (Тарко, 2005; Behrensmeyer, 2006). Один из основных вопросов сегодня – будет ли наблюдаемый в настоящее время уровень депонирования углерода наземными экосистемами со временем снижаться или же в течение следующих 100 лет сохранится и даже увеличится (Bhatti et al., 2006).

Результаты картирования биомассы и чистой первичной продукции (ЧПП) путем экстраполя-

ции их эмпирических данных, полученных на лесных пробных площадях, на обширные территории биомов (Базилевич, Родин, 1967) или на широтные градиенты (Anderson-Teixeira et al., 2006; Huston, Wolverton, 2009) не позволяют строить какие-либо прогнозы изменений в системах «климат – фитомасса насаждений» или «климат – ЧПП». То же самое можно сказать об общепланетарных закономерностях распределения эмпирических данных ЧПП по градиентам средних температур и осадков, выведенных без учета морфоструктуры, возраста и видового состава лесных экосистем (Лит, 1974).

Сегодня результаты моделирования откликов фитомассы лесов на глобальные изменения температуры и осадков противоречивы и характеризуются неопределенностью в прогнозах климатически обусловленной динамики лесного покрова (Marcolla et al., 2020). Одним из наиболее значимых является противоречие двух возможных сценариев: с одной стороны, повышение первичной продукции вследствие потенциального обогащения атмосферы CO₂ и его мелиорирующего воздействия на растительность, а с другой – ее снижение вследствие потери устойчивости при резком сокращении адаптационного временного лага (Santini et al., 2014; Sperry et al., 2019; Berdugo et al., 2020).

Наибольшие запасы фитомассы в зоне умеренно влажных лесов, обезличенные по видовому составу и морфоструктуре древостоев, обнаружены при умеренно низких температурах и умеренно обильных осадках (Keith et al., 2009). Для всего Американского континента от Канады на севере до юга Чили установлены положительные зависимости надземной фитомассы от среднегодовых осадков. Со среднегодовой температурой связь названного показателя во влажных тропических лесах положительная, а в лесах избыточного увлажнения – отрицательная, но статистически незначимая. В целом климатические показатели объясняют незначительную, а во многих случаях статистически незначимую долю изменчивости фитомассы древостоев (Stegen et al., 2011). В некоторых местообитаниях повышенная температура может привести к стрессу от влагодефицита и, следовательно, к снижению фитомассы (Wilmking et al., 2004).

Вследствие видоспецифичности реакций деревьев и древостоев на изменения климата и сложности их морфоструктуры изменения биопродуктивности в пределах биомов и материков моделируются с использованием сформированных баз эмпирических данных по отдельным

древесным видам. Подобные исследования фитомассы лесов выполняются как на региональном (Forrester et al., 2017; Fu et al., 2017; Zeng et al., 2017), так и на трансконтинентальном (Усольцев и др., 2019а, б; Hubau et al., 2020) уровнях. Их реализация, особенно в последнем случае, входит в круг проблем, составляющих предмет биогеографии (Lomolino et al., 2006). Лес, как известно, – явление географическое (Морозов, 1931), и нам важно выявить географические аспекты фитомассы лесных экосистем, т. е. сделать выбор в пользу тех географических характеристик, которые являются определяющими в распределении фитомассы лесов на территории того или иного континента.

Но фитомасса древостоя, представленного тем или иным древесным видом, в первую очередь определяется его возрастной и морфологической (таксационной) структурой, т. е. набором таких характеристик, как возраст, средняя высота, средний диаметр стволов, сумма площадей сечения, запас стволовой древесины, которые являются взаимосвязанными, и при эмпирическом моделировании фитомассы возникает проблема мультиколлинеарности. Одним из решений проблемы является гармонизация системы путем построения рекурсивных (рекуррентных, связанных) уравнений, в которых зависимая переменная предыдущего уравнения входит одной из независимых переменных в последующее (Четыркин, 1977). Подход обеспечивает многовариантную обусловленность факторов, гарантирующую гибкость и универсальность регрессионной системы, описывающей динамику фитомассы древостоев.

Можно составить последовательную цепочку таких уравнений. Известно, что с возрастом древостоя происходит его естественное изреживание. Поэтому первым звеном цепочки может быть зависимость густоты древостоя от его возраста как важнейшей количественной характеристики древостоя, определяющей его фитомассу (Никитин, 1965; Fatemi et al., 2011; Ochał et al., 2013; Qiu et al., 2018) и способность адаптироваться к изменению климата (Carrer, Urbinati, 2004; Yu et al., 2008). Вторым звеном может быть зависимость запаса древостоя от его возраста и густоты. Запас древостоя – его интегральная таксационная характеристика, включающая при заданном возрасте и густоте совокупный эффект суммы площадей сечения, среднего диаметра и средней высоты. Последняя обычно незначима по причине корреляции с возрастом. Наконец, третье звено системы – зависимость фракции

онной структуры фитомассы насаждений от вышеперечисленных регрессоров. Необходимо отметить, что данная попытка гармонизации многофакторной системы порождает некоторую неопределенность с обеспечением ее адекватности, поскольку получаем характеристику адекватности каждого звена цепочки, а не системы в целом, которая, скорее всего, будет ниже.

Описанная структура рекурсивных переменных обезличена регионально, или географически. Чтобы учесть географический эффект, каждое уравнение системы необходимо дополнить соответствующими регрессорами. Один из возможных вариантов – введение фиктивных переменных (Freese, 1964; Дрейпер, Смит, 1973), кодирующих региональную принадлежность исходных данных (Fu et al., 2012, 2017; Zheng, Zeng, 2013; Zeng, 2017) в качестве одного из приемов гармонизации моделей (Jacobs, Cunia, 1980). Недостаток подобных уравнений в том, что они учитывают лишь географические сдвиги искомых переменных по величине свободного члена. Предполагается, что угловые коэффициенты в таких случаях неизменны по регионам, что не соответствует действительности.

Второй вариант – включение в уравнения системы индексов природной зональности и континентальности климата (Усольцев и др., 2018) на том основании, что изменения растительного покрова происходят как в широтном направлении вследствие изменения ФАР (Григорьев, Будыко, 1956), так и в меридиональном вследствие изменения континентальности климата (Комаров, 1921). Поэтому получили развитие модели фитомассы деревьев и насаждений, включающие в качестве независимых переменных их массообразующие показатели, а также индексы природной зональности и континентальности климата (Усольцев и др., 2018). Однако подобные модели не дают ответа на вопрос, в каком направлении может измениться структура фитомассы того или иного древесного вида при предполагаемом изменении температуры воздуха или годовых осадков.

Использование в качестве альтернативы последним двум показателям индекса эвапотранспирации в качестве комбинированного регрессора бесперспективно, так как он объясняет только 24 % изменчивости его фитомассы по сравнению с 42 %, которые обеспечивает связь со среднегодовыми осадками, и по сравнению с 31 %, которые обеспечивает связь со среднегодовой температурой (Ni et al., 2001). Предполагается также, что орография, водный баланс

почв, ФАР и континентальность климата опосредуются двумя климатическими характеристиками – температурой и осадками.

Исследование фитомассы лесных экосистем на трансконтинентальном уровне, выполненные для березы и четырех хвойных видов Евразии, показали, что изменения их фитомассы в связи с температурой и осадками видоспецифичны, т. е. различаются между видами (родами) (Усольцев и др., 2019a). Если мы придерживаемся концепции видоспецифичности реакций фитомассы лесов на изменения основных климатических характеристик, то при выходе на трансконтинентальный уровень сталкиваемся с тем очевидным фактом, что ни один вид не произрастает на всей территории континента именно вследствие региональных различий климата. Продвигаясь с рефугиумов под влиянием геологических процессов и изменений климата, тот или иной вид приспособлялся к изменяющимся условиям среды, формируя ряды викарирующих видов в пределах рода (Толмачев, 1962). Сказанное дает основание при анализе реакции древесных видов на изменения климатических характеристик объединить их в одну климатически зависимую совокупность в пределах всего рода, поскольку различия в экофизиологических свойствах различных видов рода, например дуба скального *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. vs., д. черешчатого *Q. Robur* L. vs., д. монгольского *Q. Mongolica* Fisch. ex Ledeb., являются производными от региональных климатических особенностей.

В данной работе предпринята первая попытка исследования трансконтинентальных трендов в структуре фитомассы рода дуб, сформировавшихся под влиянием географически распределенных показателей температуры и осадков на территории Евразии, и дать предварительный прогноз изменения ее структуры при повышении как температуры, так и годовых осадков.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для анализа географических закономерностей распределения фитомассы лесов Евразии, формируемых насаждениями рода дуб *Quercus* spp., из авторской базы данных (Usoltsev, 2020) использованы материалы 663 пробных площадей (ПП). Данные о фитомассе представлены разными фракциями (ствол, ветви, хвоя, корни). Распределение ПП с определениями фитомассы рода дуб по древесным видам и странам показано в табл. 1.

Таблица 1. Распределение 663 ПП с определениями фитомассы насаждений рода дуб (т/га) по видам и странам

Вид дуба	Систематическое название	Страна	Число наблюдений
Черешчатый	<i>Quercus robur</i> L.	Россия, Беларусь, Украина, Бельгия, Великобритания, Дания, Молдова, Швейцария, Швеция, Испания, Чехия, Франция, Польша, Эстония	380
Острейший	<i>Q. acutissima</i> Carruth.	Китай	197
Скальный	<i>Q. petraea</i> (Matt.) Liebl.	Франция, Молдова, Венгрия, Беларусь, Бельгия, Великобритания, Нидерланды	30
Монгольский	<i>Q. mongolica</i> Fisch. ex Ledeb.	Россия	15
Каменный	<i>Q. ilex</i> L.	Италия, Франция	4
Красный	<i>Q. rubra</i> L.	Болгария, Великобритания	5
Пушистый	<i>Q. pubescens</i> Willd.	Молдова, Румыния	3
Грузинский	<i>Q. iberica</i> Stev.	Азербайджан	4
Серый	<i>Q. leucotrichophora</i> A. Camus	Индия, Пакистан	6
Каштанolistный	<i>Q. castaneifolia</i> C. A. Mey.	Азербайджан	6
Сизый	<i>Q. glauca</i> Thunb	Япония	7
Филлирееподобный	<i>Q. phillyraeoides</i> A. Gray	»	3
Курчавенький	<i>Q. crispula</i> Blume	»	3
Всего			663

Фактические значения фитомассы 663 насаждений рода дуб по известным координатам заложенных ПП мы наложили на карты-схемы распределения зимних (январских) температур и среднегодовых осадков (World Weather Maps, 2007) и соотнесли их с изолиниями названных показателей на картах (рис. 1).

Составленная матрица исходных данных подвергнута затем обычному регрессионному анализу.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Рассчитаны исходные зависимости

$$\ln N = a_0 + a_1(\ln A) + a_2[\ln(Tm + 30)] + a_3(\ln PRm) + a_4[\ln(Tm + 30)](\ln PRm); \quad (1)$$

$$\begin{aligned} &\downarrow \\ \ln M &= a_0 + a_1(\ln A) + a_2(\ln N) + \\ &+ a_3(\ln A)(\ln N) + a_4[\ln(Tm + 30)] + \\ &+ a_5(\ln PRm) + a_6[\ln(Tm + 30)](\ln PRm); \quad (2) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} &\downarrow \\ \ln P_i &= a_0 + a_1(\ln A) + a_2(\ln M) + a_3(\ln N) + \\ &+ a_4[\ln(Tm + 30)] + a_5(\ln PRm) + \\ &+ a_6[\ln(Tm + 30)](\ln PRm), \quad (3) \end{aligned}$$

где A – возраст древостоя, лет; N – число стволов, 1000/га; M – запас стволовой древесины, м³/га;

P_i – фитомасса в абсолютно сухом состоянии стволов (с корой), ветвей, листья, корней, надземная и общая (соответственно P_s, P_b, P_f, P_r, P_a и P_t), т/га; PRm – среднегодовые осадки, мм; Tm – средняя температура января, °С.

Установлено, что при оценке прироста фитомассы ствола наибольший вклад в объяснение его изменчивости вносит летняя температура, составляющая от 16 % общей дисперсии (Berner et al., 2013) до 50 % остаточной (Bouriaud et al., 2005). Более того, специфика названной взаимосвязи (положительной или отрицательной) фитомассы древостоя зависит от того, какая внутригодовая температура взята в качестве предиктора: эта связь может быть положительной с максимальной внутригодовой температурой и отрицательной – с минимальной и средней (Khan et al., 2019). При межгодовом временном шаге преобладающее влияние летней температуры вполне объяснимо (Zubairov et al., 2018). Но на фоне длительных климатических сдвигов на протяжении десятилетий установлено преобладающее влияние на биоту зимних, а не среднегодовых температур (Bijak, 2010; Morley et al., 2017), которые к тому же в Северном полушарии в течение XX в. повышаются быстрее летних (Emanuel et al., 1985; Folland et al., 2001; Laing, Binyamin, 2013; Felton et al., 2016). Установлено, например, что фотосинтез пихты белой возможен и зимой. В таком случае высокие зимние

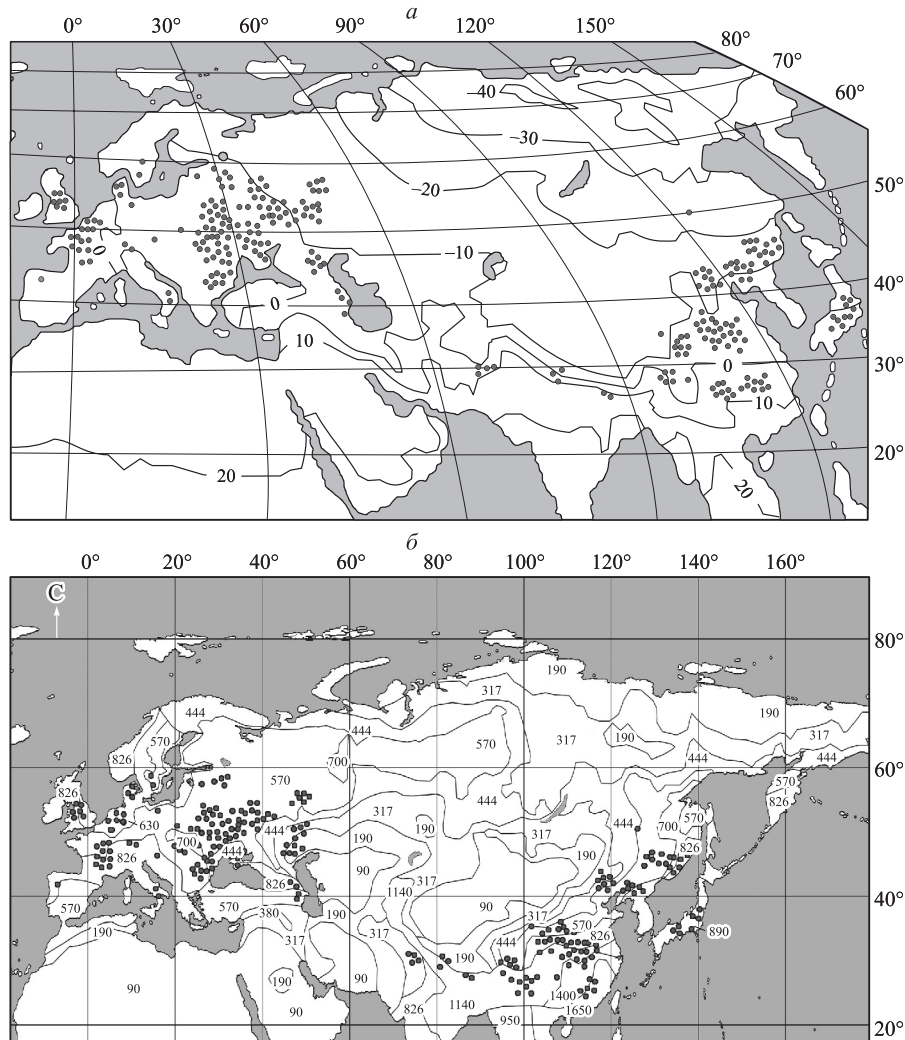


Рис. 1. Распределение экспериментальных данных о фитомассе деревьев рода *Quercus* spp. на картах-схемах среднегодовой температуры января, °C (а), и среднегодовых осадков, мм (б) (World Weather Maps, 2007).

температуры могут играть в следующем году важную роль в повышении депонирования углерода и роста древостоев. Для видов, произрастающих в условиях средиземноморского климата, высокие температуры и слабые осадки в течение вегетационного периода могут вызвать водный стресс, который является основным ограничивающим фактором для роста деревьев (Togmani, Wojaxhi, 2010).

Слабый временной тренд фитомассы в связи с летними температурами по сравнению с крутым трендом в связи с зимними температурами с точки зрения регрессионного анализа означает меньший наклон регрессии и худшее отношение остаточной дисперсии к общей, объясняемое этой регрессией. Очевидно, что, принимая среднюю зимнюю, а не среднюю летнюю или среднегодовую температуру в качестве одной из независимых переменных, мы получаем бо-

лее надежную зависимость, обладающую более высокой прогностической способностью. Сезонность изменения солнечной радиации позволяет принимать во внимание два разных уровня средних температур – зимних или летних. Сезонность осадков на большей части территории Евразии не выражена в такой же степени, поэтому можно рассматривать лишь их среднегодовой уровень.

Результаты расчета уравнений (1)–(3) после корректировки на логарифмическое преобразование по G. L. Baskerville (1972) приведены в табл. 2. В уравнениях здесь и далее показаны в основном переменные, значимые на уровне вероятности P_{95} и выше. Уравнения протабулированы в последовательности, показанной стрелками, по задаваемым значениям возраста в диапазоне от 10 до 100 лет (здесь не показаны). Из полученной таблицы взяты значения ис-

Таблица 2. Характеристика уравнений (1) – (3) для насаждений рода дуб Евразии

Зависимая переменная	a_0^*	$\ln A$	$\ln M$	$\ln N$	$(\ln A)(\ln N)$	$\ln (Tm + 30)$	$\ln PRm$	$[\ln (Tm + 30)] / (\ln PRm)$	SE^{***}	$adjR^{2**}$
$\ln (N)$	3.3600	-1.1895	–	–	–	0.4477	0.0132	0.0037	0.62	0.616
$\ln (M)$	0.0824	0.9743	–	-0.2683	0.0738	1.4433	0.0221	-0.1717	0.58	0.560
$\ln (P_i)$	7.7739	0.1625	0.7306	0.0597	–	-2.1252	-1.2538	0.3776	0.18	0.924
$\ln (P_a)$	5.8799	0.1071	0.8223	-0.0043	–	-1.7786	-0.9870	0.3097	0.17	0.951
$\ln (P_r)$	22.4276	0.4038	0.4973	0.2658	–	-6.7516	-3.7174	1.0893	0.42	0.623
$\ln (P_s)$	0.3418	0.0684	0.9518	0.0180	–	-0.0089	-0.2311	0.0303	0.16	0.967
$\ln (P_f)$	10.0733	0.2212	0.2063	0.1469	–	-4.6694	-1.6037	0.7131	0.41	0.423
$\ln (P_b)$	25.3852	0.2394	0.5305	-0.0735	–	-8.9476	-4.0631	1.4012	0.46	0.673

Примечание. * Константа скорректирована на логарифмическую трансформацию (Baskerville, 1972); ** $adjR^2$ – коэффициент детерминации, скорректированный на число переменных; *** SE – стандартная ошибка уравнения.

комых показателей для возраста 100 лет и представлены в виде трехмерных графиков их связи со средними температурами января и среднегодовыми осадками (рис. 2).

В исходную структуру модели включены основные массообразующие показатели древостоев – возраст, запас, густота, средний диаметр и средняя высота. Средний диаметр, коррелирующий с густотой, и средняя высота, коррелирующая с возрастом, исключены в процессе регрессионного анализа как статистически незначимые. Синергизм $(\ln A) \cdot (\ln N)$ введен в модель для учета снижения густоты с возрастом и его влияния на фитомассу древостоя.

Относительные доли вклада независимых переменных в объяснение изменчивости зависи-

мых переменных в уравнениях (3) приведены в табл. 3, из которой видно, что массообразующие переменные объясняют в среднем около 81 % изменчивости всех компонентов фитомассы, а климатические переменные – лишь около 19 % ее общей (среднеарифметической) изменчивости. Средневзвешенная доля объясняемой изменчивости и того меньше (около 10 %).

При анализе реакции структуры фитомассы дуба на температуру и осадки в их трансконтинентальных градиентах прослеживается четко выраженная положительная связь стволовой, надземной и общей фитомассы со средней температурой января.

Если для названных компонентов эта закономерность имеет место независимо от уровня

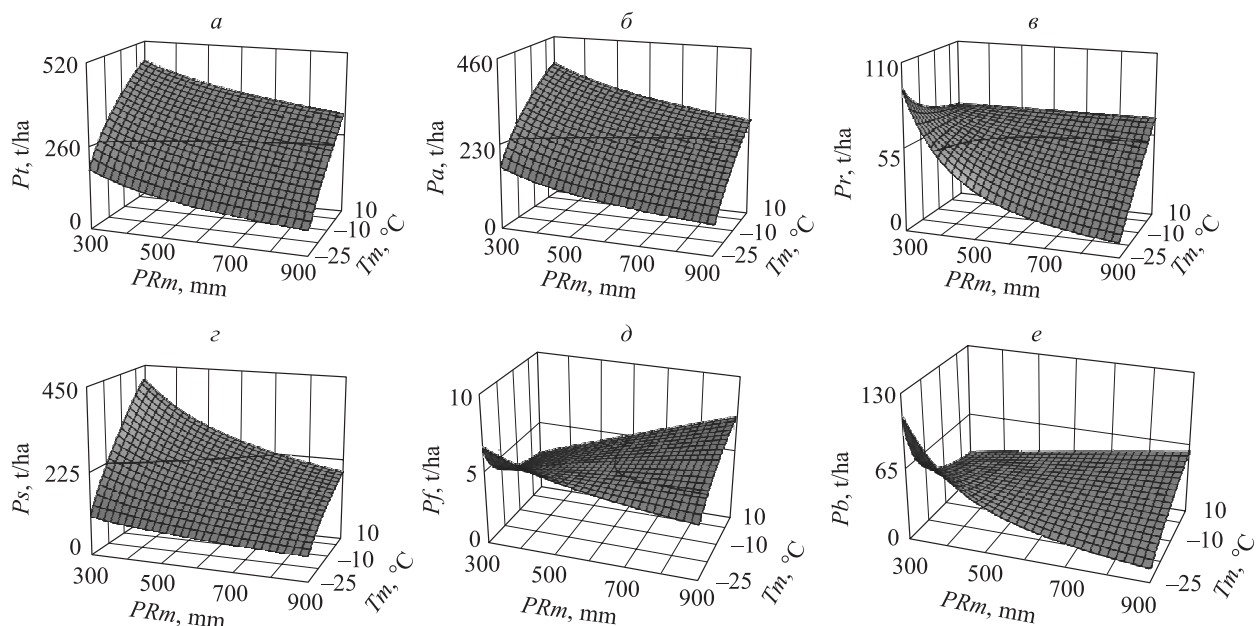


Рис. 2. Зависимость фитомассы насаждений рода дуб Евразии от среднегодовой температуры января (Tm) и осадков (PRm). Обозначения см. уравнения (1–3).

Таблица 3. Вклад независимых переменных** уравнений (3) в объяснение изменчивости искомым зависимых переменных, %

Зависимая переменная	$\ln A$ (I)	$\ln V$ (II)	$\ln N$ (III)	$(\ln A) \cdot (\ln N)$ (IV)	I + II + III + IV	$\ln (Tm + 30)$ (V)	$\ln PRm$ (VI)	$[\ln (Tm + 30)]$ $(\ln PRm)$ (VII)	V + VI + VII
$\ln (P_l)$	10.0	66.7	8.6	7.3	92.6	2.2	2.5	2.7	7.4
$\ln (P_a)$	6.7	80.7	1.5	1.7	90.6	2.8	3.3	3.3	9.4
$\ln (P_r)$	16.5	33.9	15.9	11.6	77.9	7.1	7.5	7.5	22.1
$\ln (P_s)$	3.6	89.8	3.0	2.5	98.9	0.3	0.7	0.1	1.1
$\ln (P_f)$	29.7	28.7	0.5	10.7	69.6	12.0	6.7	11.7	30.4
$\ln (P_b)$	12.1	39.8	2.0	3.8	57.7	14.6	13.1	14.6	42.3
$X \pm \sigma^*$	13.1 ± 9.3	56.6 ± 25.9	5.3 ± 5.9	6.3 ± 4.2	81.2 ± 15.7	6.5 ± 5.8	5.6 ± 4.5	6.7 ± 5.6	18.8 ± 15.7

Примечание. * $X \pm \sigma$ – среднее \pm стандартное отклонение; ** обозначения независимых переменных см. характеристику уравнений (1)–(3).

влагообеспеченности в регионах, то для массы листвы, ветвей и корней эта положительная связь с температурой характерна только для достаточно влагообеспеченных регионов ($PRm = 800$ – 900 мм). По мере перехода от влагообеспеченных к влагодефицитным регионам ($PRm = 300$ мм) этот положительный тренд фитомассы листвы, ветвей и корней меняется на отрицательный (см. рис. 2). При переходе от влагодефицитных к влагообеспеченным регионам стволовая, надземная и общая фитомасса снижается во всех термических зонах. Масса листьев, ветвей и корней при тех же условиях (т. е. с повышением влагообеспеченности) наиболее интенсивно уменьшается в холодных климатических зонах, а в теплых либо не изменяется (у корней), либо увеличивается (у листвы и ветвей) (см. рис. 2).

Может показаться парадоксальным, что реакция массы ассимиляционного аппарата в теплых климатических условиях с увеличением осадков не уменьшается, как это характерно для древесных компонентов, а увеличивается. Однако подобные противоречивые ситуации уже встречались ранее. В частности, показано (Larēnis et al., 2005), что в Сибири при одновременном потеплении климата и уменьшении количества осадков доля ассимиляционной массы лесного покрова уменьшается, а доля компонентов древесины увеличивается. Это объясняют спецификой ассимиляционного аппарата, а именно его транспирационной активностью, когда потепление и соответствующее увеличение транспирации требуют увеличения притока ассимилятов в листву, а иссушение климата сокращает этот приток за счет снижения транспирационной активности. Возможно, это явление демонстриру-

ет будущий сценарий акклиматизации деревьев к продолжающемуся потеплению и изменениям водного баланса территорий.

Наиболее актуален вопрос, насколько изменится структура лесной фитомассы при отклонении от обычной нормы как температуры воздуха (например, на 1 °C), так и количества осадков (например, на 100 мм в год). Построенные модели дают ответ на данный вопрос. Для этого берем первую производную от наших трехмерных поверхностей (см. рис. 2), т. е. снимем разность фитомассы (%), соответствующую температурному интервалу 1 °C и интервалу осадков 100 мм, непосредственно с графиков или соответствующих таблиц и представим результаты в виде трехмерных поверхностей, разделенных на плюсовые и минусовые участки, соответствующие увеличению или уменьшению лесной фитомассы, приведенной к сопоставимым морфологическим показателям благодаря цепочке рекурсивных уравнений (1–2–3).

Результаты моделирования показывают, что в 100 -летних дубовых древостоях при предполагаемом повышении температуры на 1 °C происходит увеличение фитомассы общей, надземной и стволов по отношению к ее уровню при текущей температуре, причем доля этого увеличения возрастает при переходе от теплых регионов ($Tm = 10$ °C) к холодным ($Tm = -25$ °C) (рис. 3, а, б, в). Но при тех же условиях фитомасса листвы, ветвей и корней возрастает лишь в регионах достаточного увлажнения ($PRm = 900$ мм), а при нехватке осадков ($PRm = 300$ мм) по мере перехода от теплых регионов к холодным она снижается (рис. 3, в, д, е).

Точно так же увеличение количества осадков на 100 мм при неизменной температуре мо-

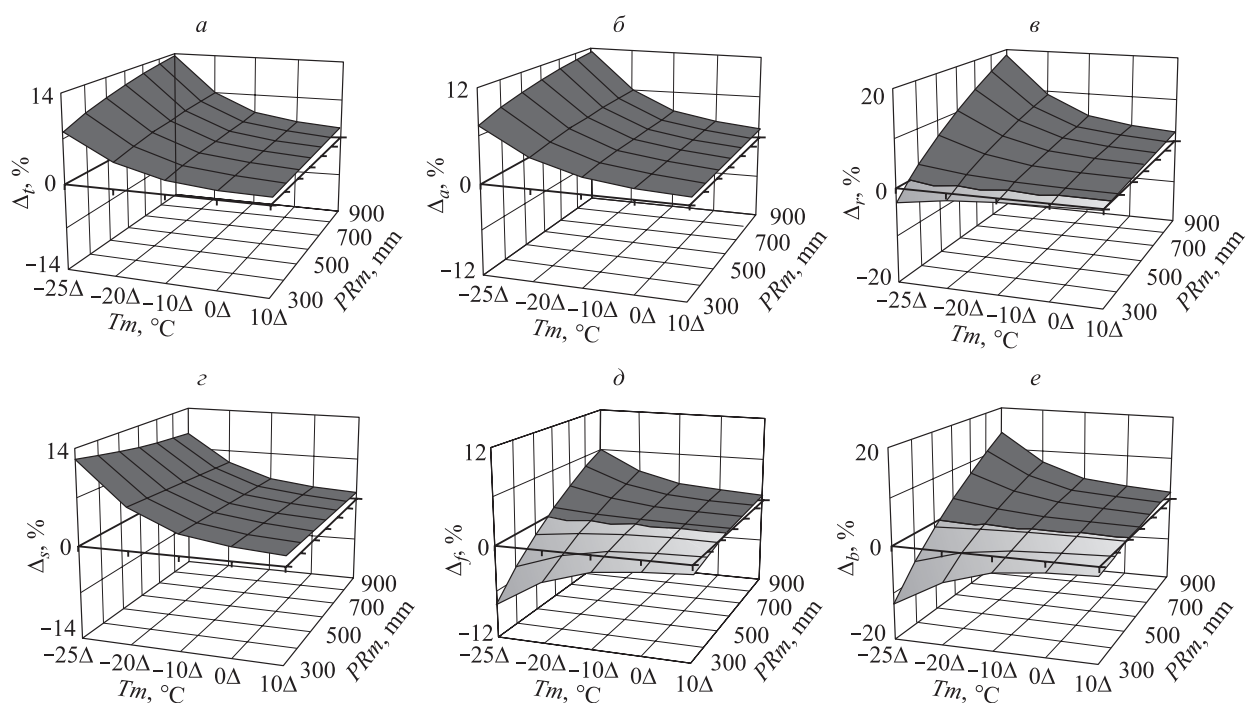


Рис. 3. Изменение фитомассы дубовых насаждений при повышении температуры на 1 °С вследствие предполагаемого изменения климата при разных территориальных уровнях температуры и осадков. Буквами от *a* до *e* обозначены фракции фитомассы, изменяющейся при повышении температуры на 1 °С, %: общая Δ_p , надземная Δ_a , корней Δ_r , стволов Δ_s , хвои Δ_f и ветвей Δ_b . Положительные (черные области) и отрицательные (серые области) изменения фитомассы (Δ , %) при предполагаемом повышении температуры на 1 °С.

жет привести к снижению фитомассы общей, над- и подземной и стволов по отношению к ее уровню при современном влагообеспечении (рис. 4, *a–c*). Но при тех же условиях масса листвы и ветвей снижается лишь в холодных регионах ($T_m = -25$ °С), а в теплых ($T_m = 10$ °С) может произойти ее увеличение до 20–30 % (рис. 4, *d–e*).

Полученные модели и показанные закономерности носят гипотетический характер: они отражают долговременные адаптивные реакции древостоев на региональные климатические условия и не учитывают тенденции стремительных изменений окружающей среды, которые накладывают серьезные ограничения на способность лесов адаптироваться к новым климатическим условиям (Givnish, 2002; Alcamo et al., 2007; Berner et al., 2013; Schaphoff et al., 2016; Spathelf et al., 2018; Vasseur et al., 2018). Закон лимитирующего фактора Либиха хорошо работает в стационарных условиях. При быстром изменении лимитирующих факторов (например, температуры воздуха или осадков) лесные экосистемы находятся в переходном (нестационарном) состоянии, при котором некоторые факторы, пока не имевшие существенного зна-

чения, могут выйти на первый план, и конечный результат может быть определен другими лимитирующими факторами (Одум, 1975). К тому же неизвестен совместный эффект температуры и осадков.

Известно, что изменчивость ширины годового кольца, фиксирующей реакцию дерева на среду обитания, в значительной мере определяется циклами солнечной активности (Douglass, 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 годовых колец (Риклефс, 1979).

Основной объем фактических данных о фитомассе лесов Евразии получен в течение 1970–90-х гг., а использованные климатические карты охватывают период конца 1990-х – начала 2000-х гг. Некоторое расхождение двух временных периодов может быть причиной возможных

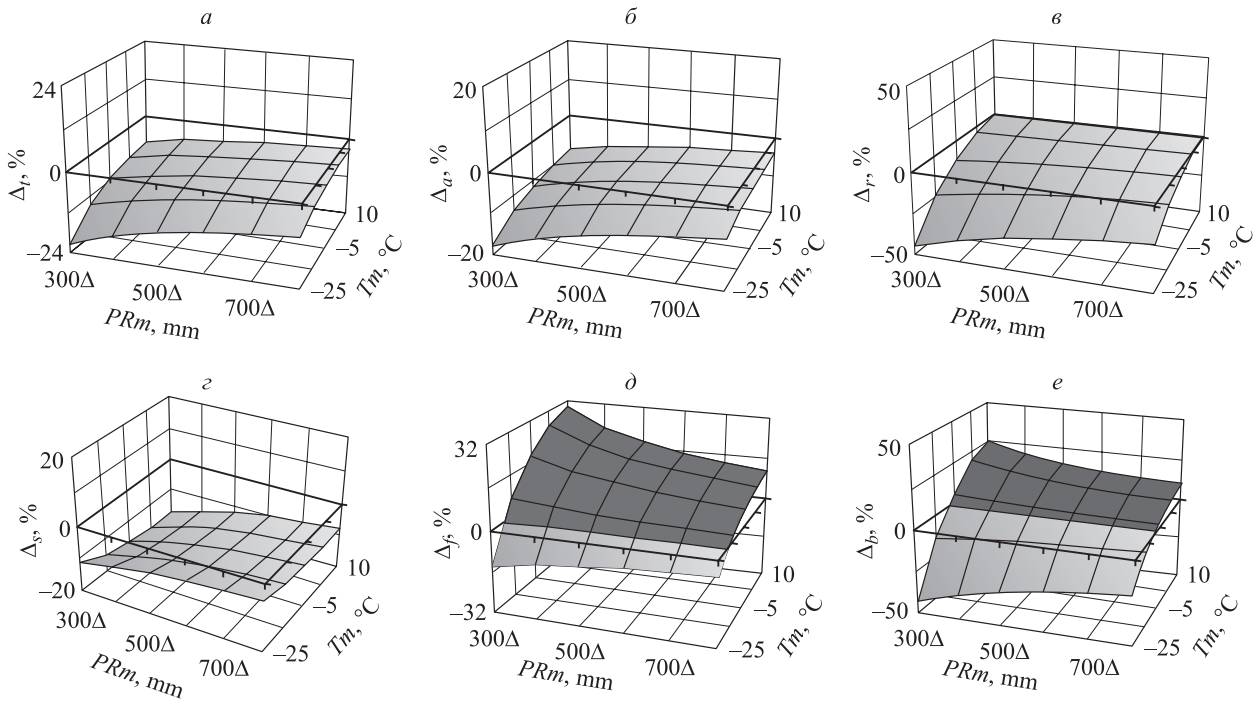


Рис. 4. Изменение фитомассы дубовых насаждений при повышении уровня осадков на 100 мм вследствие предполагаемого изменения климата при разных территориальных уровнях температуры и осадков. Буквами от *a* до *e* обозначены фракции фитомассы, изменяющейся (Δ , %) при увеличении осадков на 100 мм: общая Δ_p , надземная Δ_a , корней Δ_r , стволов Δ_s , хвои Δ_f и ветвей Δ_b . Положительные (черные области) и отрицательные (серые области) изменения фитомассы (Δ , %) при предполагаемом увеличении осадков на 100 мм.

смещений в полученных результатах, однако за столь небольшую временную разницу в получении исходных данных включение компенсаторных механизмов или фенологических сдвигов в лесных сообществах маловероятно (Anderegg et al., 2019; DeLeo et al., 2020).

В представленных трехмерных графиках (см. рис. 3 и 4) показаны изменения наличной фитомассы древостоев, не учитывающие естественного отпада, сведений о котором нет в базе данных, полученных не на постоянных, а на временных ПП. Поскольку здесь показаны не абсолютные значения, а их разности, то смещения, возможно, будут несущественны.

Данные табл. 3 говорят о том, что вклад климатических переменных по сравнению с переменными возрастной и таксационной структуры древостоев довольно мал, особенно в отношении фитомассы стволов, и это дает основание еще раз подчеркнуть предварительный характер предполагаемых сдвигов во фракционной структуре фитомассы дубовых древостоев. Очевидно, что по мере наполнения базы исходных данных и закрытия имеющихся «белых пятен» в обеспеченности исходными данными некоторых географических областей (экорегiónов) уро-

вень неопределенности будет снижаться. В этой связи необходимо отметить, что результаты современных функциональных моделей (process-based models) также довольно противоречивы и показывают не меньший уровень неопределенности в прогнозировании изменений растительного покрова под влиянием климата (Eggers et al., 2008; Shuman, Shugart, 2009). Одна из возможных причин неопределенности состоит в том, что функциональные модели, построенные на биологической основе, имеют коррелятивную базу, поскольку отклики лесной экосистемы на изменение окружающей среды включают в себя не только гидротермические условия, но и трудно учитываемые генетически регулируемые изменения (Schulze, 2000).

Представленные результаты относятся либо к чистым насаждениям, либо с незначительной примесью других древесных видов. Однако существует много свидетельств того, что смешанные древостои более устойчивы к стрессу, вызванному абиотическими факторами, и более продуктивны, чем чистые древостои (Liang et al., 2016). В смешанных и сложных (многоярусных) насаждениях наши результирующие модели могут иметь смещения.

Недостатком базы данных, используемой в нашем исследовании, является неравномерное распределение экспериментальных ПП и фитомассы разных древесных видов по территории Евразии (см. рис. 1, табл. 1). Поскольку регрессионный анализ фитомассы выполняется методом наименьших квадратов, ее оценки в регионах с минимальным количеством ПП могут быть смещены из-за большего «информационного веса» тех регионов, где их количество максимально. Возможно, в какой-то степени эти смещения могут быть снижены путем использования метода географически взвешенных регрессий (Fotheringham et al., 2002) или какой-то его модификации.

Реакция фитомассы лесов на изменение климата будет зависеть также от того, насколько фотосинтетическая выгода от увеличения атмосферного CO₂ сможет компенсировать возросшие физиологические стрессы от климатических изменений (Sperry et al., 2019).

Таким образом, в связи с отмеченной методической и концептуальной неопределенностью результаты, представленные в данном исследовании, следует рассматривать как предварительные. Они могут изменяться по мере пополнения исходной базы данных о фитомассе лесов и совершенствования методов их анализа.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе базы данных 663 ПП с оценками фитомассы насаждений рода дуб в Евразии установлена статистически значимая положительная связь стволовой, надземной и общей фитомассы со средней температурой января. Если для указанных компонентов эта закономерность имеет место независимо от уровня увлажнения, то для массы листвы, ветвей и корней такая положительная корреляция характерна только для достаточно влажных регионов, а в засушливых эта связь отрицательная.

Полученные результаты могут быть полезны при управлении биосферными функциями лесов, что важно при реализации мер по стабилизации климата, а также при валидации результатов имитационных экспериментов по оценке углероддепонирующей способности лесов. Они также дают предварительное представление о возможных изменениях показателей биологической продуктивности лесов под влиянием изменения климата.

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического сада УрО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ (REFERENCES)

- Базилевич Н. И., Родин Л. Е. Картограммы продуктивности и биологического круговорота главнейших типов растительности суши // Изв. ВГО. 1967. Т. 99. № 3. С. 190–194 [Bazilevich N. I., Rodin L. E. Kartoskhemy produktivnosti i biologicheskogo krugovorota glavneyshikh tipov rastitelnosti суши (Schematic maps of productivity and biological turnover of elements in the main types of land vegetation) // Izv. Vsesoyuz. geogr. ob-va (Proc. All-Union Geogr. Soc.). 1967. V. 99. N. 3. P. 190–194 (in Russian)].
- Глебов Ф. З., Литвиненко В. И. Динамика ширины годичных колец в связи с метеорологическими показателями в различных типах болотных лесов // Лесоведение. 1976. № 4. С. 56–62 [Glebov F. Z., Litvinenko V. I. Dinamika shiriny godichnykh kolets v svyazi s meteorologicheskimi pokazatelyami v razlichnykh tipakh bolotnykh lesov (The dynamics of tree ring width in relation to meteorological indices in different types of wetland forests) // Lesovedenie (For. Sci.). 1976. N. 4. P. 56–62 (in Russian with English abstract)].
- Григорьев А. А., Будыко М. И. О периодическом законе географической зональности // Докл. АН СССР. 1956. Т. 110. № 1. С. 129–132 [Grigoryev A. A., Budyko M. I. O periodicheskom zakone geograficheskoy zonalnosti (On the periodic law of geographical zoning) // Dokl. AN SSSR (Proc. USSR Acad. Sci.). 1956. V. 110. N. 1. P. 129–132 (in Russian)].
- Дрейпер Н., Смит Г. Прикладной регрессионный анализ. М.: Статистика, 1973. 392 с. [Draper N., Smith G. Prikladnoy regressionny analiz (Applied regression analysis). Moscow: Statistika, 1973. 392 p. (in Russian)].
- Комаров В. Л. Меридиональная зональность организмов // Дневник I Всерос. съезда русских ботаников в Петрограде. Вып. 3. Петроград, 1921. С. 27–28 [Komarov V. L. Meridional'naya zonal'nost' organizmov (Meridional zonality of organisms) // Dnevnik I Vseros. syezda russkikh botanikov v Petrograde (Diary of the 1st All-Russian Congress of Russian botanists in Petrograd). Iss. 3. Petrograd, 1921. P. 27–28 (in Russian)].
- Костин С. И. Солнечная активность и влияние ее на прирост деревьев и состояние лесных насаждений в центральной части лесостепи Русской равнины // Тр. Главной геофизической обсерватории им. А. И. Воейкова. 1961. Вып. 111. С. 108–117 [Kostin S. I. Solnechnaya aktivnost i vliyanie ee na prirost dereviev i sostoyanie lesnykh nasazhdeniy v tsentralnoy chasti lesostepi Russkoy ravniny (Solar activity and its influence on the growth of trees and the state of forests in the central part of the forest-steppe of the Russian plain) // Tr. Glavnoy geofizicheskoy observatorii im. A. I. Voyeykova (Proc. A. I. Voeikov main geophysical Observatory). 1961. Iss. 111. P. 108–117 (in Russian)].
- Лум Х. Моделирование первичной продуктивности земного шара // Экология. 1974. № 2. С. 13–23 [Lieth Kh. Modelirovanie pervichnoy produktivnosti Zemnogo shara (Modeling the primary productivity of the Globe) // Ekologiya (Ecology). 1974. N. 2. P. 13–23 (in Russian with English abstract)].
- Морозов Г. Ф. Учение о лесе. 6-е изд. М.; Л.: Сельхозгиз, 1931. 438 с. [Morozov G. F. Uchenie o lese. 6-e izd.

- (Teaching about the forest. 6th ed.). Moscow; Leningrad: Selkhozgiz, 1931. 438 p. (in Russian)].
- Никитин К. Е. Лес и математика // Лесн. хоз-во. 1965. № 5. С. 25–29 [Nikitin K. E. Les i matematika (Forest and mathematics) // Lesn. khoz-vo (Forestry). 1965. N. 5. P. 25–29 (in Russian)].
- Одум Е. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с. [Odum E. Osnovy ekologii (Fundamentals of Ecology). Moscow: Mir, 1975. 740 p. (in Russian)].
- Оленин С. М. Динамика радиального прироста древостоев сосновых фитоценозов среднетаежной подзоны Предуралья: дис... канд. биол. наук: 03.00.16. Свердловск, 1982. 18 с. [Olenin S. M. Dinamika radial'nogo prirosta drevostoev sosnovykh fitotsenozov srednetayezhnoy podzony Preduraliya: dis. ... kand. biol. nauk (Dynamics of radial growth of stands of pine phytocenoses in the middle taiga subzone of the Pre-Urals: cand. biol. sci. (PhD) thesis. Sverdlovsk, 1982. 18 p. (in Russian)].
- Риклефс Р. Е. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с. [Ricklefs R. E. Osnovy obshchey ekologii (Bases of general ecology). Moscow: Mir, 1979. 424 p. (in Russian)].
- Тарко А. М. Антропогенные изменения глобальных антропогенных процессов: математическое моделирование. М.: Физматлит, 2005. 231 с. [Tarko A. M. Antropogennye izmeneniya globalnykh antropogennykh protsessov: matematicheskoe modelirovanie (Anthropogenic changes of the global biosphere processes: mathematical modelling). Moscow: Fizmatlit, 2005. 231 p. (in Russian)].
- Толмачев А. И. Основы учения об ареалах (введение в хорологию растений). Л.: Изд-во ЛГУ, 1962. 100 с. [Tolmachev A. I. Osnovy ucheniya ob arealakh (vvedenie v khorologiyu rasteniy) (Fundamentals of plant habitat theory (Introduction to plant community chorology)). Leningrad: Izd-vo LGU (Leningrad St. Univ. Publ.), 1962. 100 p. (in Russian)].
- Усольцев В. А., Колчин К. В., Часовских В. П. Чистая первичная продукция лесообразующих пород в климатических градиентах Евразии // Сиб. лесн. журн. 2018. № 2. С. 28–37 [Usoltsev V. A., Kolchin K. V., Chasovskikh V. P. Chistaya pervichnaya produktsiya lesoobrazuyushchikh porod v klimaticheskikh gradiyentakh Evrazii (Net primary production of forest-forming species in climatic gradients of Eurasia) // Sib. Lesn. Zurn. (Sib. J. For. Sci.). 2018. N. 2. P. 28–37 (in Russian with English abstract)].
- Усольцев В. А., Цепордей И. С., Осмирко А. А. Биологическая продуктивность лесов Евразии в связи с температурой и осадками // Лесные экосистемы бореальной зоны: биоразнообразие, биоэкономика, экологические риски: мат-лы Всерос. конф. с междунар. участ. Красноярск, 26–31 авг. 2019 г. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2019а. С. 458–460 [Usoltsev V. A., Tsepordey I. S., Osmirko A. A. Biologicheskaya produktivnost' lesov Evrazii v svyazi s temperaturoy i osadkami (Biological productivity of Eurasian forests as related to temperature and precipitation) // Lesnye ekosistemy boreal'noy zony: bioraznoobraziye, bioekonomika, ekologicheskiye riski: mat-ly Vseros. konf. s mezhdunar. uchast. Krasnoyarsk, 26–31 avg. 2019 g. (Forest ecosystems of the boreal zone: biodiversity, bioeconomy, ecological risks. Proc. All-Rus. Conf. with int. participation. Krasnoyarsk, 26–31 Aug., 2019). Krasnoyarsk: Inst. For., Rus. Acad. Sci. Sib. Br., 2019a. P. 458–460 (in Russian with English abstract)].
- Усольцев В. А., Цепордей И. С., Часовских В. П. Фитомасса деревьев двухвойных сосен Евразии: аддитивные модели в климатических градиентах // Сиб. лесн. журн. 2019б. № 1. С. 44–56 [Usoltsev V. A., Tsepordey I. S., Chasovskikh V. P. Fitomassa derev'ev dvukhvoynykh sosen Evrazii: additivnyye modeli v klimaticheskikh gradiyentakh (Tree biomass of two-needled pines in Eurasia: additive models in climatic gradients) // Sib. Lesn. Zurn. (Sib. J. For. Sci.). 2019b. N. 1. P. 44–56 (in Russian with English abstract)].
- Четыркин Е. М. Статистические методы прогнозирования. М.: Статистика, 1977. 200 с. [Chetyrkin E. M. Statisticheskie metody prognozirovaniya (Statistical methods of forecasting). Moscow: Statistika, 1977. 200 p. (in Russian)].
- Alcamo J., Moreno J. M., Nováky B., Bindi M., Corobov R., Devoy R. J., Giannakopoulos C., Martin E., Olesen J. E., Shvidenko A. Z. Europe. Climate change 2007: impacts, adaptation and vulnerability // Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / M. L. Parry, O. F. Canziani, J. P. Palutikof, P. J. van der Linden, C. E. Hanson (Eds.). Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2007. P. 541–580.
- Anderegg W. R., Anderegg L. D., Kerr K. L., Trugman A. T. Widespread drought-induced tree mortality at dry range edges indicates that climate stress exceeds species' compensating mechanisms // Glob. Change Biol. 2019. V. 25. Iss. 11. P. 3793–3802.
- Anderson-Teixeira K. J., Allen A. P., Gillooly J., Brown J. Temperature-dependence of biomass accumulation rates during secondary succession // Ecol. Lett. 2006. V. 9. Iss. 6. P. 673–682.
- Baskerville G. L. Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass // Can. J. For. Res. 1972. V. 2. Iss. 1. P. 49–53.
- Behrensmeier A. K. Atmosphere: climate change and human evolution // Science. 2006. V. 311 (5760). P. 476–478.
- Berdugo M., Delgado-Baquerizo M., Soliveres S., Hernández-Clemente R., Zhao Y., Gaitán J. J., Gross N., Saiz H., Maire V., Lehman A., Rillig M. C., Solé R. V., Maestre F. T. Global ecosystem thresholds driven by aridity // Science. 2020. V. 367 (6479). P. 787–790.
- Berner L. T., Beck P. S., Bunn A. G., Goetz S. J. Plant response to climate change along the forest-tundra ecotone in northeastern Siberia // Glob. Change Biol. 2013. V. 19. Iss. 11. P. 3449–3462.
- Bhatti J. S., Apps M. J., Lal R. Anthropogenic changes and the global carbon cycle // Climate change and managed ecosystems. Chap. 4. Price Boca Raton: CRC Press, Taylor & Francis Group, 2006. P. 71–91.
- Bijak S. Tree-ring chronology of silver fir and its dependence on climate of the Kaszubskie Lakeland (Northern Poland) // Geochronometria. 2010. V. 35. P. 91–94.
- Bouriaud O., Bréda N., Dupouey J.-L., Granier A. Is ring width a reliable proxy for stem-biomass increment? A case study in European beech // Can. J. For. Res. 2005. V. 35. Iss. 12. P. 2920–2933.
- Carrer M., Urbinati C. Age-dependent tree-ring growth responses to climate in *Larix decidua* and *Pinus cembra* // Ecology. 2004. V. 85. Iss. 3. P. 730–740.

- DeLeo V. L., Menge D. N., Hanks E. M., Juenger T. E., Laskey J. R. Effects of two centuries of global environmental variation on phenology and physiology of *Arabidopsis thaliana* // *Glob. Change Biol.* 2020. V. 26. N. 2. P. 523–538.
- Douglass A. E. Climatic cycles and trees-growth. A study of the annual rings of trees in relation to climate and solar activity. Washington: Publ. Carnegie Inst. Washington, 1919. Publ. N. 289. 127 p.
- Eggers J., Lindner M., Zudin S., Zaehle S., Liski J. Impact of changing wood demand, climate and land use on European forest resources and carbon stocks during the 21st century // *Glob. Change Biol.* 2008. V. 14. Iss. 10. P. 2288–2303.
- Emanuel W. R., Shugart H. H., Stevenson M. P. Climate change and the broad-scale distribution of terrestrial ecosystem complexes // *Climate Change.* 1985. V. 7. P. 29–43.
- Fatemi F. R., Yanai R. D., Hamburg S. P., Vadeboncoeur M. A., Arthur M. A., Briggs R. D., Levine C. R. Allometric equations for young northern hardwoods: the importance of age-specific equations for estimating aboveground biomass // *Can. J. For. Res.* 2011. V. 41. N. 4. P. 881–891.
- Felton A., Nilsson U., Sonesson J., Felton A. M., Roberge J.-M., Ranius T., Ahlström M., Bergh J., Björkman C., Boberg J., Drössler L., Fahlvik N., Gong P., Holmström E., Keskitalo E. C., Klapwijk M. J., Laudon H., Lundmark T., Niklasson M., Nordin A., Pettersson M., Stenlid J., Sténs A., Wallertz K. Replacing monocultures with mixed-species stands: Ecosystem service implications of two production forest alternatives in Sweden // *Ambio.* 2016. V. 45 (Suppl. 2). P. 124–139.
- Folland C. K., Palmer T. N., Parker D. E. Climate change 2001: The scientific basis // Contribution of working group I to the third assessment report of the intergovernmental panel on climate change / J. T. Houghton et al. (Eds.). Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press, 2001. 1032 p.
- Forrester D. I., Tachauer I. H., Annighöfer P., Barbeito I. G., 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 // *For. Ecol. Manag.* 2017. V. 396. P. 160–175.
- Fotheringham A. S., Brunsdon C., Charlton M. Geographically weighted regression: The analysis of spatially varying relationships. John Wiley & Sons Ltd. The Atrium, Southern Gate, Chichester, England, 2002. 269 p.
- Freese F. Linear regression methods for forest research. USDA For. Serv. Res. Paper. FPL 17. Madison, 1964. 136 p.
- Fu L. Y., Zeng W. S., Tang S. Z., Sharma R. P., Li H. K. Using linear mixed model and dummy variable model approaches to construct compatible single-tree biomass equations at different scales – a case study for Masson pine in Southern China // *J. For. Sci.* 2012. V. 58. N. 3. P. 101–115.
- Fu L., Sun W., Wang G. A climate-sensitive aboveground biomass model for three larch species in northeastern and northern China // *Trees.* 2017. V. 31. P. 557–573.
- Givnish T. J. Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox // *Silva Fenn.* 2002. V. 36. N. 3. P. 703–743.
- Halofsky J. S., Conklin D. R., Donato D. C., Halofsky J. E., Kim J. B. Climate change, wildfire, and vegetation shifts in a high-inertia forest landscape: Western Washington, U.S.A // *PLoS ONE.* 2018. V. 13. N. 12. P. 1–23.
- Hubau W., Lewis S. L., Phillips O. L., Affum-Baffoe K., Beeckman H., Cuni-Sanchez A., Daniels A. K., Ewango C. E., Fauset S., Mukinzi J. M., Sheil D., Sonké B., Sullivan M. J., Sunderland T. C., Taedoung H., Thomas S. C., White L., Abernethy K. A., Adu-Bredu S., Amari C. A., Baker T. R., Banin L. F., Baya F., Begne S. K., Bennett A. C., Benedet F., Bitariho R., Bocko Y. E., Boeckx P., Boundja R., Brienen R. J., Brncic T. M., Chezeaux E., Chuyong G. B., Clark C. J., Collins M., Comiskey J., Coomes D., Dargie G., de Haulleville T., Kamdem M. N., Doucet J. L., Esquivel-Muelbert A., Feldpausch T. R., Fofanah A., Foli E. G., Gilpin M., Gloor M., Gonmadje C. F., Gourlet-Fleury S., Hall J. S., Hamilton A. C., Harris D. J., Hart T. B., Hockemba M. B., Hladik A., Suspense I. A., Jeffery K. J., Jucker T., Yakusu E. K., Kearsley E., Kenfack D., Koch A., Leal M. E., Levesley A., Lindsell J. A., Lisingo J., Lopez-Gonzalez G., Lovett J. C., Makana J. R., Malhi Y., Marshall A. R., Sullivan M. J., Martin E. H., Mbayu F., Medjibe V. P., Mihindou V., Mitchard E. T., Moore S., Munishi P. K., Bengone N. N., Ojo L., Ondo F. E., Peh K. S., Pickavance G. C., Poulsen A. D., Poulsen J. R., Qie L., Reitsma J. M., Rovero F., Swaine M. D., Talbot J., Taplin J., Taylor D., Thomas D. W., Toirambe B., Mukendi J. T., Tuagben D., Umunay P., van der Heijden G. M., Verbeeck H., Vleminckx J., Willcock S., Wöll H., Woods J. T., Zemagho L. Asynchronous carbon sink saturation in African and Amazonian tropical forests // *Nature.* 2020. V. 579. P. 1–27.
- Huston M. A., Wolverton S. The global distribution of net primary production: resolving the paradox // *Ecol. Monogr.* 2009. V. 79. N. 3. P. 343–377.
- Jacobs M. W., Cunia T. Use of dummy variables to harmonize tree biomass tables // *Can. J. For. Res.* 1980. V. 10. Iss. 4. P. 483–490.
- 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 USA.* 2009. V. 106. Iss. 28. P. 11 635–11 640.
- Khan D., Muneer M. A., Nisa Z.-U., Shah S., Amir M., Saeed S., Uddin S., Munir M. Z., Lushuang G., Huang H. Effect of climatic factors on stem biomass and carbon stock of *Larix gmelinii* and *Betula platyphylla* in Daxing'anling Mountain of Inner Mongolia, China // *Adv. Meteorol.* 2019. Article ID 5 692 574. P. 1–10.
- Kosanic A., Anderson K., Harrison S., Turkington T., Bennie J. Changes in the geographical distribution of plant species and climatic variables on the West Cornwall peninsula (South West UK) // *PLoS ONE.* 2018. V. 13. N. 2. P. 1–18.
- Laing J., Binyamin J. Climate change effect on winter temperature and precipitation of Yellowknife, Northwest Territories, Canada from 1943 to 2011 // *AJCC.* 2013. V. 2. N. 4. P. 275–283.
- Lapenis A., Shvidenko A., Shepaschenko D., Nilsson S., Aiyyer A. Acclimation of Russian forests to recent changes in climate // *Glob. Change Biol.* 2005. V. 11. P. 2090–2102.
- Liang J., Crowther T. W., Picard N., Wiser S., Zhou M., Alberti G., Schulze E.-D., McGuire A. D., Bozzato F., Pretzsch H., de-Miguel S., Paquette A., Hérault B., Scherer-Lorenzen M., Barrett C. B., Glick H. B., Hengeveld G. M., Nabuurs Gert-Jan, Pfautsch S.

- Viana H., Vibrans A. C., Ammer C., Schall P., Verbyla D., Tchebakova N., Fischer M., Watson J. V., Chen Han Y. H., Lei X., Schelhaas M.-J., Lu Huicui, Gianelle D., Parfenova E. I., Salas C., Lee E., Lee B., Kim H. S., Bruelheide H., Coomes D. A., Piotta D., Sunderland T., Schmid B., Gourlet-Fleury S., Sonké B., Tavani R., Zhu J., Brandl S., Vayreda J., Kitahara F., Searle E. B., Neldner V. J., Ngugi M. R., Baraloto C., Frizzera L., Ba Azy R., Oleksyn J., Zawila-Niedźwiecki T., Bouriaud O., Bussotti F., Finér L., Jaroszewicz B., Jucker T., Valladares F., Jagodzinski A. M., Peri P. L., Gonmadje C., Marthy W., O'Brien T., Martin E. H., Marshall A. R., Rovero F., Bitariho R., Niklaus P. A., Alvarez-Loayza P., Chamuya N., Valencia R., Mortier F., Wortel V., Engone-Obiang N. L., Ferreira L. V., Odeke D. E., Vasquez R. M., Lewis S. L., Reich P. B. Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests // *Science*. 2016. V. 354. P. 196–208.
- Lomolino M. V., Riddle B. R., Brown J. H. *Biogeography*. 3rd ed. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Ass. Inc., 2006. 846 p.
- Marcolla B., Migliavacca M., Rödenbeck C., Cescatti A. Patterns and trends of the dominant environmental controls of net biome productivity // *Biogeosciences*. 2020. V. 17. P. 2365–2379.
- Morley J. W., Batt R. D., Pinsky M. L. Marine assemblages respond rapidly to winter climate variability // *Glob. Change Biol.* 2017. V. 23. Iss. 7. P. 2590–2601.
- Ni J., Zhang X.-S., Scurlock J. M. O. Synthesis and analysis of biomass and net primary productivity in Chinese forests // *Ann. For. Sci.* 2001. V. 58. N. 4. P. 351–384.
- Ochal W., Wertz B., Socha J. Evaluation of aboveground biomass of black alder // *Forest Biomass Conference 2013*, 7–9 Oct., 2013, Mierzęcin, Poland. Book Abstr. / A. M. Jagodziński and A. Węgiel (Eds.). Poznań, 2013. 40 p.
- Qiu Q., Yun Q., Zuo Sh., Yan J. P., Hua L., Ren Y., Tang J., Li Y., Chen Q. Variations in the biomass of *Eucalyptus* plantations at a regional scale in Southern China // *J. For. Res.* 2018. V. 29. N. 5. P. 1263–1276.
- Santini M., Collalti A., Valentini R. Climate change impacts on vegetation and water cycle in the Euro-Mediterranean region, studied by a likelihood approach // *Reg. Environ. Change*. 2014. V. 14. N. 4. P. 1405–1418.
- Schaphoff S., Reyer C. P., Schepaschenko D., Gerten D., Shvidenko A. Tamm Review: observed and projected climate change impacts on Russia's forests and its carbon balance // *For. Ecol. Manag.* 2016. V. 361. P. 432–444.
- Schulze E.-D. *The carbon and nitrogen cycle of forest ecosystems* // Carbon and nutrient cycling in European forest ecosystems. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag, 2000. V. 142. P. 3–13.
- Shuman J. K., Shugart H. H. Evaluating the sensitivity of Eurasian forest biomass to climate change using a dynamic vegetation model // *Environ. Res. Lett.* 2009. V. 4. N. 4. P. 1–7.
- Spathelf P., Stanturf J., Kleine M., Jandl R., Chiatante D., Bolte A. Adaptive measures: integrating adaptive forest management and forest landscape restoration // *Ann. For. Sci.*, Springer Verlag EDP Sci. 2018. V. 75 (2). P. 55.
- Sperry J. S., Venturas M. D., Todd H. N., Trugman A. T., Anderegg W. R. L., Wang Y., Tai X. The impact of rising CO₂ and acclimation on the response of US forests to global warming // *PNAS USA*. 2019. V. 116. N. 51. P. 25 734–25 744.
- 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 // *Glob. Ecol. Biogeogr.* 2011. V. 20. N. 5. P. 744–754.
- Toromani E., Bojaxhi F. Growth response of silver fir and Bosnian pine from Kosovo // *South-East Europ. For.* 2010. V. 1. N. 1. P. 20–27.
- Usoltsev V. A. *Forest biomass and primary production database for Eurasia*. CD-version. 3rd ed., enlarged. Yekaterinburg: Ural St. For. Engineer. Univ., 2020.
- Vasseur F., Exposito-Alonso M., Ayala-Garay O. J., Wang G., Enquist B. J., Vile D., Violle C., Weigel D. Adaptive diversification of growth allometry in the plant *Arabidopsis thaliana* // *PNAS USA*. 2018. V. 115. N. 13. P. 3416–3421.
- Wilmsking M., Juday G. P., Barber V. A., Zald H. S. Recent climate warming forces contrasting growth responses of white spruce at treeline in Alaska through temperature thresholds // *Glob. Change Biol.* 2004. V. 10. P. 1724–1736.
- World Weather Maps, 2007. <https://www.mapsofworld.com/referrals/weather>
- Xu C., Kohler T. A., Lenton T. M., Svenning J.-C., Scheffer M. Future of the human climate niche // *PNAS USA*. 2020. V. 117. N. 21. P. 11 350–11 355.
- Yu G., Liu Y., Wang X., Ma K. Age-dependent tree-ring growth responses to climate in Qilian juniper (*Sabina przewalskii* Kom.) // *Trees*. 2008. V. 22. P. 197–204.
- Zeng W. S. Developing tree biomass models for eight major tree species in China // *Biomass volume estimation and valorization for energy*. Chap. 1. Intech Publ., 2017. P. 3–21.
- Zeng W. S., Duo H. R., Lei X. D., Chen X. Y., Wang X. J., Pu Y., Zou W. T. Individual tree biomass equations and growth models sensitive to climate variables for *Larix* spp. in China // *Europ. J. For. Res.* 2017. V. 136. Iss. 2. P. 233–249.
- Zheng D., Zeng W. Using dummy variable approach to construct segmented aboveground biomass models for larch and oak in northeastern China // *J. Beijing For. Univ.* 2013. V. 35. N. 6. P. 34–36 (in Chinese with English abstract).
- Zubairov B., Heußner K.-U., Schröder H. Searching for the best correlation between climate and tree rings in the Trans-Ili Alatau, Kazakhstan // *Dendrobiology*. 2018. V. 79. P. 119–130.

CLIMATE GRADIENTS OF *Quercus* spp. FOREST BIOMASS IN EURASIA

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

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

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

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

Human economic activity has led to significant global changes in the functioning of the biosphere, and the observed warming of the climate has a significant impact on the vegetation cover of the planet. Due to the species-specific responses of forest ecosystems to climate change and the complexity of their morphostructure, changes in biological productivity within biomes and continents are modeled using compiled databases of empirical data on individual tree species, taking into account their morphostructure. At the same time, priority is given to changing the biomass of forest ecosystems under the influence of annual temperatures and precipitation. However, the results of modeling responses of forest biomass to global changes in temperature and precipitation are contradictory and are characterized by significant uncertainties in the forecasts of climate-related dynamics of forest cover. This article is devoted to the study of transcontinental climate-related trends in the structure of forest biomass formed by species of the genus *Quercus* spp. Based on the database of 663 sample plots established from France to Japan and China, statistically significant changes in the structure of forest stand biomass associated with shifts in winter temperatures and average annual precipitation are revealed. When the temperature is expected to increase, the biomass of total, aboveground and stems may be increasing, but the biomass of foliage, branches and roots increases only in regions of sufficient moisture, but when there is a lack of precipitation, it may be decreasing. If precipitation is expected to increase at a constant temperature, the total, aboveground, underground and stem biomass may decrease, but the biomass of foliage and branches will decrease only in cold regions, and in warm regions it may increase by up to 20–30 %.

Keywords: regression models, stand biomass, biomass structure, climate change, average January temperature, average annual precipitation.

How to cite: Usoltsev V. A., Tsepordey I. S. Climate gradients of *Quercus* spp. forest biomass in Eurasia // *Sibirskij Lesnoj Zurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2020. N. 6. P. 16–29 (in Russian with English abstract and references).