

РЕГИОНАЛЬНЫЕ ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ

УДК 91:630(581.5)

ОЦЕНКА ФИТОМАССЫ СМЕШАННОГО ДРЕВОСТОЯ НА КАМЧАТКЕ МЕТОДОМ ДЕНДРОХРОНОЛОГИИ

© 2025 г. Е. А. Долгова^{1,*}, И. С. Бушуева^{1,**}, Р. Р. Бичурин^{1,***}, В. В. Кузнецова^{1,****},
В. В. Мацковский^{1,*****}, Н. С. Семеняк^{1,*****}

¹ Институт географии РАН, Москва, Россия

*e-mail: dolgova@igras.ru

**e-mail: bushueva@igras.ru

***e-mail: terpomo@bk.ru

****e-mail: kuznetsova@igras.ru

*****e-mail: matskovsky@igras.ru

*****e-mail: semenyak@igras.ru

Поступила в редакцию 20.11.2024 г.

После доработки 12.07.2025 г.

Принята к публикации 20.10.2025 г.

Представлены результаты работ по определению фитомассы древостоев Камчатки и скорости их углеродного депонирования на основе дендрохронологического метода. Для Камчатского полуострова на сегодняшний день нет данных измерений фитомассы, с помощью которых можно было бы построить породоспецифичные региональные аллометрические зависимости. Проблема отсутствия данных решалась с помощью привлечения рядов измерений из ближайших районов (Магаданская область и горы Сихотэ-Алиня). Реконструкция значений фитомассы основана на данных ширины годичных колец тополя, березы, лиственницы и измеренных в полевых условиях диаметров стволов. В работе показано, что динамика фитомассы определяется двумя параметрами: изменчивостью летних температур воздуха и антропогенным фактором. Обнаруженная нами положительная связь с температурой воздуха лета у хронологий по ширине годичных колец тополя, березы и лиственницы является весомым доказательством вклада этого параметра в изменчивость фитомассы. Обнаружено, что связь фитомассы с температурой ослабевает в 1940-е и 1960-е годы, когда зафиксированные массовые рубки и пожары в районе с. Эссо привели к увеличению прироста за счет увеличения освещенности. Ряды полученной в работе реконструкции фитомассы и чистой первичной продукции практически полностью совпадают за общий 22-летний период. Учитывая, что оба ряда получены независимыми друг от друга методами — на основе ширины годичных колец и данных дистанционного зондирования земли, можно говорить о высокой достоверности предлагаемой в исследовании реконструкции. Короткие ряды данных чистой первичной продукции, полученные по данным дистанционного зондирования земли, не позволяют оценить долгопериодные изменения, поскольку охватывают лишь последние десятилетия, в то время как дендрохронологический метод сможет дать оценку фитомассы за несколько столетий.

Ключевые слова: дендрохронология, Камчатка, фитомасса, климатический сигнал, чистая первичная продукция, данные дистанционного зондирования, MODIS

DOI: 10.7868/S2658697525050097

ВВЕДЕНИЕ

Результаты численного моделирования показали, что будущие глобальные климатические изменения окажут влияние на способность лесов поглощать углекислый газ (Beer et al., 2010). Вероятно, меняющийся климат способствует

изменению баланса фотосинтеза, что приводит к потерям при гетеротрофном и автотрофном дыхании (Babst et al., 2014). Биологическая продуктивность лесов служит мерой для оценки их углерододепонирующей роли. Чаще всего в литературе встречаются материалы по фитомассе (биомассе) растительности, которые

состоят из измерений массы живых фракций в абсолютно сухом состоянии (Усольцев, 2016). Этот метод является исключительно трудоемким и разрушительным для древостоя, что приводит к неравномерности измерений в пространстве и по типам древостоев. Об этом свидетельствует и распределение точек доступных наблюдений, в том числе и в России — высокая плотность в Европейской части и практически полное отсутствие наблюдений в Азиатской (рис. 1).

Годичные кольца деревьев могут быть использованы в качестве источника информации об изменчивости фитомассы. Измерения их ширины позволяют оценить радиальный прирост и увеличение базальной площади ствола, что в свою очередь тесно связано с ежегодным формированием древесины и аккумуляцией углерода в стволе (Bouriaud et al., 2005). Несмотря на очевидное преимущество использования древесно-кольцевых хронологий (ДКХ) для оценки динамики депонирования углерода во времени,

многие ДКХ плохо отражают депонирование углерода всего древостоя, так как большинство находящихся в свободном доступе ДКХ получены на пробных площадях, заложенных в соответствии с специфическими требованиями дендроклиматологии: в древостое выбираются самые старые доминантные и субдоминантные индивиды, а остальные деревья игнорируются (Babst et al., 2013). Кроме того, отбор образцов обычно проводится лишь у одного-двух доминирующих видов, количество изученных деревьев редко превосходит 20 шт., а измерения высоты ствола и диаметра кроны крайне редки. Все перечисленное осложняет использование ДКХ в качестве источника информации о динамике биомассы в прошлом, хотя известны попытки оценки и реконструкции ежегодной динамики биомассы (Zianis et al., 2005).

В многочисленных оценках (Швиденко, Щепашенко, 2014; Usoltsev et al., 2014) приведены свидетельства о наибольшем аккумулировании углерода в экосистемах северных широт. Наземные экосистемы бореального региона, включая бореальные леса, болотные экосистемы бореальных лесов, тундру, покрывают чуть менее 17% поверхности суши, но при этом содержат более 30% всего углерода, присутствующего в наземном биоме (Кнорре, 2022; Kasischke, 2000).

В данной работе мы проводим реконструкцию ежегодной динамики биомассы для одной пробной площади на Камчатке в лиственнично-тополево-кустарниково-разнотравном типе бореального леса на основе измерений диаметра стволов, высоты деревьев и ширины их годичных колец. Данная работа закрывает один из многочисленных пробелов на карте наблюдений за динамикой биомассы в бореальных лесах. Дендроклиматический анализ, проведенный в данной работе, позволил оценить влияние уникальных особенностей климата полуострова на динамику биомассы и депонирования углерода.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Район работы

Камчатка — крупный полуостров, расположенный на востоке России, простирающийся субмеридионально. Две параллельные друг другу горные системы — Срединный хребет и Восточный хребет занимают более трех четвертей Камчатки; между ними находится Центральная Камчатская депрессия (Федотов, Масуренков, 1991).

Климат Камчатки формируется под влиянием интенсивной циклонической деятельности и холодной морской поверхности (Курильское

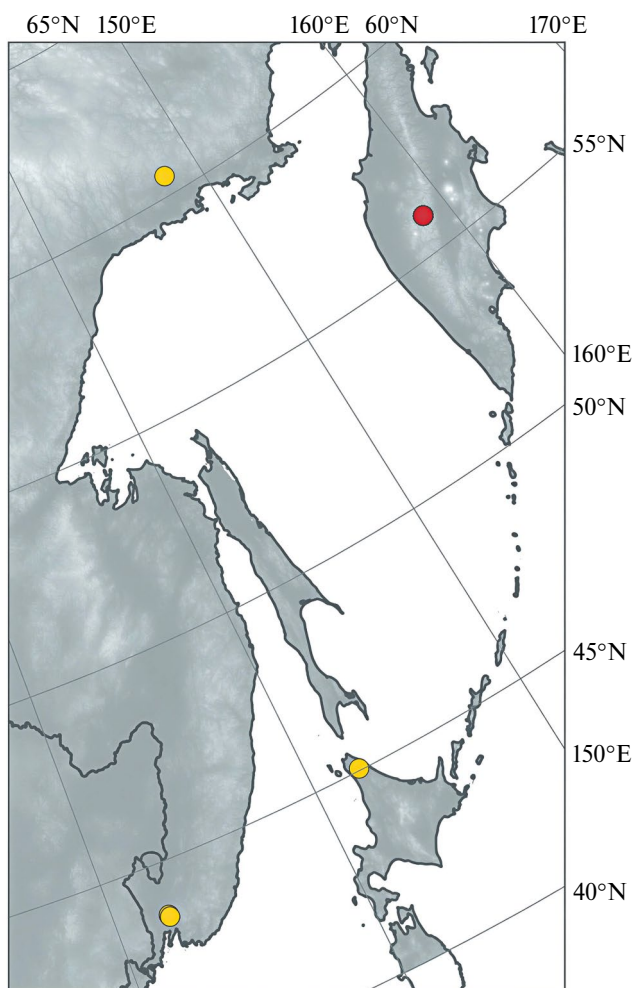


Рис. 1. Карта расположения точек, используемых в данной работе: красным обозначена дендрохронологическая площадка E14L, желтым — локация для построения аллометрических функций. Фон карты основан на цифровой модели рельефа GTOPO30.

течение на востоке и Охотское море на западе). Радиационный баланс и температура воздуха характеризуются сезонностью, что соответствует континентальному климату. Климат имеет муссонные черты: зимой преобладают северо-западные, а летом — юго-восточные ветры (Ложкин, Шевченко, 2021). Полуостров относится к зоне избыточного увлажнения, где годовое количество осадков существенно превышает годовое испарение. Для равнин и долин характерны заболоченность почв, а в горных районах — оледенение. Максимальное годовое количество осадков (аналогично влажным субтропикам — около 2000 мм) выпадает на наветренных склонах хребтов южной вулканической области, а минимальное (400 мм) — на севере в центральной части долины р. Камчатка. Уникальной особенностью климата Камчатки является мощный снежный покров, его средняя высота одна из самых высоких на Земле — около 1.5 м (Korneva et al., 2024).

С точки зрения геоботанического районирования, полуостров относится к Камчатской лиственненно-лесной подобласти Евразийской хвойно-лесной (таежной) области (Нешатаева, 2009). Особенность этой подобласти заключается в том, что березовые леса из березы каменной (*Betula ermanii* Cham.), наряду с комплексом хвойных лесов, являются зональными и относятся к таежной зоне. Каменноберезовые леса занимают приморские равнины и континентальные долины и образуют высотный пояс в горах, верхняя граница которого сильно различается в пределах полуострова (300–800 м).

Леса с хвойными лесообразующими породами приурочены к Центральнокамчатской депрессии, образуя “хвойное ядро” Камчатки. В него входят светлехвойные леса и редколесья из лиственницы Каяндера [*Larix gmelinii* var. *gmelinii* и темнехвойные леса из ели аянской (*Picea jezoensis* (Siebold & Zucc.) Carrière]. Исключением является роща пихты грациозной [*Abies sachalinensis* var. *gracilis* (Kom.) Farjon], которая считается реликтовой и располагается в одном месте на восточном макросклоне Восточного хребта, в стороне от других хвойных лесов. Еловые леса занимают плакорные местообитания на равнине и заходят в горы до высот около 300 м, не образуя высотного пояса. Лиственничные и еловые леса имеют схожие экологические требования к местообитаниям, однако лиственница способна образовывать редколесные сообщества на заболоченных территориях и горных склонах до 1000 м (Нешатаева, 2009).

Полевые работы

Экспедиционные работы по отбору образцов на дендрохронологический анализ были

проведены в августе 2023 г. В работу были включены геоботанические описания, в которых определялся видовой состав, оценивалось обилие доминирующих видов и проективное покрытие растительности по жизненным формам (табл. 1_ДМ; дополнительные материалы доступны для данной статьи по DOI: <https://doi.org/>). Была заложена одна площадка (E14L), выбор расположения которой был обусловлен транспортной доступностью и отсутствием внешних признаков следов пожаров, например обожженных стволов и углей в почве. Площадка расположена в западном направлении от с. Эссо, на верхней террасе долины р. Уксичан. Фитоценоз отнесен к лиственнично-тополево-кустарниково-разнотравному лесу с березой во 2 ярусе и подростом березы. Мы полагаем, что содоминантное положение тополя душистого и лиственницы Каяндера в древесном ярусе, не характерное для растительности Камчатки [по (В.Ю. Нешатаевой, 2009)], обусловлено пограничным положением площадки на верхней террасе долины, близко к тыловому шву. Поэтому описанный фитоценоз мы отнесли к ассоциации *Laricetum cajanderi fruticoso-varioherbosum* — лиственничник кустарниково-разнотравный [по (В.Ю. Нешатаевой, 2009)], которая при этом испытывает влияние пойменной растительности.

Размер пробной площадки составил 1420 м². Из каждого дерева было получено по 2 керна, направленных перпендикулярно друг к другу, бурение проводилось буром Пресслера на уровне груди (1.3 м). Также в полевых условиях для каждого дерева были измерены такие параметры как 1) обхват на уровне груди; 2) высота дерева и высота основания кроны с использованием высотомера Suunto; 3) расположение дерева относительно центра (т.е. расстояние и азимут). Результаты заносились в таблицу.

Получение аллометрических зависимостей

Для лесов Камчатки до сих пор не существует опубликованных работ, в которых представлены данные об измеренной в полевых условиях фитомассе. Однако имеются исследования (например, для Кроноцкого заповедника), в которых показаны результаты оценки фитомассы расчетным методом (Завадская и др., 2017; Уткин и др., 2003). В этих исследованиях основой для расчета послужили данные об объемных запасах насаждений и справочные таблицы, приведенные в отчетах Программы МГЭИК по национальным кадастрам парниковых газов (IPCC, 2006).

Ближайшие площадки, для которых доступны данные о фитомассе, расположены в Приморье

Таблица 1. Список локаций, использованных для построения аллометрических функций

N	Место	N	E	Порода	Количество образцов	Уравнение зависимости фитомассы от диаметра ствола	Авторы работ
1	Приморье, Сихотэ-Алинь	43.7	132.25	<i>Betula costata</i> Trautv.	14	$y = 0.1802x^{2.524}$	Касаткин и др., 2016
2	Приморье, Сихотэ-Алинь	43.65	132.2667	<i>Populus davidiana</i> Dode	7	$y = 0.1126x^{2.4819}$	Касаткин и др., 2016
3	Магадан, среднее течение р. Яны	60.5	148.0	<i>Larix gmelinii</i> var. <i>gmelinii</i>	26	$y = 0.1002x^{2.414}$	Москалюк, 2015
4	Япония, о. Хоккайдо	45.05	142.12	<i>Betula ermanii</i>	12	$y = 0.1098x^{2.4146}$	Suzuki, 2012; Takagi et al., 2010

и Магадане на расстоянии от Камчатской площадки 2400 и 800 км соответственно. В табл. 1 представлены источники данных, на основе которых были получены аллометрические зависимости. Больше всего образцов используется для лиственницы — 26 шт., для березы и тополя — 14 и 7 соответственно. Процесс получения аллометрической связи состоял из нескольких этапов. Во-первых, ряды по фитомассе и диаметру стволов были преобразованы логарифмически. После чего к трансформированным исходным значениям применяется метод наименьших квадратов в ходе регрессионного анализа и получают значения искоемых коэффициентов аллометрического уравнения — a и b .

Получение данных ширины годичных колец проводилось в дендрохронологической лаборатории ИГ РАН. Керны наклеивались на деревянные подложки, а их поверхность была зачищена с помощью микротомы. Изображения кернов были получены сканированием с разрешением 3200 dpi. Измерение ширины проводилось в специализированной дендрохронологической программе CooRecorder (Larsson, 2013). Получение календарных датировок осуществлялось с помощью метода перекрестного датирования в программе CDendro (Larsson, 2013) и COFESHA (Holmes, 1983). Локальные хронологии по ширине годичных колец были получены путем включения отдельных серий в итоговую хронологию методом робастного средневзвешенного среднего. Аппроксимация серий осуществлялась с помощью отрицательной экспоненты и линейной функцией, а индексы получены путем деления. Вся работа с дендрохронологическими рядами велась в пакете dplR (Bunn, 2008).

Для расчета фитомассы использовался показатель площади поперечного сечения дерева (BAI, Basal Area Increment). Одним из самых простых способов получения BAI

является суммирование всех значений по ширине годичных колец. Использование только ширины годичных колец из двух кернов, дает лишь грубые оценки BAI, особенно в случае для дерева с асимметричным распределением колец. Для более точного моделирования BAI в данном исследовании использован измеренный в полевых условиях обхват каждого дерева на уровне груди (DBH). Помимо обхвата, для каждого керна оценивались такие параметры как количество недостающих колец и расстояние до центра. Процедура осуществлялась в программе CooRecorder, которая использует для этого величину кривизны и ширину колец за период последнего десятилетия. Изменение диаметра за каждый год и BAI восстановлены по методу Bakker (2005) и реализованы в пакете dplR (Bunn, 2008). В случае, когда нет возможности достоверно определить количество колец до центра, для оценки BAI используется только ширина колец и диаметр. Реализация выполнена в пакете bai.out в dplR. Изменение диаметра за каждый год восстановлено на основе этих данных по формуле Bakker (2005).

От данных по диаметру и BAI с использованием аллометрических формул уже возможно перейти к реконструкции депонирования углерода с годовым разрешением. Значения депонирования углерода древесной растительностью получены путем умножения итоговой фитомассы на рекомендованный рабочей группой IPCC коэффициент равный 0.5 (Martin et al., 2001).

Оценка влияния климата на прирост

Для определения отклика были рассчитаны коэффициенты корреляции Пирсона между древесно-кольцевыми хронологиями и среднемесячной температурой воздуха и количеством выпавших осадков. Ряды были взяты по ближайшей метеостанции — “Эссо” (55°55′ с.ш., 158°43′ в.д., 480 м над ур. м., 1941–2019 гг.),

расположенной в 10 км от точки отбора. Также в работе были использованы ряды сеточного архива CRU TS 4.07 (Harris et al., 2019) из ближайшего узла точки ($55^{\circ}75'$ с.ш., $160^{\circ}75'$ в.д.). Климатическая функция отклика была рассчитана в пакете TreeClim (Zang and Biondi, 2009), преимуществом которой считается более точное определение границ доверительного интервала бустрэн-методом.

Данные дистанционного зондирования

В качестве дополнительного источника информации о продуктивности древостоев в данной работе были использованы временные серии валовой и чистой первичной продуктивности (GPP и NPP), полученные в результате обработки данных мультиспектрометра Модис (MOD17A3HGF версии 6.1), расположенного на космических аппаратах Aqua и Тегга. Ряды имеют пространственное разрешение 500 м. Значения получены путем суммирования всех 8-дневных продуктов GPP и чистого фотосинтеза (PSN) за данный год. Для этого определяется индекс площади листьев (LAI) и доля фотосинтетически активного излучения (FPAR). LAI определяется как односторонняя площадь зеленых листьев на единицу площади земли в широколиственных пологах и как половина общей площади поверхности хвои на единицу площади земли в хвойных пологах. FPAR определяется как доля падающего фотосинтетически активного излучения, 400–700 нанометров, поглощаемого зелеными элементами растительного полога. Особенностью продукта является применение контроля качества на уровне каждого пикселя (Running and Zhao, 2021).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Аллометрические зависимости

Используя опубликованные данные, мы обнаружили, что во всех случаях связь между диаметром деревьев и измеренной фитомассой описывается полиномом второй степени (см. табл. 1, рис. 2) с достаточно высокими значениями коэффициентов корреляции $R^2 = 0.91–0.98$. Сравнение восстановленных таким способом значений с реальными данными по фитомассе показало высокую согласованность на всех рассматриваемых локациях: Магаданская область и горный массив Сихотэ-Алинь (см. рис. 2). На Магаданской площадке измерение фитомассы проводилось не только для лиственницы, но и для березы (Москалюк, 2015); однако небольшое количество образцов — всего 6 — не позволило использовать эти данные. В связи с этим аллометрическая зависимость для березы и тополя была рассчитана уже для более удаленной площадки, расположенной в горах Сихотэ-Алиня (1200 км от Камчатской точки). В качестве дополнительной проверки того, насколько полученные зависимости правомерны для дальнейшего применения, были использованы данные о фитомассе березы, растущей в Японии.

Хронологии по ширине годовичных колец и их климатический отклик

Итоговые хронологии по ширине годовичных колец изображены на рис. 3, а их статистические характеристики приведены в табл. 2. Значения межсерийного коэффициента корреляции отличаются для каждой из пород: максималь-

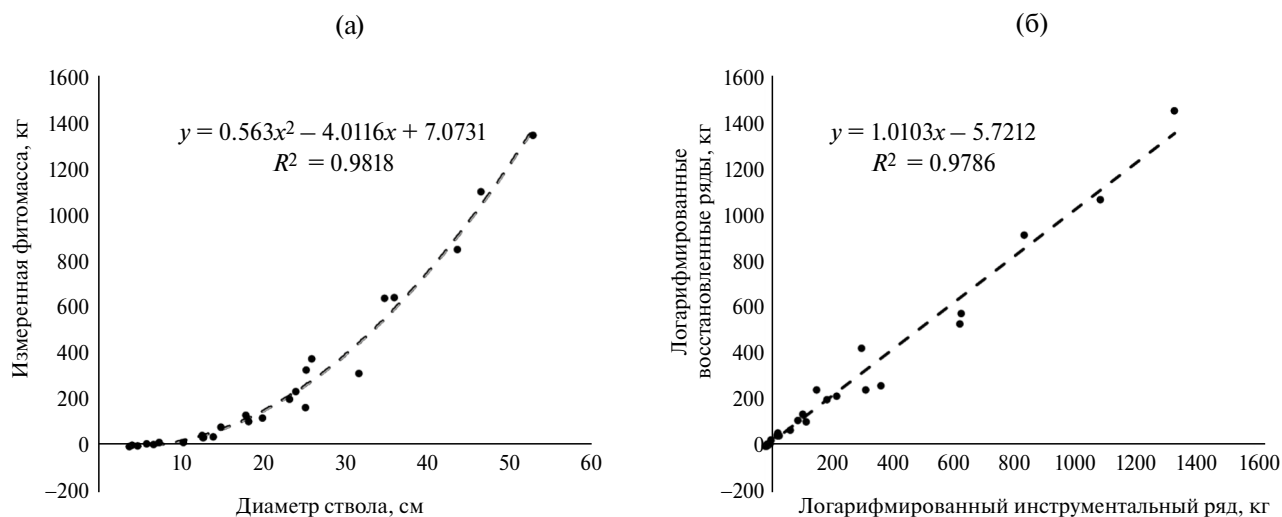


Рис. 2. Зависимость измеренной надземной фитомассы деревьев лиственницы Каяндера (*Larix gmelinii* var. *gmelinii*) от их диаметра (а); сравнение восстановленных и инструментальных рядов надземной фитомассы (б), полученных на основе аллометрической зависимости из рисунка (а). Измерения получены из района среднего течения р. Яны Магаданской области (Москалюк, 2015).

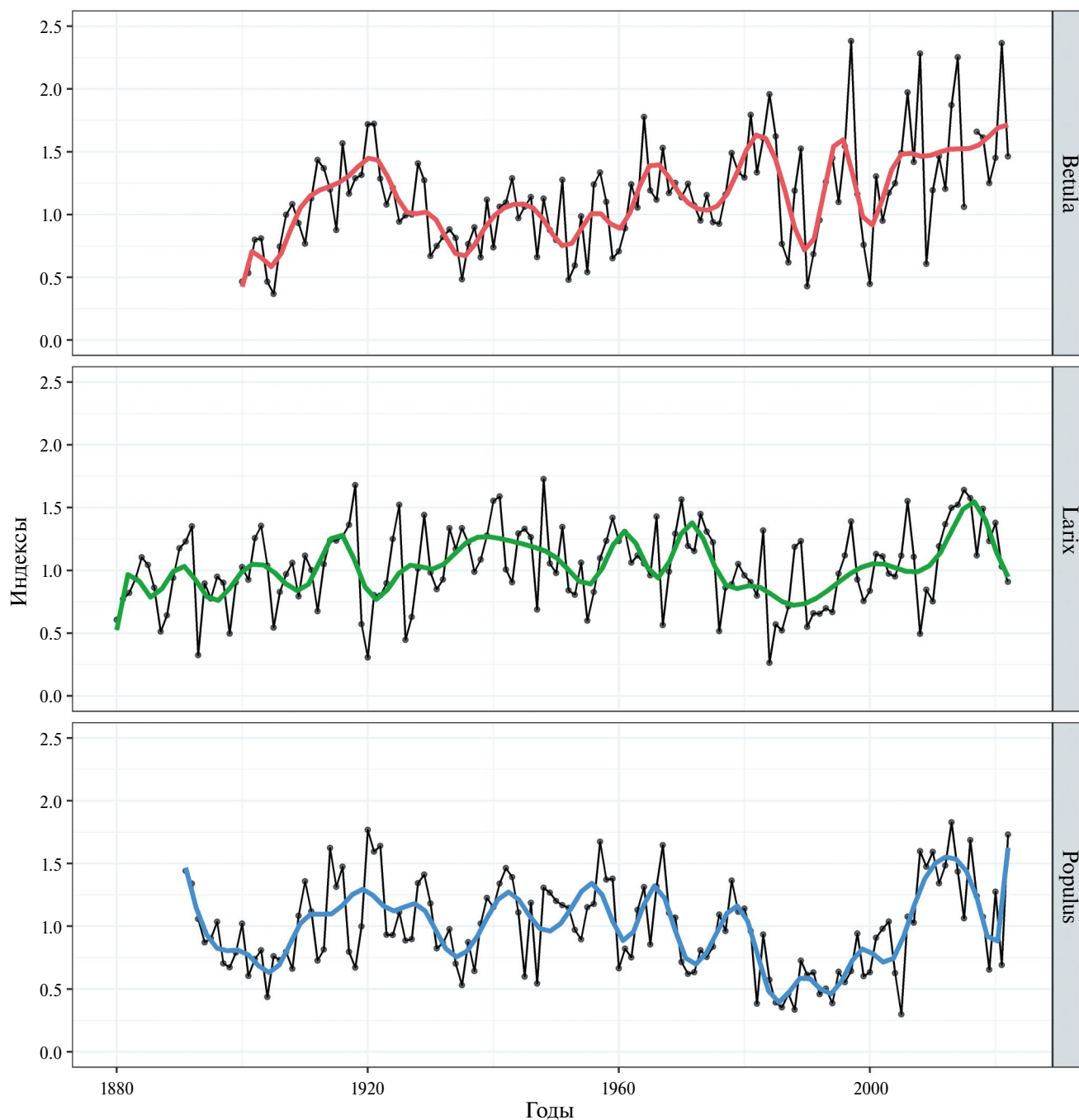


Рис. 3. Древесно-кольцевые хронологии по ширине годичных колец. Ряды сглажены 30-летним кубическим сплайном.

Таблица 2. Статистические характеристики древесно-кольцевых хронологий

	Порода	Количество серий	Период	Длина хронологии	Rbar	EPS
1	Лиственница	14	1747–2022 гг.	276	0.541	0.943
2	Береза	27	1897–2022 гг.	126	0.355	0.937
3	Тополь	36	1880–2022 гг.	143	0.469	0.969

Примечание: Rbar — межсерийный коэффициент корреляции, EPS — Expressed Population Signal — сигнал генеральной совокупности (Wigley et al., 1984).

ное для лиственницы ($R = 0.541$), минимальное для березы ($R = 0.355$). Репликация хронологий тоже отличается — минимальное количество серий используется для построения хронологии по лиственнице (14 шт.), максимальное — для тополя (36 шт.), а для березы — 27 серий. В отличие от межсерийного коэффициента корреляции, значения индекса EPS, напротив, для всех трех хронологий одинаково высокие: от 0.937 до 0.969. Значения индекса EPS выше пороговой величины 0.85 за весь период хронологий, что свидетельствует о хорошей репрезентативности конечной выборки. Помимо изучения свойств отдельных хронологий, был проведен анализ на предмет их сходства и различия. Корреляционный анализ выполнен для сглаженных и несглаженных рядов, отражающих высокочастотную и низкочастотную изменчивость в хронологиях соответственно. Оказалось, что связь между лиственницей и двумя лиственными породами — березой и тополем — очень низкая и статистически не значима ($R = 0.16–0.18$; $N = 126$). В отличие от лиственницы, связь между хронологиями тополя и березы статистически значима и достигает значения $R = 0.3$. Когда дендрохронологические ряды сглажены, связь между лиственницей и березой остается на том же уровне ($R = 0.17$), а с тополем немного выше ($R = 0.26$). Самая сильная связь обнаружена при сравнении сглаженных рядов тополя и березы ($R = 0.36$) (табл. 3). Отметим, что корреляции оказались низкими и статистически не значимыми в большинстве случаев, а в случае получения значимого результата сами значения довольно низкие.

Результаты корреляционного анализа между ДКХ и климатическими рядами представлены на рис. 4. Если говорить об общности отклика у трех хронологий, то это связь прироста с температурой августа, причем для лиственницы это единственный статистически значимый отклик.

У тополя “окно” отклика становится шире и уже захватывает два месяца — не только август, но и июль. У березы самое широкое окно отклика по сравнению с остальными породами, и оно захватывает все три летних месяца. Отклик деревьев на изменчивость температуры вегетационного периода (с мая по август) тоже разный: у березы самая сильная связь, у тополя чуть слабее, а у лиственницы отсутствует совсем. Помимо летних температур, на прирост тополя отрицательно влияют температуры в феврале и апреле.

Реконструкция депонирования углерода

Между высотой деревьев и их диаметром обнаружена сильная, статистически значимая связь (рис. 5). Примечательно, что для каждой породы характерен свой, практически непересекающийся диапазон значений диаметров и высот. Стволы березы оказались самыми низкими и с наименьшим диаметром (до 21 см), тополя — самыми высокими (до 30 м), а лиственницы с самыми большими значениями диаметров (40–60 см). Из рис. 5 видно, что на площадке практически отсутствуют деревья с диаметром ствола от 21 до 30 см.

Используя данные о ширине годичных колец, были восстановлены исторические диаметры деревьев. Далее, с помощью аллометрических функций, были реконструированы значения надземной фитомассы за каждый год для отдельного керна или дерева (рис. 6). Сумма значений диаметров всех деревьев, деленная на площадь площадки, отражает временную изменчивость фитомассы и скорости депонирования углерода на исследуемой площадке (см. рис. 6). Судя по полученным данным, скорость депонирования углерода начала стремительно увеличиваться с 1910-х годов, достигнув максимума в 1950-х и 1960-х годах. После снижения скорости в 1990-х годах, с 2000-х годов наблюдается повторный рост скорости.

Таблица 3. Корреляционная матрица, полученная при сравнении сглаженных и не сглаженных рядов древесно-кольцевых хронологий

	E14BRW_сгл E14BRW	E14TRW_сгл E14TRW	E14LRW_сгл E14LRW
E14BRW_сгл E14BRW	1	0.35* 0.3*	0.17 0.16
E14TRW_сгл E14TRW	0.35* 0.3*	1	0.26* 0.18*
E14LRW_сгл E14LRW	0.17 0.16	0.26* 0.18*	1

Примечание: статистически значимые коэффициенты отмечены звездочкой ($N = 126$, $p < 0.05$).

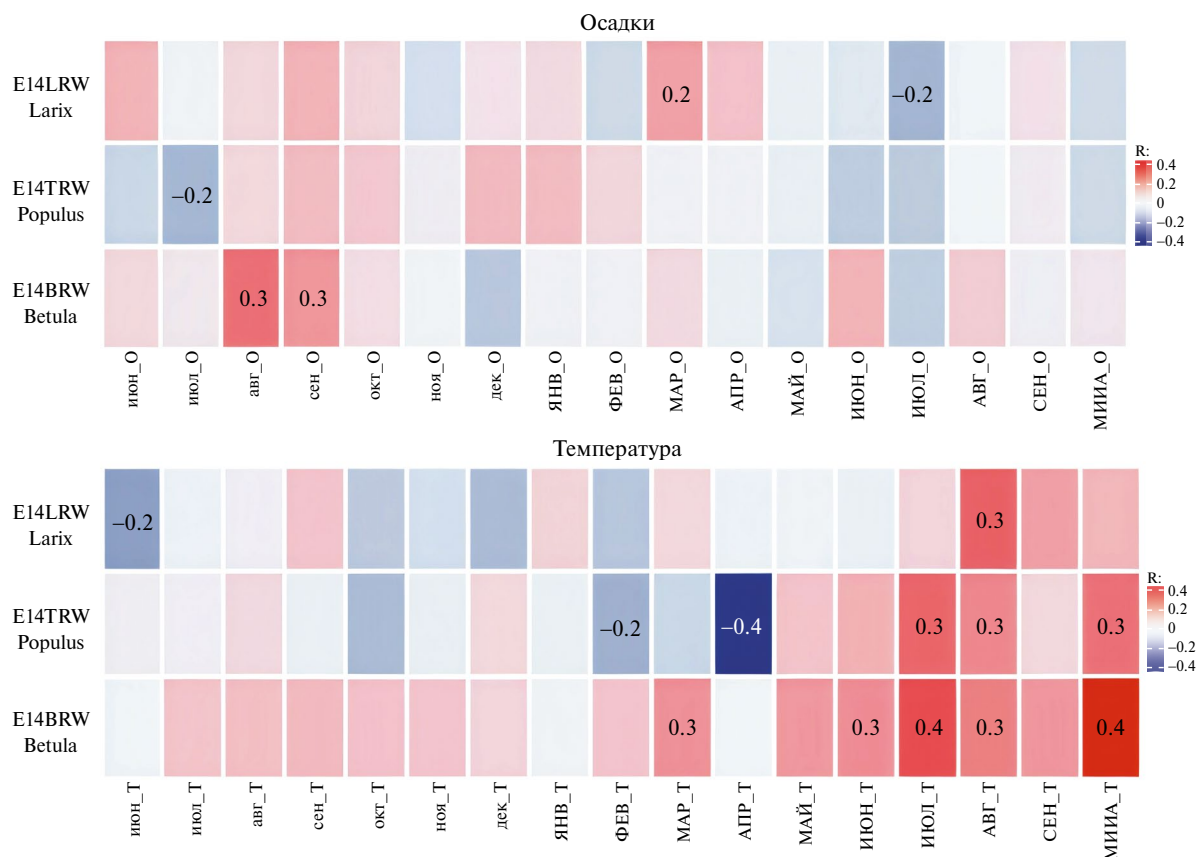


Рис. 4. Результаты корреляционного анализа, проведенного между хронологиями по ширине годичных колец лиственницы, тополя, березы и климатическими рядами наблюдений на метеостанции “Эссо” (1942–2022 гг.). Верхний рисунок — сравнение со среднемесячными значениями осадков, нижний — с температурой. Нижним регистром показаны месяцы предшествующего приросту года, верхним — текущего года. Цифрами показаны статистически значимые коэффициенты ($p < 0.05$, $N = 81$).

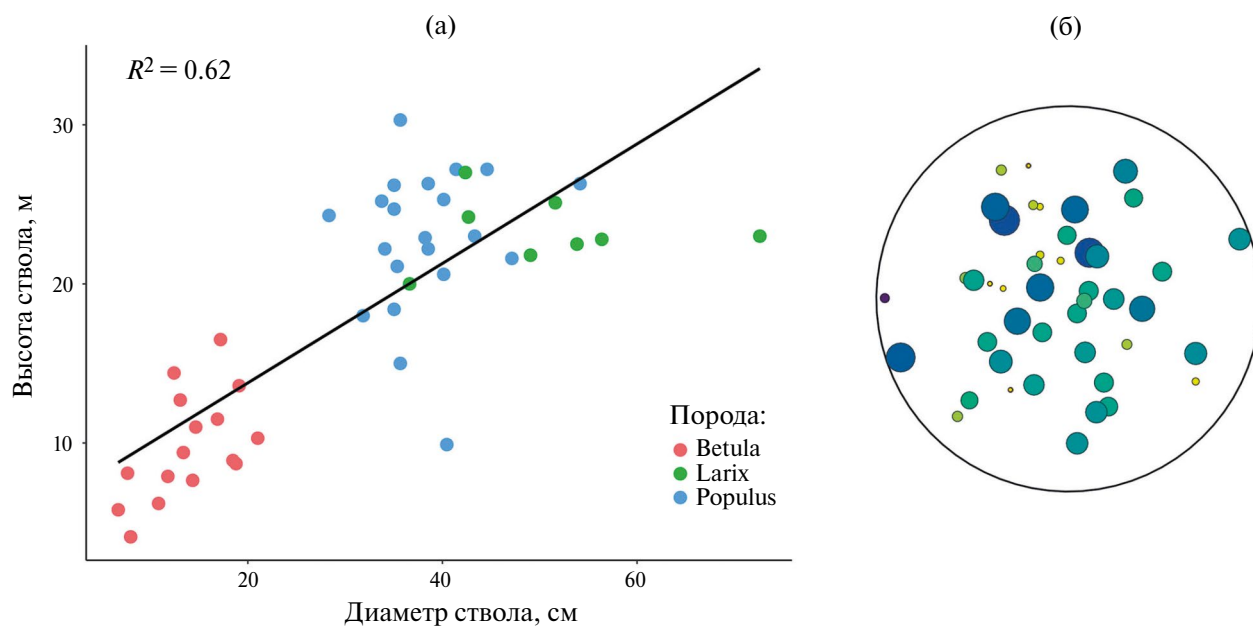


Рис. 5. Зависимость диаметров стволов деревьев от их высоты, измеренных на площадке E14L (а). Цветом выделены породы. Пробная площадка E14L с точками, обозначающими взаимное расположение исследуемых деревьев (б). Размер точек соответствует диаметру ствола, цвет — рассчитанной фитомассе. Самые низкие значения соответствуют желтому цвету, самые высокие — синему.

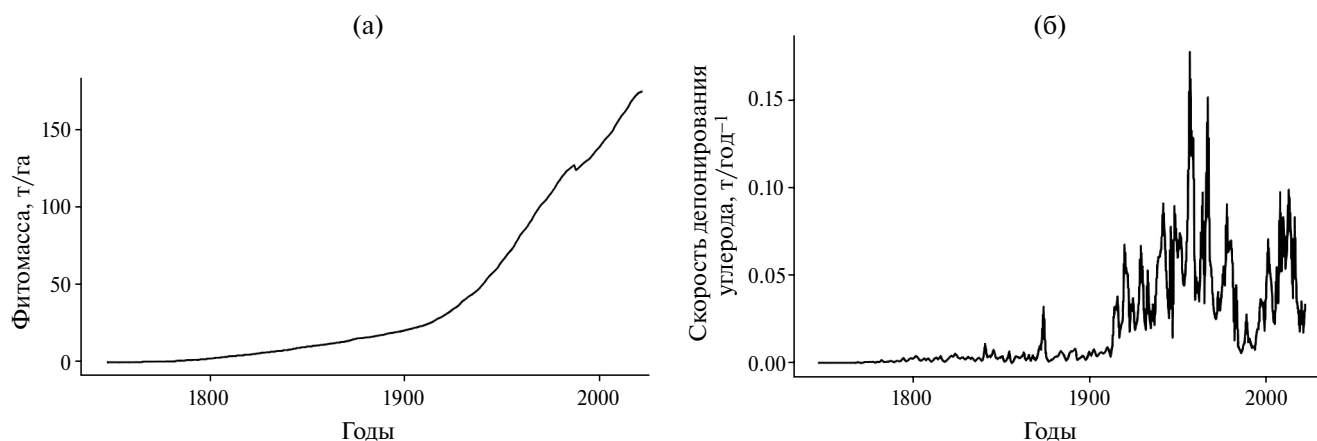


Рис. 6. Изменение надземной фитомассы древостоя (а); скорость депонирования углерода (б).

ОБСУЖДЕНИЕ

В работе представлены результаты применения дендрохронологического подхода для целей определения объема накопленной фитомассы лесного насаждения. Если говорить об источниках неопределенностей, влияющих на результат, то прежде всего стоит упомянуть проблему отсутствия инструментальных измерений фитомассы на Камчатке. Хотя первые упоминания об измерениях параметров древостоя, включая фитомассу каменной березы (Алексеев, Шамшин, 1972), лиственницы, тополя (Взнуздаев, Карпачевский, 1961; Зонн и др., 1963) можно найти в литературе, эти ряды остаются малочисленными и представлены в виде осреднений. О невысоком качестве измерений свидетельствует тот факт, что они были исключены из последней версии базы данных фитомассы лесов Евразии (Усольцев, 2023). Именно по этой причине для получения аллометрических функций были выбраны ближайшие точки с многочисленными измерениями фитомассы (Москалюк, 2015). Проверка правомерности применения данного подхода пока остается невозможной из-за отсутствия реальных наблюдений. В пользу такого подхода говорит единое расположение исследуемых территорий в одной климатической зоне.

Динамика запасов древостоя изменяется во времени в результате проявления двух процессов: прироста стволов отдельных деревьев и отмирания части деревьев в результате естественного изреживания (отпада) (Усольцев, 2016). Ограничением предлагаемого в данной работе метода является невозможность количественной оценки отпада деревьев.

Помимо этого, к неопределенностям метода следует отнести особенности пробной площади и динамику ее развития. В частности, отсутствие точных данных о прошлых антропогенных воздействиях — таких как рубки, пожары и иные вмешательства — существенно осложняет интер-

претацию дендрохронологических данных. Эти факторы могли влиять на структуру древостоя, изменяя соотношение и количество деревьев в сообществе, что, в свою очередь, отражается на оценках накопленной фитомассы. Отсутствие четкой информации о таких воздействиях увеличивает неопределенность результатов и требует осторожного подхода при их интерпретации.

Следует также учитывать, что расположение площадки на речной террасе не будет отражать региональные особенности произрастания деревьев на Камчатке. Выбор локации в данном регионе продиктован исключительной трудной доступностью. С одной стороны, расположение в Быстринском национальном парке предполагает ограниченное использование леса, с другой — близость поселка с большой долей вероятности оказала влияние на леса. Поэтому наши ряды могут быть использованы в глобальных предсказательных моделях с целью отразить больше локальные особенности, чем региональные. С другой стороны, пойменные леса из тополя душистого встречаются в виде узких полос для всей территории Камчатки (Терлецкая, 2013).

Дендрохронологические ряды, построенные в ходе данного исследования по расчету фитомассы, тоже достаточно уникальны. Целью большинства предшествующих дендрохронологических работ на Камчатке являлось построение климатических реконструкций, с чем и обусловлен выбор мест отбора образцов — чаще всего вблизи верхней границы леса [например, работы (Deck et al., 2017; Jacoby et al., 2004)]. В данной же работе, отбор древесных кернов произведен в необычной для дендроклиматологических исследований локации, а именно на дне речной террасы. Причем ввиду породного состава деревьев данного ландшафта нам удалось построить уникальную хронологию по ширине годичных колец тополя и сравнить ее отклик с хронологиями березы и лиственницы.

Сравнивая хронологии трех пород между собой, прежде всего можно отметить, что самый сильный межсерийный коэффициент корреляции у лиственницы — у нее самые узкие кольца. Примечательно, что R_{bar} никак не связан с климатической чувствительностью пород — у лиственницы с высоким R_{bar} — самые низкие корреляции с температурой воздуха, а у березы, наоборот, с низким R_{bar} самая высокая связь с температурами лета.

В целом отклик деревьев на летние температуры согласуется с результатами предыдущих дендроклиматических исследований. Однако отклик лиственницы на летнюю температуру значительно слабее, по сравнению с другими более высокими локациями (Долгова и др., 2023; Deck et al., 2017). Вероятнее всего, вместо летних температур на прирост лиственницы сильнее оказывает воздействие гидрологический режим.

У тополя, в отличие от лиственницы и березы, есть отрицательная связь с температурами воздуха в апреле. Механизм данного явления можно объяснить неблагоприятными условиями, возникающими в результате инициации роста

клеток во время ранневесенней оттепели, после которой следует похолодание.

Расчетные значения фитомассы были получены как с использованием данных о ширине годичных колец, так и с учетом таких параметров ствола как диаметр на высоте 1.3 м, измеренный в полевых условиях, и количество колец до сердцевины, оцененное в лабораторных условиях. В (Lockwood et al., 2021) рассмотрены ряды BAI, полученные с использованием только ширины годичных колец. Оказалось, что в случае асимметричного внутреннего строения ствола значения BAI сильно недооценивают диаметр ствола. В нашей работе точность оценки BAI высокая, поскольку в расчетах использованы диаметр и количество колец до сердцевины. Больше всего недостающих колец до сердцевины наблюдается у лиственницы — это связано с наличием гнили внутри стволов.

Сравнение скорости поглощения углерода древесной растительностью на площадке E14L со средними летними температурами воздуха свидетельствует о хорошей согласованности (рис. 7а). Так, все ряды имеют ярко выраженный

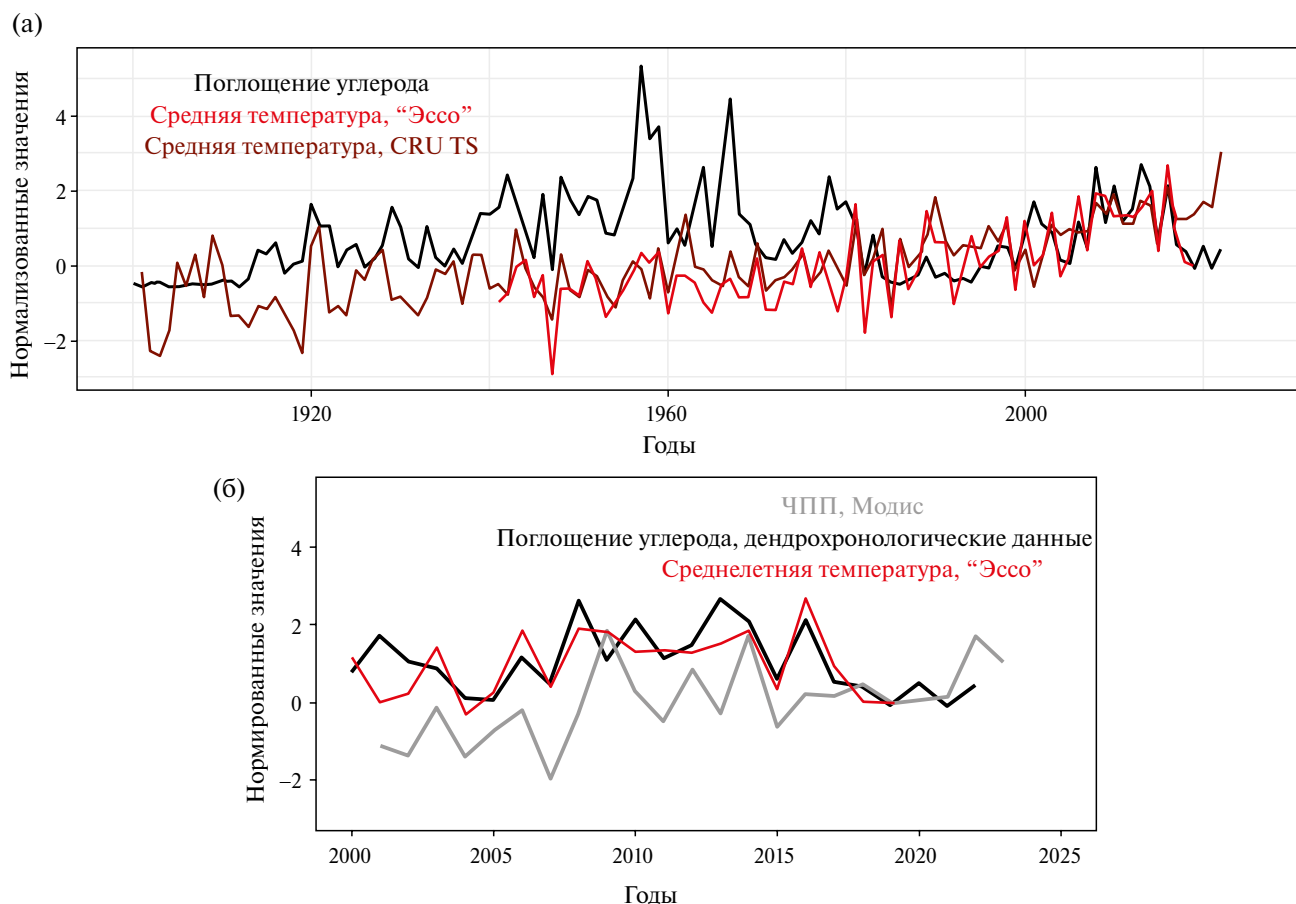


Рис. 7. Сравнение рядов скорости накопления углерода, восстановленного по дендрохронологическим данным: (а) со средней летней температурой воздуха, полученной на метеостанции "Эссо" и в точке сеточного архива CRU TS; (б) с чистой первичной продукцией, полученной по данным анализа спектрорадиометра Modis. Все ряды нормированы.

положительный тренд, начиная с конца 1960-х годов, т.е., наблюдаемое поглощение углерода древесной растительностью связано с увеличением температур. Стоит отметить, что за столетний период всего два сильных пика, наблюдавшиеся в 1950-х и 60-х годах, никак не связаны с изменчивостью летних температур. Это явление можно объяснить сильным антропогенным воздействием на лесной массив. Судя по данным из доступных литературных источников, район Эссо сильно пострадал от лесных пожаров в конце 1940-х годов и масштабного строительства лесовозных дорог в начале 1960-х годов (Мосолов, 2000; Doležal et al., 2004). Гибель деревьев приводит к увеличению освещенности для оставшегося древостоя, что, в свою очередь, приводит к резкому “всплеску” в приросте у оставшихся деревьев.

Одним из способов оценить достоверность полученных результатов — в условиях полного отсутствия инструментальных наблюдений — является сравнение с данными о чистой первичной продукции по данным спектрорадиометра Modis (рис. 76). За общий 22-летний период наблюдается высокая согласованность, единственный год, когда ряды ведут себя асинхронно — 2009 г.

ВЫВОДЫ

- Для того, чтобы реконструировать значения фитомассы необходимо иметь информацию об изменении диаметров стволов за каждый год восстановленные по ширине годовых колец и видоспецифичные региональные аллометрические зависимости.
- Реконструкция фитомассы получена по данным ширины годовых колец тополя, березы и лиственницы, ежегодный прирост которых зависит от изменчивости летних температур воздуха, а значит именно этот параметр определяет ход фитомассы.
- В реконструкции фитомассы обнаружено два периода времени — 1940-е и 1960-е годы, когда ее связь с температурой лета ослабевает. В работе показано, что на ход фитомассы в значительной степени могли оказать влияние рубки и пожары, зафиксированные в эти периоды времени в районе с. Эссо. Увеличение прироста, наблюдаемое у деревьев, возникли в ответ на увеличение освещенности в лесу из-за вырубок и пожаров.
- Ряды полученной в работе реконструкции фитомассы и чистой первичной продукции практически полностью совпадают за общий 22-летний период. Учитывая, что оба ряда получены независимыми друг от друга методами — на основе ширины годовых колец и данных

дистанционного зондирования земли, можно говорить о высокой достоверности предлагаемой в исследовании реконструкции.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при поддержке гранта РНФ № 22-17-00159, полевые работы частично проводились в рамках темы Государственного задания ИГ РАН № FMWS-2024-0004.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность В.Н. Михаленко, М.А. Воробьеву, Т.Г. Джалишвили, А.Я. Муравьеву за помощь при проведении полевых работ.

FUNDING

This work was supported by the Russian Scientific Foundation, project no. 22-17-00159. Fieldwork was partly conducted as part of the Institute of Geography RAS State Assignment, project no. FMWS-2024-0004.

ACKNOWLEDGMENT

The authors are grateful to V.N. Mikhalkenko, M.A. Vorobyov, T.G. Dzhilashvili, and A.Ya. Muravyov for their assistance in conducting the field work.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В.А., Шамшин В.А. Об экологии и структуре каменноберезовых лесов Камчатки // Ботанический журн. 1972. Т. 57. № 9. С. 1055–1068.
- Взнуздаев Н.А., Карпачевский Л.О. Характеристика водно-физических свойств и водного режима лесных почв Центральной части долины р. Камчатки (на примере Козыревского лесничества) // Почвоведение. 1961. № 10. С. 30–43.
- Долгова Е.А., Семеняк Н.С., Джалишвили Т.Г., Бичурин Р.Р., Соломина О.Н., Михаленко В.Н., Воробьев М.А. Дендроклиматические исследования на полуострове Камчатка: матер. науч. конф. (Москва, ноябрь 2023). М., 2023. 210 с.
- Завадская А.В., Николаева Е.А., Сажина В.А., Шпилевский Т.И., Шувалова О.А. Экономическая оценка природных ресурсов и экосистемных услуг Кроноцкого заповедника и Южно-Камчатского заказника. Петропавловск-Камчатский, 2017. 244 с.
- Зонн С.В., Карпачевский Л.О., Стефин В.В. Лесные почвы Камчатки. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 255 с.
- Камчатское управление по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды (2020). Краткое описание климатических особенностей полуострова Камчатка. <http://kammeteo.ru/gms9.html> (дата обращения 10 июня 2024 г.).

- Касаткин А.С., Жанабаева А.С., Иванов А.В., Пауков Д.В., Акимов Р.Ю. Надземная фитомасса деревьев в лесах южного Сихотэ-Алиня // Эко-потенциал. 2016. № 13. С. 32–36.
- Кнорре А.А. Интеграционные подходы и методы дендрохронологии в изучении динамических процессов наземных экосистем разного типа. Дисс. ... д-ра биол. наук. Красноярск: Сибирский фед. ун-т, 2022. 273 с.
- Москалюк Т.А. Фитомасса модельных деревьев как основа изучения биологической продуктивности лесов Магаданской области // Эко-потенциал. 2015. № 10. С. 18–24.
- Мосолов В.И. Сохранение диких северных оленей на Камчатке // Rangifer. 2000. С. 95–98.
- Нешатаева В.Ю. Растительность полуострова Камчатка. М.: Изд-во науч. изданий КМК, 2009. 537 с.
- Терлецкая А.Т. Растительный покров Дальнего Востока: учеб. пособие. Хабаровск: Изд-во Тихоокеанского гос. ун-та, 2013. С. 58–66.
- Усольцев В.А. Фитомасса модельных деревьев лесообразующих пород Евразии: база данных, климатически обусловленная география, таксационные нормативы. 2016. 336 с.
- Усольцев В.А. Фитомасса модельных деревьев для дистанционной и наземной таксации лесов Евразии. 2023. 324 с.
- Уткин А.И., Замолотчиков Д.Г., Честных О.В. Органический углерод лиственных лесов России // Хвойные бореальной зоны. 2003. Т. 21. № 1. С. 66–76.
- Федотов С.А., Масуренков Ю.П. Действующие вулканы Камчатки. В 2-х т. М.: Наука, 1991. 302 с.
- Швиденко А.З., Щепашенко Д.Г. Углеродный бюджет лесов России // Сибирский лесной журн. 2014. № 1. С. 69–92.
- Babst F., Poulter B., Trouet V., Tan K., Neuwirth B., Wilson R., Frank D. Site- and species-specific responses of forest growth to climate across the European continent // Global Ecology and Biogeography. 2013. Vol. 22. № 6. P. 706–717.
- Babst F., Bouriaud O., Alexander R., Trouet V., Frank D. Toward consistent measurements of carbon accumulation: A multi-site assessment of biomass and basal area increment across Europe // Dendrochronologia. 2014. Vol. 32. № 2. P. 153–161.
- Bakker J.D. A new, proportional method for reconstructing historical tree diameters // Canadian J. of Forest Research. 2005. Vol. 35. № 10. P. 2515–2520.
- Beer C., Reichstein M., Tomelleri E., Ciais P., Jung M., Carvalhais N., Papale D. Terrestrial gross carbon dioxide uptake: global distribution and covariation with climate // Science. 2010. Vol. 329. № 5993. P. 834–838.
- Bouriaud O., Bréda N., Dupouey J., Granier A. Is ring width a reliable proxy for stem-biomass increment? A case study in European beech // Canadian J. of Forest Research. 2005. Vol. 35. № 12. P. 2920–2933.
- Bunn A.G. A dendrochronology program library in R (dplR) // Dendrochronologia. 2008. Vol. 26 (2). P. 115–124.
- Deck C., Wiles G., Frederick S., Matsovsky V., Kuderina T., D'Arrigo R., Wiesenberger N. Climate response of larch and birch forests across an elevational transect and hemisphere-wide comparisons, Kamchatka Peninsula, Russian Far East // Forests. 2017. Vol. 8. № 9. P. 315–332.
- Doležal J., Ishii H., Vetrova V.P., Sumida A., Hara T. Tree growth and competition in a *Betula platyphylla*–*Larix cajanderi* post-fire forest in central Kamchatka // Annals of Botany. 2004. Vol. 94. № 3. P. 333–343.
- Harris I., Jones P.D., Osborn T.J., Lister D.H. Updated high-resolution grids of monthly climatic observations—the CRU TS3.10 Dataset // Int. J. of Climatology. 2014. Vol. 34 (3). P. 623–642.
- Holmes R.L. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement // Tree-Ring Bull. 1983. № 43. P. 69–78.
- IPCC I. Guidelines for national greenhouse gas inventories / National Greenhouse Gas Inventories Programme / H.S. Eggleston, L. Buendia, K. Miwa, T. Ngara, K. Tanabe (Eds.). Japan: IGES, 2006.
- Jacoby G., Solomina O., Frank D., Eremenko N., Arrigo R. Kunashir (Kuriles) Oak 400-year reconstruction of temperature and relation to the Pacific Decadal Oscillation // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2004. Vol. 209. № 1–4. P. 303–311.
- Kasischke E.S. Boreal ecosystems in the global carbon cycle // Fire, climate change, and carbon cycling in the boreal forest. NY: Springer, 2000. P. 19–30.
- Korneva I.A., Toropov P.A., Muraviev A.Y., Aleshina M.A. Climatic factors affecting Kamchatka glacier recession // Int. J. of Climatology. 2024. Vol. 44. № 2. P. 345–369.
- Larsson L. CooRecorder and Cdendro programs of the CooRecorder/Cdendro package version 7.6. 2013. <http://www.cybis.se/forfun/dendro/>
- Lockwood B.R., Maxwell J.T., Robeson S.M., Au T.F. Assessing bias in diameter at breast height estimated from tree rings and its effects on basal area increment and biomass // Dendrochronologia. 2021. Vol. 67. P. 125844.
- Martin P.H., Nabuurs G.J., Aubinet M., Karjalainen T., Vine E.L., Kinsman J., Heath L.S. Carbon sinks in temperate forests // Annual Review of Energy and the Environment. 2001. Vol. 26. № 1. P. 435–465.
- Suzuki H. Estimation of aboveground and belowground carbon stock in a forest of Northern Hokkaido. Poc. Doc, Hokkaido Univ., Japan. 2012.
- Takagi K., Kotsuka C., Fukuzawa K., Kayama M., Makoto K., Watanabe T., et al. Allometric relationships and carbon and nitrogen contents for three major tree species (*Quercus crispula*, *Betula ermanii*, and *Abies sachalinensis*) in Northern Hokkaido, Japan // Eurasian J. of Forest Research. 2010. Vol. 13. № 1. P. 1–7.

- Running S., Zhao M. MODIS/Terra Net Primary Production Gap-Filled Yearly L4 Global 500m SIN Grid V061. 2021, distributed by NASA EOSDIS Land Processes Distributed Active Archive Center. <https://doi.org/10.5067/MODIS/MOD17A3HGF.061> (accessed 10.10.2024).
- Usoltsev V.A., Chasovskikh V.P., Bogoslovskaya O.A., Noritsina Yu.V., Galako V.A., Terekhov G.G. Estimating Forest Carbon Stock in Alpine and Arctic Ecotones of the Urals // *Siberian J. of Forest Sci.* 2014. № 5. P. 77–92.
- Wigley T.M., Briffa K.R., Jones P.D. On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology // *J. of Applied Meteorology and Climatology*. 1984. Vol. 23. № 2. P. 201–213.
- Zang C., Biondi F. Treeclim: an R package for the numerical calibration of proxy-climate relationships // *Ecography*. 2015. Vol. 38 (4). P. 431–436. <http://cran.r-project.org/>
- Zianis D. Predicting mean aboveground forest biomass and its associated variance // *Forest Ecology and Management*. 2008. Vol. 256. № 6. P. 1400–1407.

Assessment of Mixed Forest Stand Biomass in Kamchatka Using Tree-Rings

E. A. Dolgova^{a,*}, I. S. Bushueva^{a,**}, R. R. Bichurin^{a,***}, V. V. Matskovsky^{a,****},
V. V. Kuznetsova^{a,*****}, and N. S. Semenyak^{a,*****}

^a*Institute of Geography, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

*e-mail: dolgova@igras.ru

**e-mail: bushueva@igras.ru

***e-mail: terpomo@bk.ru

****e-mail: matskovsky@igras.ru

*****e-mail: kuznetsova@igras.ru

*****e-mail: semenyak@igras.ru

In this study, the results of tree-ring based biomass reconstruction as well as carbon uptake of Kamchatka forest stands are presented. Up till now, there are no biomass instrumental measurements available for the Kamchatka Peninsula that could be used to develop species-specific regional allometric models. The problem of lack of data was solved by using measurement series from nearby areas (Magadan oblast and the Sikhote-Alin Mountains). The biomass reconstruction is based on the tree-ring width chronologies of poplar, birch, larch and trunk diameters measured in the field. The results show that the biomass variation is determined by two parameters: summer air temperatures variations and the anthropogenic factor. Positive response of all tree-ring width chronologies to summer air temperatures is strong evidence of the contribution of this parameter to the variability of biomass. It was found that the relationship between biomass and temperature weakened in the 1940s and 1960s, when the recorded vast logging and fires in the area of the Esso settlement led to an increase in tree growth due to an increase in light availability. The reconstructed biomass and net primary production series almost completely coincide for a whole common 22-year period. Considering that both series were obtained by independent methods — based on the tree-ring width and remote sensing data, the tree-ring based biomass reconstruction is highly reliable. Short series of net primary production data obtained from remote sensing do not allow us to assess past long-term changes, since it covers only the last decades, while the tree-rings can provide the biomass estimate for several centuries.

Keywords: dendrochronology, Kamchatka, biomass, climatic response function, net primary production, remote sensing data, MODIS

REFERENCES

- Alekseev V.A., Shamshin V.A. About the ecology and structure of stone birch forests of Kamchatka. *Botan Zh.*, 1972, vol. 57, no. 9, pp. 1055–1068. (In Russ.).
- Babst F., Poulter B., Trouet V., Tan K., Neuwirth B., Wilson R., Frank D. Site- and species-specific responses of forest growth to climate across the European continent. *Global Ecol. Biogeogr.*, 2013, vol. 22, no. 6, pp. 706–717.
- Babst F., Bouriaud O., Alexander R., Trouet V., Frank D. Toward consistent measurements of carbon accumulation: A multi-site assessment of biomass and basal area increment across Europe. *Dendrochron.*, 2014, vol. 32, no. 2, pp. 153–161.
- Bakker J.D. A new, proportional method for reconstructing historical tree diameters. *Can. J. For. Res.*, 2005, vol. 35, no. 10, pp. 2515–2520.

- Beer C., Reichstein M., Tomelleri E., Ciais P., Jung M., Carvalhais N., Papale D. Terrestrial gross carbon dioxide uptake: global distribution and covariation with climate. *Sci.*, 2010, vol. 329, no. 5993, pp. 834–838.
- Bouriaud O., Bréda N., Dupouey J., Granier A. Is ring width a reliable proxy for stem-biomass increment? A case study in European beech. *Can. J. For. Res.*, 2005, vol. 35, no. 12, pp. 2920–2933.
- Brief description of the climatic features of the Kamchatka Peninsula. Available at: <http://kammeteo.ru/gms9.html> (accessed: 10.06.2024). (In Russ.).
- Bunn A.G. A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochron.*, 2008, vol. 26, no. 2, pp. 115–124.
- Deck C., Wiles G., Frederick S., Matsovsky V., Kuderina T., D'Arrigo, Wiesenber N. Climate response of larch and birch forests across an elevational transect and hemisphere-wide comparisons, Kamchatka Peninsula, Russian Far East. *Forests*, 2017, vol. 8, no. 9, pp. 315–328.
- Doležal J., Ishii H., Vetrova V.P., Sumida A., Hara T. Tree growth and competition in a *Betula platyphylla*–*Larix cajanderi* post-fire forest in central Kamchatka. *An. Botan.*, 2004, vol. 94, no. 3, pp. 333–343.
- Dolgova E.A., Semenyak N.S., Dzhalishvili T.G., Bichurin R.R., Solomina O.N., Mihalenko V.N., Vorob'ev M.A. Dendroclimatic research on the Kamchatka Peninsula. In *Materialy XV molodezhnoi nauchnoi shkoly-konferentsii "Meridian": issledovaniya prirody i obshchestva v usloviyakh global'nykh transformatsii* [Proc. of the 15th Youth Sci. School-Conf. "Meridian": Research on Nature and Society in the Context of Global Transformations]. Moscow, 2023, pp. 63–69. (In Russ.).
- Fedotov S.A., Masurenkov Yu.P. *Deistvuyushchie vulkany Kamchatki. T. 2* [Active Volcanoes of Kamchatka. Vol. 2]. Moscow: Nauka Publ., 1991. 302 p.
- Harris I., Jones P.D., Osborn T.J., Lister D.H. Updated high-resolution grids of monthly climatic observations—the CRU TS3. 10 Dataset. *Int. J. Climatol.*, 2014, vol. 34, no. 3, pp. 623–642.
- Holmes R.L. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bull.*, 1983, no. 43, pp. 69–78.
- IPCC 2006. *Guidelines for national greenhouse gas inventories*. Prepared by the National Greenhouse Gas Inventories Programme. Eggleston H.S., Buendia L., Miwa K., Ngara T., Tanabe K., Eds. Japan: IGES, 2006.
- Jacoby G., Solomina O., Frank D., Eremenko N., Arrigo R. Kunashir (Kuriles) Oak 400-year reconstruction of temperature and relation to the Pacific Decadal Oscillation. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 2004, vol. 209, no. 1-4, pp. 303–311.
- Kasatkin A.S., Zhanabaeva A.S., Ivanov A.V., Paukov D.V., Akimov R.Yu. Aboveground phytomass of trees in the forests of the southern Sikhote-Alin. *Eko-Potents.*, 2016, vol. 1, no. 13, pp. 32–36. (In Russ.).
- Kasischke E.S. Boreal ecosystems in the global carbon cycle. In *Fire, Climate Change, and Carbon Cycling in the Boreal Forest*. New York: Springer, 2000, pp. 19–30.
- Knorre A.A. Integrated approaches and methods of dendrochronology in the study of dynamic processes in terrestrial ecosystems of different types. *Dr. Sci. (Biol.) Dissertation*. Krasnoyarsk: Sib. Fed. Univ., 2022. 273 p.
- Korneva I., Toropov P., Muraviev A., Aleshina M. Climatic factors affecting Kamchatka glacier recession. *Int. J. Climatol.*, 2024, vol. 44, no. 2, pp. 345–369.
- Larsson L. CooRecorder and Cdendro programs of the CooRecorder/Cdendro package version 7.6, 2013. Available at: <http://www.cybis.se/forfun/dendro/> (accessed: 10.06.2024).
- Lockwood B., Maxwell J., Robeson S., Au T. Assessing bias in diameter at breast height estimated from tree rings and its effects on basal area increment and biomass. *Dendrochron.*, 2021, vol. 67, art. 125844.
- Martin P., Nabuurs G., Aubinet M., Karjalainen T., Vine E., Kinsman J., Heath L. Carbon sinks in temperate forests. *Annu. Rev. Energy Env.*, 2001, vol. 26, no. 1, pp. 435–465.
- Moskalyuk T.A. Biomass of model trees as a basis for studying the biological productivity of forests in the Magadan region. *Eko-Potents.*, 2015, vol. 2, no. 10, pp. 18–24. (In Russ.).
- Mosolov V.I. Conservation of wild reindeer in Kamchatka. *Rangifer.*, 2000, no. 12, pp. 95–98. (In Russ.).
- Neshataeva V.Yu. *Rastitel'nost' poluoostrova Kamchatka* [Vegetation of the Kamchatka Peninsula]. Moscow, 2009. 537 p.
- Pleshikov F.I., Vaganov E.A., Vedrova E.F. *Lesnye ekosistemy Eniseiskogo meridiana* [Forest Ecosystems of the Yenisei Meridian]. Novosibirsk, 2002. 356 p.
- Running S., Zhao M. MODIS/Terra Net Primary Production Gap-Filled Yearly L4 Global 500m SIN Grid V061. 2021, distributed by NASA EOSDIS Land Processes Distributed Active Archive Center Available at: <https://doi.org/10.5067/MODIS/MOD17A3HGF.061> (accessed: 10.10.2024).
- Shvidenko A.Z., Shchepashchenko D.G. Carbon budget of Russian forests. *Sibir. Lesn. Zh.*, 2014, no. 1, pp. 69–92. (In Russ.).
- Suzuki H. *Estimation of aboveground and belowground carbon stock in a forest of Northern Hokkaido*. Masterapost, Hokkaido University. 2012.
- Takagi K., Kotsuka C., Fukuzawa K., Kayama M., Makoto K., Watanabe T., Nomura M., Fukazawa T., Takahashi H., Hojyo H., Ashiya D., Naniwa A., Sugata S., Kamiura T., Sugishita Y., Sakai R., Ito K., Kobayashi M., Maebayashi M., Mizuno M., Murayama T., Kinoshita K., Fujiwara D., Hashida S., Shibata H., Yoshida T., Sasa K., Saigusa N., Fujinuma Y., Akibayashi Y. Allometric relationships and carbon and nitrogen contents for three major tree

- species (*Quercus crispula*, *Betula ermanii*, and *Abies sachalinensis*) in Northern Hokkaido, Japan. *Eur. J. For. Res.*, 2010, vol. 13, no. 1, pp. 1–7.
- Terletskaya A.T. *Rastitel'nyi pokrov Dal'nego Vostoka* [Vegetation Cover of the Far East]. Khabarovsk: Izd-vo Tikhookean. Gos. Univ, 2013. 115 p.
- Usoltsev V.A. *Fitomassa model'nykh derev'ev lesoobrazuyushchikh porod Evrazii: baza dannykh, klimaticheski obuslovlennaya geografiya, taksatsionnye normativy* [Biomass of Model Trees of Forest-Forming Species of Eurasia: Database, Climatically Determined Geography, Taxation Standards]. Ekaterinburg, 2016. 336 p.
- Usoltsev V.A. *Fitomassa model'nykh derev'ev dlya distantsionnoi i nazemnoi taksatsii lesov Evrazii* [Biomass of Model Trees for Remote and Ground-Based Forest Assessment of Eurasia]. Ekaterinburg, 2023. 324 p.
- Usoltsev V.A., Chasovskikh V.P., Bogoslovskaya O.A., Noritsina Yu.V., Galako V.A., Terekhov G.G. Estimating Forest Carbon Stock in Alpine and Arctic Ecotones of the Urals. *Sib. J. For. Sci.*, 2014, no. 5, pp. 77–92.
- Utkin A.I., Zamolodchikov D.G., Chestnykh O.V. Organic carbon of larch forests in Russia. *Khvoin. Boreal'n. Zony*, 2003, vol. 21, no. 1, pp. 66–76. (In Russ.).
- Vznuzdaev N.A., Karpachevskii L.O. Characteristics of the water-physical properties and water regime of forest soils in the central part of the Kamchatka River valley (using the Kozyrevsky forestry as an example). *Pochvoved.*, 1961, no. 10, pp. 30–43. (In Russ.).
- Wigley T.M., Briffa K.R., Jones P.D. On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. *J. Appl. Met. Clim.*, 1984, vol. 23, no. 2, pp. 201–213.
- Zang C., Biondi F. Treeclim: an R package for the numerical calibration of proxy-climate relationships. *Ecography*, 2015, vol. 38, no. 4, pp. 431–436.
- Zavadskaya A., Nikolaeva E., Sazhina V., Shpilenok T., Shuvalova O. *Ekonomicheskaya otsenka prirodnnykh resursov i ekosistemnykh uslug Kronotskogo zapovednika i Yuzhno-Kamchatskogo zakaznika* [Economic Assessment of Natural Resources and Ecosystem Services of the Kronotsky Nature Reserve and the South Kamchatka Nature Reserve]. Petropavlovsk-Kamchatskii: Kamchatpress Publ., 2017. 244 p.
- Zianis D. Predicting mean aboveground forest biomass and its associated variance. *For. Ecol. Manage.*, 2008, vol. 256, no. 6, pp. 1400–1407.
- Zonn S.V., Karpachevskii L.O., Stefin V.V. *Lesnye pochvy Kamchatki* [Forest Soils of Kamchatka]. Moscow, 1963. 255 p.