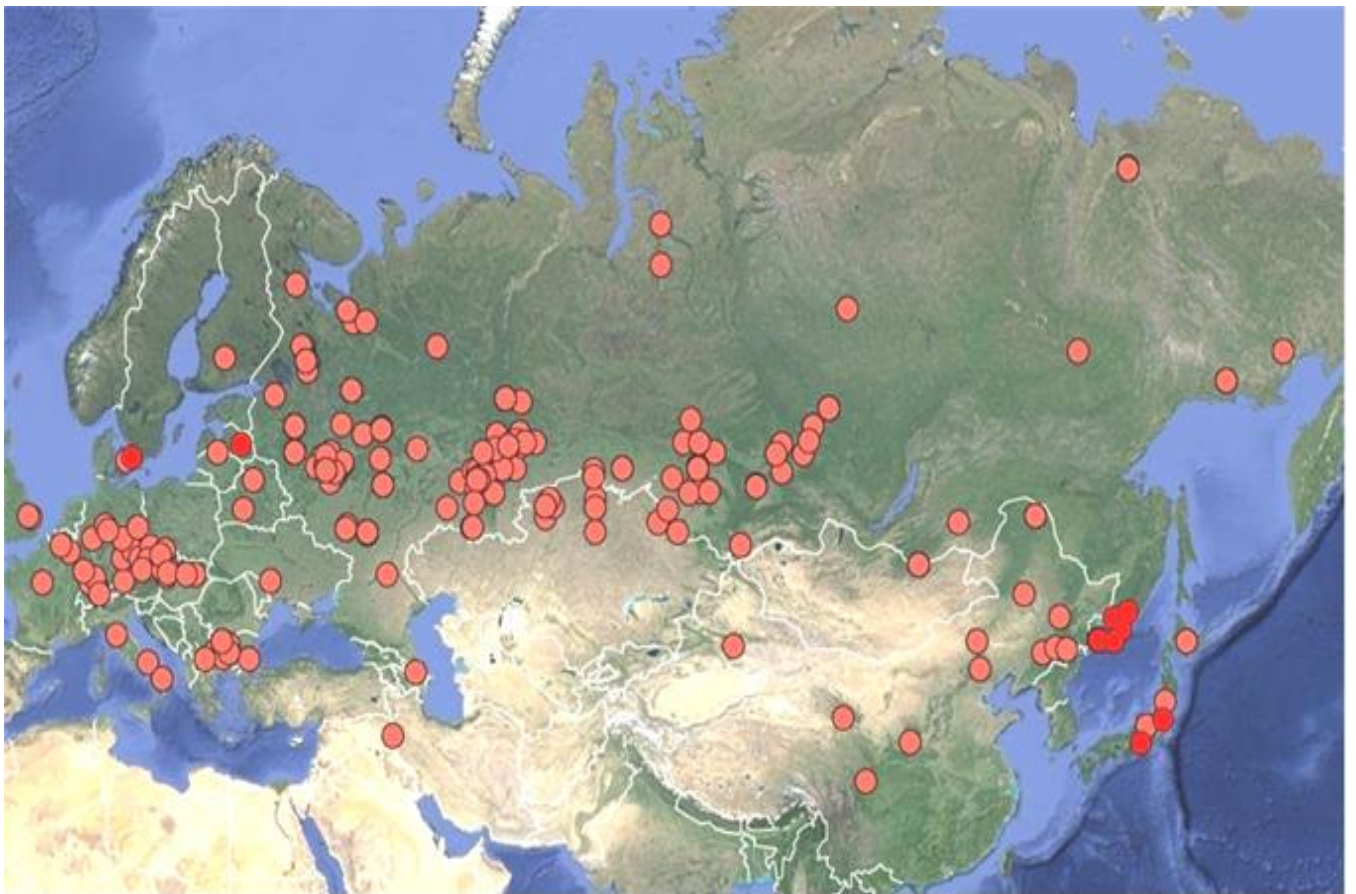


**БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ
ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ
В КЛИМАТИЧЕСКОМ КОНТЕКСТЕ ЕВРАЗИИ**



МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
«Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук»

И.С. Цепордей

**БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ
ВИДОВ В КЛИМАТИЧЕСКОМ КОНТЕКСТЕ ЕВРАЗИИ**

Монография

Екатеринбург
2023

УДК 630*52:630*174.754+303.732

ББК

У76

Рецензенты:

кафедра лесоводства и лесопаркового хозяйства Оренбургского государственного аграрного университета;

Иванова Н. С. – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Ботанического сада УрО РАН

Научный редактор – доктор сельскохозяйственных наук, профессор Усольцев В.А.

Цепордей, И.С.

Биологическая продуктивность лесообразующих видов в климатическом контексте Евразии / И.С. Цепордей. – Екатеринбург: Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук, 2023. – 1 электрон. опт. диск (CD-ROM). Мин. системные требования: IBM IntelCeleron; Microsoft Windows XP SP3; 2,37 Мб. Видеосистема Intel HD Graphics; дисковод, мышь. – Загл. с экрана.

ISBN 978-5-8295-0860-9

В монографии впервые разработаны всеобщие аллометрические модели фитомассы деревьев лесообразующих родов Евразии, применимые для наземной и лидарной таксации и дающие возможность оценки фитомассы и углеродных пулов на уровне древостоев по данным перечета деревьев на пробных площадях в лесах Евразии. Разработаны регрессионные модели для нескольких уровней продукционных показателей лесообразующих родов Евразии, чувствительные к изменению температур и осадков и доказывающие всеобщность характера действия закона лимитирующего фактора Либиха-Шелфорда на биологическую продуктивность лесообразующих видов (родов) на трансконтинентальном уровне. Показана возможность и перспективность использования закономерностей изменения показателей биологической продуктивности деревьев и древостоев, полученных в территориальных градиентах температур и осадков, для прогнозирования названных показателей при предполагаемых темпоральных (временных) климатических изменениях.

Для специалистов в области разработки и прогнозирования последствий изменения климата на лесные экосистемы, разработки систем лесного мониторинга и экологических программ разного уровня, а также для преподавателей, аспирантов и студентов по специальности «лесное хозяйство».

Издается по решению ученого совета Ботанического сада УрО РАН.

© ФГБУН «Ботанический сад УрО РАН», 2023

© Цепордей И.С., 2023

ВВЕДЕНИЕ

Большинство экологических проблем, с которыми сталкивается человеческое общество, могут быть решены только в экосистемном и даже глобальном масштабах. Соответственно, экологические исследования интенсивно развиваются в направлении макроуровня. В связи с быстрым развитием сетей наблюдений и информационных технологий система наземного наблюдения с использованием космических аппаратов становится важной особенностью мониторинга экосистем в новую эпоху. С постепенным формированием глобальных систем наблюдений нового поколения и быстрым расширением массива разнородных данных из нескольких источников экология вступила в эпоху больших данных, большой науки и больших теорий (Niu et al., 2020). Область исследований в направлении интеграции экологических больших данных получила название интегративной экологии. Предполагается, что на фоне глобальных изменений и быстрого развития больших данных интегративная экология будет широко применяться и развиваться для обеспечения устойчивого развития человеческого общества (Черных, Сысуев, 2000; Song et al., 2019; Niu et al., 2020).

Лесным экосистемам, как поглотителям атмосферного углерода, отводится важная роль в стабилизации климата. Способность лесов изымать из атмосферы углерод и продуцировать органическое вещество является основой их функционирования (Дылис, 1978). Леса играют жизненно важную роль в смягчении последствий изменения климата, поглощая CO_2 и накапливая его в фитомассе, и тем самым способствуют глобальному регулированию климата (Карелин и др., 1995; Гитарский и др., 2002; Чебакова, 2006; Комаров и др., 2007; Базилевич, Титлянова, 2008; Голубятников, Денисенко, 2009; Коломыц, 2020; He et al., 2022). Необходимость лучшего понимания вызванных климатом изменений в динамике растительности требует точных оценок изменений фитомассы в разных регионах и во времени (Delcourt, Veraverbeke, 2022). Особенно важны адекватная оценка лесной фитомассы и количественное определение воздействия на нее биотических и абиотических факторов (Поздняков и др., 1969; Молчанов, 1971; Смирнов, 1971; Казимиров, Морозова, 1973; Габеев, 1976; Уткин и др., 1982; Москалюк, 1984;

Алексеев, Бердси, 1994; Нагимов, 2000; Габделхаков, 2001; Курбанов, 2002; Бабич и др., 2004; Щепашенко, 2005; Лакида и др., 2006; Бобкова и др., 2014; Lakida et al., 2018). Необходимы сведения о том, как изменяются фитомасса и углерод депонирующая способность лесов в трансконтинентальных климатических градиентах (Vose et al., 2012).

В конце XIX в. В. В. Докучаевым (1899) были впервые показаны взаимосвязи живых организмов с окружающей средой в различных природных зонах. Первые попытки связать продуктивность лесных насаждений с интегральными климатическими индексами (Weck, 1954; Paterson, 1962) были выполнены на глобальном уровне. В интегрированном климатическом индексе объединялось несколько климатических показателей в предположении, что вклады всех факторов одинаковые, что не соответствовало действительности. Учет влияния отдельных климатических факторов на продуктивность растительного покрова был выполнен А. А. Григорьевым и М. И. Будыко (1956) при выводе периодического закона географической зональности. Они исходили из того, что условия увлажнения в пределах одного широтного пояса определяют продуктивность растительного покрова (Базилевич и др., 1968). Х. Лит (1974) на планетарном уровне показал наличие парных зависимостей первичной продукции от температуры и осадков. Они были повторены коллективом авторов (Luyssaert et al., 2007) на глобальной базе данных 8 основных биомов суши, но проследить чёткие связи с температурой и осадками стало невозможно (рисунок 1).

Причина данной неопределенности, по-видимому, состоит в том, что в случае, когда игнорируются существенные, определяющие продуктивность факторы, увеличение числа наблюдений не даёт эффекта. Такими неучтёнными факторами в данном случае являются основные морфометрические (таксационные) показатели лесных фитоценозов, которые варьируют в естественных условиях в широком диапазоне, перекрывающем диапазон варьирования лесной продукции под влиянием собственно температуры и осадков.

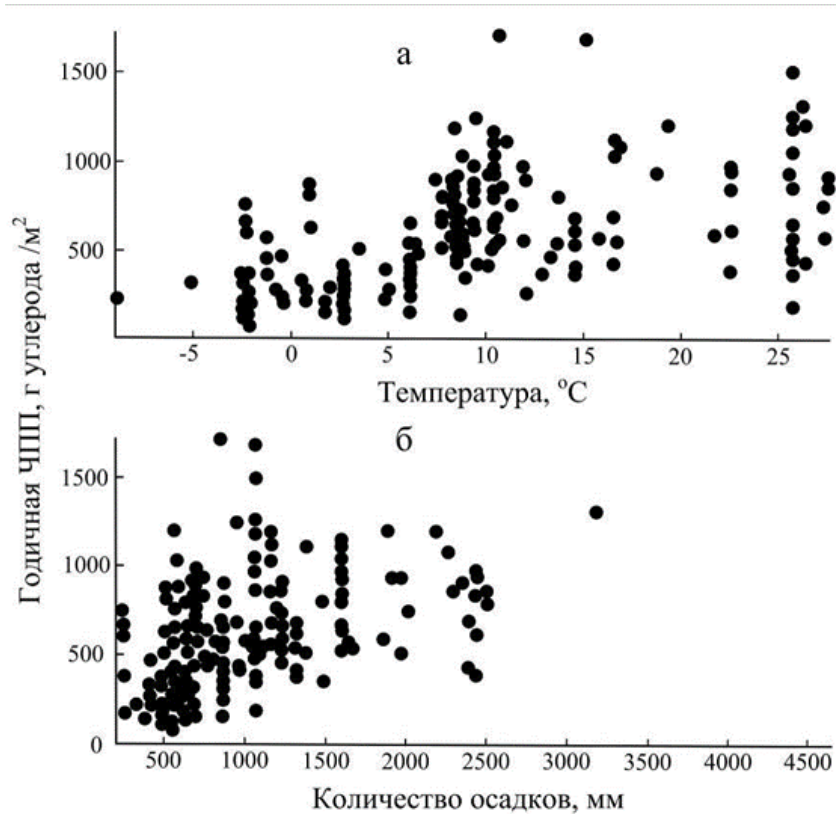


Рисунок 1 – Зависимость годичной чистой первичной продукции (ЧПП) по углероду по данным 513 местообитаний 8 биомов Земного шара от среднегодовой температуры (а) и среднегодового количества осадков (б) (Luysaert et al., 2007)

На планетарном уровне приводятся распределения данных годичной надземной продукции и показывается ее очевидное снижение от экватора к полюсам, но всё это обезличено по породному составу, и в результате варьирование чрезвычайно высокое (рисунок 2).

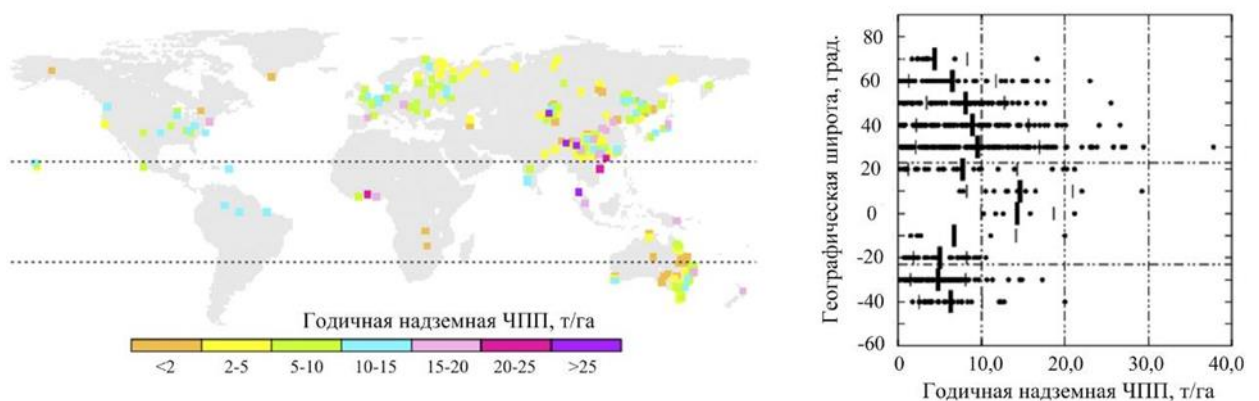


Рисунок 2 – Глобальное распределение годичной надземной продукции спелых насаждений планетарных лесов (Huston, Wolverton, 2009)

Известно действие принципа лимитирующего фактора на территории Евразии, согласно которому на севере европейской части России фактором, лимитирующим продуктивность насаждений, является тепло, а на юге – влага (Молчанов, 1976). На полярном пределе распространения березы в Сибири лимитирующим фактором является температура, но по мере продвижения к югу дефицит тепла снижается и возрастает роль дефицита увлажнения. При этом смена лимитирующего фактора происходит в подзоне средней тайги (Фонти, 2020).

В подобных случаях анализ ведется в 2-мерном пространстве, т. е. на плоскости, когда не анализируется влияние на продуктивность тепла и осадков одновременно. Иными словами, когда на северной части ареала продуктивность лимитируется нехваткой тепла, мы не знаем, как в ортогональном направлении влияет и влияет ли на продуктивность влагообеспеченность, а после перехода через «красную линию» в южную часть ареала, когда возрастает роль увлажнения, мы не знаем, как влияет здесь на продуктивность в ортогональном направлении температура.

Модели годичного прироста древостоев по запасу, выполненные на региональном уровне, включают две климатические переменные – температуру и осадки (Pretzsch, 2009; Socha, 2012). Модели показывают, насколько изменяется прирост запаса в территориальном градиенте температур при неизменных осадках и насколько изменяется прирост в территориальном градиенте осадков при неизменной температуре. Однако модели не предполагают оценки прироста с учетом взаимодействия температур и осадков.

Наличие широко представленных данных для всех видов лиственниц в пределах рода – от лиственницы сибирской на северо-западе и лиственницы Гмелина на северо-востоке до лиственниц Мастерса и гималайской на юго-западе (рисунок 3) дало возможность китайским ученым разработать модель изменения надземной фитомассы дерева в двух градиентах одновременно, т. е. в территориальных градиентах температур и осадков с учетом размера дерева, т. е. его диаметра ствола (Zeng et al., 2017).

Эта модель, чувствительная к изменению климата (climate-sensitive model)

показывает, насколько изменяется фитомасса равновеликих деревьев рода *Larix* в территориальном градиенте температур при неизменных осадках и насколько изменяется фитомасса в территориальном градиенте осадков при неизменной температуре. Однако модель не предполагает оценки фитомассы с учетом взаимодействия территориально распределенных температур и осадков, и ее действие ограничено территорией Китая.

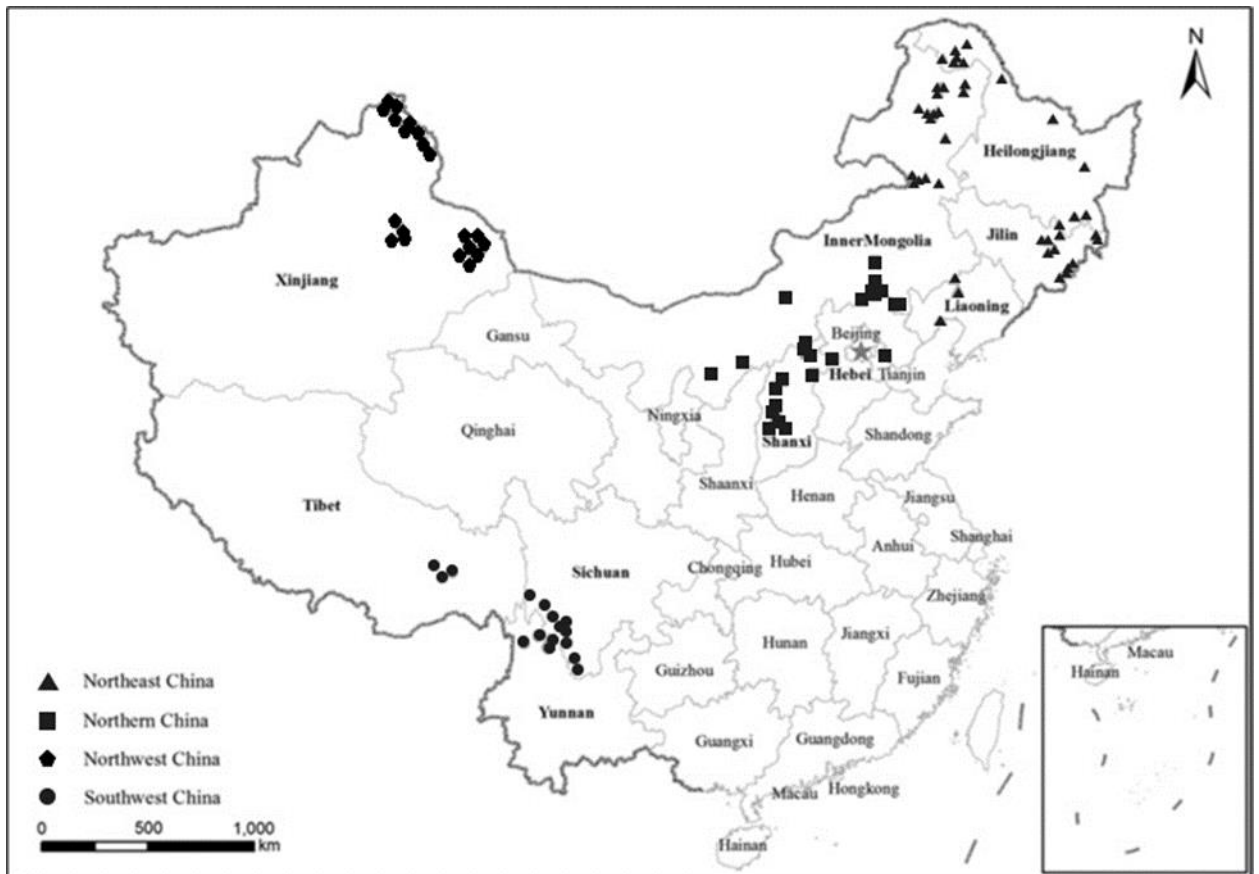


Рисунок 3 – Распределение пробных площадей с данными о фитомассе деревьев рода *Larix L.* на территории Китая (Zeng et al., 2017)

Наличие эффекта взаимодействия температур и осадков при оценке радиального прироста впервые было выявлено в болотных сосняках Западной Сибири (Глебов, Литвиненко, 1976). Классический регрессионный анализ предполагает наличие ортогональности (отсутствия взаимосвязи) независимых переменных. В упомянутых выше моделях предполагалась подобная ортогональность действия температур и осадков. В реальных же условиях ортогональность природой не соблюдается, и температура с осадками действуют на продуктивность взаимосвязанно. Для болотных сосняков получена модель для прогнозирования радиального

прироста, в которой учтено совместное действие независимых переменных температур и осадков в виде их произведения, которое в модели имеет знак плюс. Согласно полученной модели, при годовых осадках 400 мм с ростом температур годичный прирост в сосняке снижается, но по мере увеличения осадков до 600 мм закономерность сменяется на противоположную, и прирост в том же диапазоне температур увеличивается. Это означает, что в соответствии с принципом Либиха-Шелфорда при низком уровне осадков (400 мм) прирост лимитируется повышенной температурой, а при высоком уровне осадков (600 мм) прирост лимитируется дефицитом тепла (Глебов, Литвиненко, 1976). Однако в этом случае моделируется только радиальный прирост ствола, а действие модели ограничено локальными условиями болотных сосняков Западной Сибири.

Наличие трех баз данных, сформированных для количественных и качественных показателей фитомассы лесобразующих видов Евразии (Usoltsev, 2020 а, б, с), дали возможность исследовать названные показатели в трансконтинентальных климатических градиентах.

Целью исследования является разработка трансконтинентальных моделей количественных и качественных показателей фитомассы деревьев и древостоев лесобразующих видов Евразии, чувствительных к изменению температур и осадков в их взаимодействии.

В связи с поставленной целью конкретными задачами исследования были:

1) разработать всеобщие аллометрические модели фитомассы лесобразующих родов Евразии, применимые для наземной и лидарной таксации и выполнить ранжирование родов по фракциям фитомассы;

2) разработать регрессионные модели для нескольких уровней продукционных показателей лесобразующих родов Евразии, чувствительные к изменению температур и осадков в контексте принципа лимитирующего фактора Либиха-Шелфорда:

- надземной фитомассы деревьев для традиционной наземной таксации;
- надземной фитомассы деревьев для лазерного зондирования;
- надземной фитомассы древостоев для наземной таксации;

– относительных показателей фитомассы деревьев и древостоев (продуктивность ассимиляционного аппарата, отношение массы корней к надземной и плотность охвоения побегов);

– квалитетических показателей фитомассы (базисная плотность и содержание сухого вещества);

3) применить модели фитомассы, построенные в территориальных градиентах температур и осадков, для прогнозирования изменений фитомассы деревьев и древостоев в темпоральных градиентах температур и осадков на основе принципа пространственно-временного замещения.

В основу исследования положен системный подход в виде его простейшей реализации – многофакторного анализа биологической продуктивности деревьев и древостоев на основе эмпирических регрессионных зависимостей с оценкой вклада в объяснение ее изменчивости как морфометрических (таксационных), так и климатических показателей.

Благодарности. Автор выражает глубокую признательность и благодарность научному консультанту проф., д. с.-х. н. В. А. Усольцеву за инициирование работы и обсуждение результатов и д. б. н. И. В. Петровой за поддержку в период научных исследований.

ГЛАВА 1. СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ

1.1 Проблема устойчивого развития, глобальная роль лесов и их адаптационные возможности при изменении климата

1.1.1 Общие положения

По сравнению с другими глобальными экологическими проблемами климатическую проблему отличает особенно сложный многокомпонентный характер, и она в той или иной мере оказывает влияние на все сферы человеческой деятельности (Бобрик и др., 2015). С древних времен изменение климата во многом определяло судьбу человеческой цивилизации (Behrensmeyer, 2006; Miles-Novelo, Anderson, 2019), великие миграции народов (Laczko, Aghazarm, 2009), а также изменения в структуре и среде обитания биоты и их основного наземного компонента – лесного покрова (Halofsky et al., 2018; Kosanic et al., 2018). Человечество потребляет около 40% продукции биосферы и внесло существенный вклад в деградацию половины свободной ото льда земной поверхности (Chapin et al., 2011). Хотя считается, что древние цивилизации вымерли в основном в результате вырубки лесов, в действительности опустынивание некогда покрытых лесом районов древних цивилизаций было результатом изменения климата (Radkau, 2008; Nowak, 2022).

В современных научных исследованиях объекты географии и экологии сливаются, и зарождается интегрирующая наука – геоэкология, или экогеография (Розенберг и др., 2021). В рамках этой интегрирующей науки разительная смена парадигм произошла в нашей стране. В 1953 году известный почвовед В. А. Ковда писал в журнале «Почвоведение»: «Мы не можем вообще признать определяющей роли географической среды в развитии человеческого общества. Тем более, что, как это указывает И. В. Сталин (1945), на протяжении трех тысяч лет географические условия в Европе либо не изменялись вовсе, либо изменялись до того незначительно, что география отказывается даже говорить об этом» (с. 19). Спустя полвека мы можем прочесть: «Сегодня мощность воздействия человека на

природу такова, что природа может не устоять – в этом убеждать никого не надо» (Дирин, 2003. С. 43).

Евразия – самая большая континентальная область на Земле, расположенная в основном в Северном и Восточном полушариях. Она граничит с Атлантическим океаном на западе, Тихим океаном на востоке, Северным Ледовитым океаном на севере и Африкой, Средиземным морем и Индийским океаном на юге. Евразия занимает около 55 000 000 квадратных километров, или около 36,2% от общей площади суши Земли. Здесь проживает более 5 миллиардов человек, что составляет примерно 70% населения земли. Уникальные размеры и сложность природных условий отличают Евразию от остальных континентов. Ни один континент не имеет столь оригинальной истории палеогеографического развития. Структурные различия отражаются в особенностях морфологического строения. На территории Евразии расположены самые высокие горные системы, обширные нагорья, плато и равнины. Климатические и ландшафтные условия не менее разнообразны. Здесь можно проследить все географические зоны, характерные для суши земного шара, от ледяных пустынь на севере до влажных экваториальных лесов на юге (Лавринович, 2003; Usoltsev et al., 2020d).

Распределение видов, состав и лесной покров подвержены влиянию климатических изменений, вследствие чего бореальные леса смещают свои границы в северном направлении (Cerber et al. 2004; Boisvert-Marsh et al., 2022), а на южной границе усиливается опустынивание (Kirilenko, Sedjo, 2007).

Учения о широтной и меридиональной зональности растительного покрова Евразии впервые были разработаны русскими учёными В. В. Докучаевым (1948) и В. Л. Комаровым (1921). Затем, в 40-60 гг. XX века, появились первые карты растительного покрова, основанные на интегральных климатических индексах (Weck, 1955; Paterson, 1962), разработана схема классификации растительных формаций Земли на основе трёхфакторной зависимости (Holdridge, 1947, 1967). В 1967 году Н. И. Базилевич и Л. Е. Родин (1967) впервые составили картосхемы продуктивности главных в мире типов растительности суши, основываясь на данных о биопродуктивности растительности планеты. Эмпирические данные о био-

продуктивности лесного покрова позволили выявить распределения её по широтному градиенту и показать убывающие тренды от экватора к полюсам в северном и южном направлении (Лархер, 1978, Huston, Wolverton, 2009; Усольцев, 2016а, б). В условиях Сибири установлено снижение прироста площади сечения стволов в направлении с запада на восток и с юга на север (Шашкин, Ваганов, 2000). В литературе рассматриваются возможности оценки продуктивности лесов с помощью современных математических моделей, ориентированных на изменения климата в XXI веке (Корзухин, 2015; Усольцев, 2016а, б).

Глобальные леса включают в себя 80% растительной фитомассы (Kindermann et al. 2008), и запасы углерода в них выше, чем в атмосфере планеты (Pan et al., 2011). Содержание углерода в атмосфере продолжает расти из-за сжигания ископаемых видов топлива и вырубки лесов (Colombo, 2008). Леса играют важную роль в стремлении международного сообщества предотвратить изменение климата благодаря их способности депонировать атмосферный углерод и снижать количество парниковых газов в атмосфере. Фитомасса лесного покрова выступает как поглотитель углерода из атмосферы в результате фотосинтеза, но при сведении и деградации лесов является его источником. Фитомасса лесов – неотъемлемая составляющая в решении проблемы устойчивого развития (Reichstein, Carvalhais, 2019) и является одним из основных индикаторов в климатических исследованиях (Курбанов, 2002, 2007; Wojinski et al., 2014).

Недавно 11 258 ученых из 153 стран заявили, что планета Земля сталкивается с чрезвычайной климатической ситуацией, и существует моральное обязательство предупредить человечество о реальной катастрофической угрозе (Ripple et al., 2020). Поэтому необходимы международные усилия для предотвращения потепления климата и выбросов CO₂. Изменение климата создает огромные проблемы для человечества и биоты, растет осведомленность о потенциальной роли лесов в смягчении последствий изменения климата и адаптации к нему, что делает еще более насущным совершенствование оценки и мониторинга лесов (Matala et al., 2006; Johansson et al., 2006; FAO... 2019).

В проблеме стабилизации климата большие надежды связаны с углерод де-

понирующей способностью лесов. Опубликованные в последние годы оценки стока углерода в леса России варьируют от 100 до 600 Мт С в год (Моисеев, Алябина, 2007; Замолодчиков и др., 2007; Моисеев, Филипчук, 2009; Shvidenko et al., 2010a, 2011), что означает возможность смещений, превышающих абсолютные значения оценок (Замолодчиков и др., 2011). Лесные пожары на территории России существенно снижают фактический сток углерода в российские леса (Goodale et al., 2002; Швиденко, Щепашенко, 2013). Кроме того, обнаруживаются противоречивые тренды компонентного состава фитомассы лесов в связи с изменением климата (Larénis et al., 2005). Оценка углеродного бюджета лесов должна быть полной и верифицированной (Nilsson et al., 2007; Швиденко, Щепашенко, 2014). Она должна включать все классы лесных земель и всё разнообразие экосистем. Однако полный углеродный бюджет представляет типичную нечеткую систему (fuzzy system) вследствие неполноты наших знаний и невозможности верификации результатов (Nilsson et al., 2007). Согласно Руководству по эффективной практике землепользования, изменений в землепользовании и лесного хозяйства (МГЭИК, 2003), национальная отчетность об изменениях углерода в запасах древесной фитомассы может быть проведена дефолт-методом, т.е. по разнице между ростом и его потерями (рубки, естественный отпад и природные катаклизмы) (Chapin et al., 2005; Stinson et al., 2011; Замолодчиков и др., 2011; Швиденко, Щепашенко, 2014). В качестве альтернативы эти изменения могут быть рассчитаны по изменению запасов между двумя последовательными инвентаризациями (Гитарский и др., 2006; Замолодчиков и др., 2007; Petersson et al., 2012). Хотя правомерность второго метода ставилась под сомнение (Моисеев, Филипчук, 2009), оценки поглощения углерода лесами РФ по приведенным двум способам за период 1988-2005 гг. получились достаточно близки: 93 Мт С год⁻¹ и 109 Мт С год⁻¹ (Замолодчиков и др., 2011). Авторы указывают, что после упразднения системы ГУЛФ (Государственного учета лесного фонда), применение второго метода при оценке депонирования углерода в лесах России стало невозможно (Замолодчиков и др., 2011).

Оценка биопродуктивности лесов, или их углерод депонирующей способ-

ности, в настоящее время выходит на глобальный уровень. В решениях вопросов по стабилизации климата основным фактором является повышения уровня этой оценки (Houghton et al., 2009). Стационарность климата пошатнулась, по этой причине учащаются стихийные бедствия, а сценарии изменения климата становятся трудно предсказуемыми (Blunden et al., 2018; Pappas et al., 2022).

В последние годы проблеме углерод депонирующей способности лесов посвящено множество публикаций в мировой литературе. Для решения проблемы необходима разработка моделей глобального изменения фитомассы на основе соответствующих мировых баз данных о биологической продуктивности лесов. Одно из последних исследований показало, например, что 50%-ная доля углерода в живой фитомассе при ее применении к мортмассе завышает мировой запас углерода в лесах на 3,0 Пг (Martin et al., 2021). Научное сообщество заявляет о наступлении «эры больших данных» (Kudyba, 2014; Poorter et al., 2015; Jucker et al., 2017), и сегодня формируются уже не простые базы данных, а базы баз данных (Kattge et al., 2020).

Изменение климата связано с повышением глобальной средней температуры на 0,76 °C за последние 150 лет (Solomon et al., 2007). Прогнозирование климатических изменений связано в первую очередь со снижением количества осадков, увеличением температуры воздуха и учащением стихийных бедствий; выживание видов будет зависеть от их способности адаптироваться к более длительным периодам водного стресса растений и вероятным изменениям в спектре вредителей и болезней. В различных природно-климатических зонах перечисленные условия будут по-разному влиять на рост основных лесообразующих видов (Gerten, 2007; Fischlin et al., 2009; IPCC, 2013; Shvidenko et al., 2013; Miles, Esau, 2016; Scoffoni et al., 2016).

Исследования, выполненные применительно к лесам Вьетнама на основе модели 3-PG2S, показали повышение продуктивности лесов, несмотря на сокращение количества осадков и повышение температуры (Almeida et al., 2010). Напротив, исследования лиственных лесов на многолетней мерзлоте в Сибири, выполненные на основе модели SEIB-DGVM, продемонстрировали, что высо-

кая температура воздуха увеличивает продуктивность растений во влагодефицитных условиях (257 мм) за счёт удлинения вегетационного сезона, однако в таких условиях учащаются засухи и повышается дыхание растений, что одновременно приводит и к снижению продуктивности лиственных лесов Восточной Сибири (Sato et al., 2010).

Модели глобального изменения климата (GCMS) прогнозируют значительные изменения температуры и количества осадков в течение следующих 85 лет во многих тропических регионах. В частности, особенно уязвим к изменению климата сезонно сухой тропический лес, который встречается в полузасушливом регионе на северо-востоке Бразилии. Будущие климатические прогнозы предсказывают значительное повышение температуры воздуха и уменьшение годового количества осадков из-за более высокой частоты последовательных сухих дней. Совокупное воздействие более высоких температур и меньшего количества осадков в этом регионе приведет к расширению полупустынь в самых засушливых районах (Salazar et al. 2007; Marengo et al. 2009; Marengo and Bernasconi, 2015). Однако, как виды отреагируют на климатические изменения и какие виды наиболее чувствительны к сухим и жарким климатическим условиям или устойчивы к ним, до сих пор неизвестно (Souza et al., 2020). В лесах умеренного пояса повышение температуры вызывает более обильное лесовозобновление, однако роль гидрологических условий остается неопределённой (Käber et al., 2021). Возможно, наибольшие неопределённости в оценке воздействия климата на лесную фитомассу по-прежнему характерны для субтропических (Fu et al., 2017a) и тропических лесов (Cramer et al., 2004).

Хотя результаты функциональных моделей характеризуются множеством неопределенностей, они, тем не менее, указывают на то, что арктическая тундра станет некоторым поглотителем углерода в течение следующего столетия, но выбросы метана увеличатся гораздо в большей степени. Это означает, что обмен парниковыми газами между атмосферой и экосистемами арктической тундры, вероятно, будет способствовать потеплению климата (Sitch et al., 2007; Fronzek et al., 2009; Watts, 2013; Li et al., 2014; Ivanova et al., 2022). Различные сценарии гло-

бальных динамических моделей растительности показывают существенную неопределенность в отношении будущего накопления углерода в наземной биоте. При этом изменение климата вызовет у одних древесных видов увеличение фитомассы, а у других – ее снижение (Scheller, Mladenoff, 2005; Noce et al., 2019).

Согласно прогнозам, к 2060 году запас углерода в лесном покрове субтропиков Китая будет возрастать, в то время как чистая первичная продукция (ЧПП) будет снижаться (Jin et al., 2022). Напротив, в Северной Америке прогнозируется повышение ЧПП лесов (Scheller, Mladenoff, 2005). Согласно другому прогнозу, оценки изменения пула углерода к концу XXI века варьируют от -106 до +201 Пг (млрд т). Из этого следует, что однозначно неизвестен даже знак изменения пула углерода на Земле, и мы не знаем, является ли биота планеты накопителем или источником углерода (Schaphoff et al., 2006).

Развитие моделирования сложных систем на сегодняшний день ограничивается не количеством и качеством электронных вычислительных машин и специалистов ИТ-сферы, а возможностью построения корректных алгоритмов, которые могут создать специалисты, владеющие знаниями о природе исследуемого процесса. Построение корректных алгоритмов является одной из важных проблем, связанных с моделированием сложных систем. Продемонстрировано, что адекватные алгоритмы, построенные альтернативными методами, дают схожие результаты. В противоположность этому, модели, имеющие некорректный алгоритм, могут давать смещение результата относительно модели, основанной на тех же принципах, но разработанной по корректному алгоритму (Усольцев и др., 2022е; Усольцев, Часовских, Цепордей, 2022ж).

При изучении закономерностей изменения биопродуктивности лесов в зависимости от основных факторов, таких как температура и осадки, выявилась противоречивая ситуация: если в первых исследованиях были получены статистически значимые зависимости биологической продуктивности от названных факторов (Лит, 1974), то с увеличением фактических данных перестали проявляться четкие закономерности (Luysaert et al., 2007), хотя увеличение числа наблюдений, наоборот, должно повысить значимость искомым зависимостей.

Причины этого, возможно, кроются в том, что исследователи анализировали материал, обезличенный по видовому составу, и игнорировали возрастную и таксационную структуру леса (Усольцев, 2016а, б).

Для обезличенных по видовому составу и таксационной структуре лесов Северной и Южной Америки установлены слабые положительные зависимости надземной фитомассы древостоев от среднегодовых осадков. Коэффициент детерминации (R^2) равнялся 0,37-0,39 (Stegen et al., 2011). Положительные связи фракций фитомассы с осадками были выявлены на большом фактическом материале, охватывающем все природные зоны Китая. Однако игнорирование видового состава и таксационной структуры древостоев обусловило еще более низкую объяснительную способность осадков: показатели R^2 для фитомассы стволов, ветвей, хвои (листвы) и корней составили соответственно 0,18; 0,12; 0,17 и 0,14 (Lie et al., 2018).

В Китае исследовано изменение переводного коэффициента (отношение массы компонента к массе ствола) в связи с изменением среднегодовой температуры и осадков (Luo et al., 2013). Для основных лесобразующих видов установлено увеличение массы ассимиляционного аппарата и надземной части с увеличением температуры, однако при достижении температурой 7,7-8,5 °С начинается снижение; существенное снижение массы корневой системы с увеличением температуры; снижение общей и надземной массы при увеличении уровня осадков. В данном случае при моделировании не был учтен видовой состав и морфологическая структура древостоев. Коэффициент детерминации варьировал от 9 до 47% (Luo et al., 2013).

При анализе данных о фитомассе, полученных на 6,2 тысяч пробных площадей в 61 стране и распределенных в градиенте температур 40 °С, но без учёта влияния морфологической структуры древостоя и видового состава, установлена слабая зависимость с температурой для массы корневой системы, ассимиляционного аппарата и стволов древостоев. С уровнем осадков зависимостей выявить не удалось (Reich et al., 2014).

Кроме того, исследования показали, что увеличение количества осадков

может улучшить поглощение и использование питательных веществ для ускоренного роста растений (Zhang et al., 2022). В иных условиях выявлено, что при повышении температуры увеличивается доступность азота в почве и в сочетании с длинным вегетационным периодом приводит к увеличению роста растений (Strömngren, Linder 2002), но при этом присутствует вероятность стресса от влагодефицита, что приведёт к снижению продуктивности (Wilmking et al., 2004).

Таким образом, результаты функциональных моделей не дают возможности достоверно установить даже знак изменения фитомассы и углеродного пула на планете, а эмпирические модели показывают слабые или недостоверные связи фитомассы с климатическими показателями, поскольку имеют региональный уровень, игнорируют видовой состав и таксационную структуру древесной растительности.

1.1.2 Видовая адаптационная специфика

Лесные экосистемы играют большую роль в стабилизации климата, и их непрерывный мониторинг имеет первостепенное значение (Almeida et al., 2019). Антропогенные изменения окружающей среды влияют на экосистемы на всех уровнях организации (Díaz et al., 2019). В течение всей истории фитогеографии, начиная с первых попыток Александра Гумбольдта (1769-1859) найти универсальные законы, объясняющие распределение растений на планете (Алехин и др., 1961; Banfi, Visconti, 2020), и известных положений хорологии растений (Hultén 1937; Толмачев, 1962) до концепций современной биогеографии (Lomolino et al., 2006), сложилось представление о распределении мировой растительности, адаптированной к условиям среды, которое теперь модифицируется климатическими сдвигами (Кобак, Кондрашева, 1992; Ye et al., 2022). В функциональной биогеографии предполагается, что свойства растений отражают адаптацию растительности к изменяющимся условиям окружающей среды, в том числе климата (Reichstein et al., 2014). Современные глобальные модели растительности нацелены на реализацию адаптивных реакций растений в контексте теории оптимальности (Корзухин, Семевский, 1992). Поскольку реакция растений на стрессы проявляется в измене-

нии их фитомассы, представляет интерес знание того, как изменится фитомасса и углерод депонирующая способность лесов вследствие климатических сдвигов. Видовой состав современных экосистем будет изменяться, виды долгоживущие и имеющие широкий ареал произрастания имеют большие шансы на выживание, чем локальные виды с коротким периодом жизни, и от их соотношения будет зависеть скорость этого изменения. Поэтому важно знать адаптационные возможности каждого древесного вида и специфику реакции его фитомассы на климатические сдвиги (Rosen, 1967; Gitay et al., 2002; Schuster et al., 2008; Merilä, Hendry, 2014; Cusack et al., 2016; Franklin et al., 2020; Tautenhahn et al., 2020; Boisvert-Marsh et al., 2022).

В России одной из актуальных проблем лесопользования рассматривается необходимость внедрения адаптивного лесопользования. Д. Г. Замолотчиков с соавторами (2020) пишут в этой связи: «Изменение климата уже приводит к изменению режимов нарушений, включая всё более катастрофические пожары по всей стране. Срочно необходима программа адаптации российских лесов к будущим режимам нарушений. Потенциальные стратегии снижения уязвимости предполагают переход к адаптивному лесопользованию, устойчивому к рискам, направленному на снижение факторов стресса, смягчения чувствительности и повышение адаптивного потенциала лесного сектора и лесных экосистем» (с. 65).

Последние исследования по предотвращению экосистемного коллапса (необратимого изменения структуры, состава и функций экосистем) ориентированы на возможность его предотвращения (Bergstrom et al., 2021). Реакции экосистем на антропогенные стрессы классифицируются в виде четырёх проявлений коллапса – резкого, плавного, ступенчатого и флуктуирующего. Плавный ход стрессового давления оставляет экосистеме шанс на адаптацию, но наиболее опасны резкие флуктуации температур и осадков (и как следствие – катастрофические пожары, ураганы, наводнения, засухи), которые потенциально несут гибель экосистеме (Bergstrom et al., 2021).

В современных глобальных моделях биогеографии растительности и углеродного баланса основной блок представлен функциональным типом растений

(ФТР), который определяется набором жизненно важных свойств (плотность побегов, площадь кроны, фитомасса листвы, заболони, тонких корней и др.). Показано, что возможность выживания ФТР определяется набором биоклиматических ограничений (минимальная и максимальная температуры самого холодного месяца, минимальная и максимальная температуры самого теплого месяца, выраженные в долгосрочных (20-летних) текущих значениях (Sitch et al., 2000). Предполагается, что подходящие условия для ели европейской в Чехии в период 2041-2060 годов сохранятся только на 11,3% площади лесов против 46,0% в период 1961-1990 годов (Cermák et al., 2021). В то же время, показано, что при медленных темпах изменения климата состояние растительности остается относительно стабильным как в тропических горных лесах (Báez et al., 2022), так и в тундре (Simin et al., 2022).

Поскольку два различных функциональных типа лесов (хвойные и лиственные) адаптированы к конкретным условиям и могут занимать разные экологические ниши, один и тот же тип лесных условий может, например, быть более подходящим для хвойных, чем для лиственных, и наоборот (Givnish, 2002). Хвойные виды более приспособлены к суровым условиям обитания, имеют замедленный круговорот веществ, что позволяет им ограничивать количество ассимилятов, поступающих в хвою. Лиственные виды часто более приспособлены к мягкому климату, который обеспечивает ускоренный оборот элементов питания, что необходимо лиственным видам для покрытия повышенных затрат на ежегодную замену листвы (Schulze, 1982).

Известно, что виды (роды) деревьев занимают определенные экологические ниши и по-разному реагируют на краткосрочные стрессовые ситуации (Kusmin, 1930; Vassiljev, 1931; Gower and Richards, 1990; Суворова и др., 1999; Суворова, 2009; Судачкова и др., 2012), а также на долгосрочные изменения климата. В последних случаях реакции растений являются специфичными на уровне не только видов (Pucko et al., 2011; Buckley, Kingsolver, 2012; Parmesan, Hanley, 2015; Gray, Brady, 2016; Didion-Gency et al., 2022), но и сообществ (Baruah et al., 2017).

Глобальные модели биогеографии растительности и углеродного баланса

рассматривают лиственные и вечнозеленые виды в качестве двух основных функциональных категорий для сухих тропических лесов (Carnicer et al., 2013). Это имеет серьезные последствия для моделирования углеродного и водного балансов экосистем, поскольку лиственные виды здесь демонстрируют более высокую газообменную способность, скорость ассимиляции и водопотребление по сравнению с вечнозелеными видами (Goldstein et al. 1989; Mediavilla and Escudero 2003; Miyazawa and Kikuzawa 2005; Fu et al. 2012a; Worbes et al. 2013).

Функциональные различия между лиственными и вечнозелеными видами обычно связаны с балансом между недостатками и преимуществами структуры их ассимиляционных органов (Chabot, Hicks 1982; Sobrado 1991; Wright et al. 2004) и стратегиями роста (Tomlinson et al., 2014). Однако лиственным видам свойственны фенологические вариации, связанные с водным потенциалом ксилемы и плотностью древесины. Кроме того, продолжительность жизни хвои может быть связана с такими важными свойствами, как ее сбрасывание в качестве «гидравлического предохранителя», предотвращающего повреждение уязвимой ксилемы во время засухи (Wolfe et al. 2016; Lima et al., 2018), и наличие глубокой корневой системы, обеспечивающей доступ к грунтовым водам и продлевающей функционирование хвои в кронах деревьев в сухой сезон (Hasselquist et al. 2010).

Установлено, что в зональном градиенте от северного умеренного к субэкваториальному поясу эффективность ассимиляционного аппарата (отношение прироста древесины к массе листвы или хвои) у лиственных пород снижается, но у вечнозеленых елей и сосен возрастает в том же направлении. Одна из возможных причин этих противоположных зональных тенденций эффективности листвы у вечнозеленых и лиственных видов заключается в различных условиях физиологических процессов в годичном цикле, в частности, в круглогодичном накоплении ассимилятов в первом случае и сезонном во втором (Usoltsev et al., 2018). Кроме того, в Европе вплоть до 2100 года прогнозируются различные темпы поглощения углерода: они снижаются на 8% у хвойных видов и возрастают на 67% у лиственных, которые выигрывают от удлинения периода вегетации (Davi et al., 2006).

1.1.3 Проблема прогнозирования засух и их последствий

Засухи происходят естественным образом, но вследствие изменения климата, они стали более частыми и более интенсивными (Mukherjee et al., 2018). Способность лесов противостоять засухе и восстанавливаться после нее является критической неопределенностью в отношении воздействия изменения климата на круговорот углерода на планете, но неясно, как реакция на засуху отдельных деревьев сказывается на состоянии лесов в целом (Kannenberget al., 2022). Засуха представляет экстремальное климатическое явление, обычно трудно предсказуемое. Засуха может иметь серьезные последствия. В частности, с ней связаны повышенный риск лесных пожаров (Westerling et al., 2006), обезвоживание территории (Pedro-Monzonis et al., 2015), потеря урожая (Lesk et al., 2016), рост цен на продовольствие (Cheeseman, 2016) и косвенные последствия для здоровья людей (Stanke et al., 2013). Физические процессы, связанные с засухой, обычно нелинейны и имеют обратные связи, что затрудняет количественную оценку последствий засух (Lloyd-Hughes, 2013). При моделировании различных сценариев засух в центральной Амазонии выявлена имеющаяся переоценка стресса растений в условиях краткосрочной засухи и недооценка потерь фитомассы от долгосрочной засухи (Sakaguchi et al., 2011). Результаты проведенных в Европе исследований показывают, что последовательные засухи имеют кумулятивный эффект и представляют новую угрозу для лесов в условиях изменения климата, даже в лесных экосистемах со сравнительно высоким уровнем водоснабжения (Schnabel et al., 2022; Valeriano et al., 2021).

В настоящее время используется индекс засухи Палмера и другие типы засух, однако отсутствие единого определения засухи затрудняет их изучение. В качестве инструмента для отслеживания и количественной оценки засух используются различные индексы. Поскольку индексы засух демонстрируют разную степень чувствительности к одному и тому же уровню континентального потепления, приоритетное внимание уделяется устойчивости индексов засух к изменению температуры и другим переменным. Формулировка индексов засух без учета факторов, определяющих фоновое состояние, может привести к искажениям послед-

ствий засух в условиях потепления климата (Mukherjee et al., 2018).

При количественной пространственно-временной оценке засух в условиях изменения климата большие неопределенности создают неполные и некачественные данные об осадках, имеющие, в частности, недостаточное пространственное наполнение (Dai, 2011; Sheffield et al., 2012; Trenberth et al., 2014; Dai, Zhao, 2017; Sun et al., 2018). Наборы данных об осадках, основанные на плохом пространственном их наполнении, приводят к существенной неопределенности, когда пропуски заполняются данными из разных источников на основе некоторых статистических данных по климатологии (Dai, Zhao, 2017).

Таким образом, совокупный эффект неопределенностей при оценке топографических переменных (Daly et al., 2017), неопределенность результатов климатических моделей (Maraun et al., 2010) и низкое качество набора данных об осадках приводят к большим неопределенностям при расчете индексов засухи. Существенную неопределенность в прогнозировании засух вносят имеющиеся искаженные представления пространственно-временного распределения осадков (LeVine et al., 2016). Ожидается, что в будущем частота и суровость засух возрастут в результате изменения климата, главным образом из-за сокращения региональных осадков, а также из-за увеличения эвапотранспирации, вызванного глобальным потеплением (Sheffield et al., 2012).

1.1.4 Закон лимитирующего фактора Либиха-Шелфорда

Закон лимитирующего фактора восходит своими корнями в начало 1800х годов, когда исследовалось влияние химического состава почвы на урожайность растений (de Saussure, 1804; Sprengel, 1828; Liebig, 1840, 1841). Эти ранние работы были в первую очередь связаны с повышением урожайности сельскохозяйственных культур за счет внесения удобрений в почву (Browne, 1942) и привели к пониманию того, что рост ограничен наименьшим количеством питательных веществ по сравнению с физиологическими потребностями. Урожайность можно было увеличить, добавляя лимитированные питательные вещества, а не те, которые есть в изобилии. Этот принцип был наиболее четко сформулирован фон Ли-

бихом (Liebig, 1841), в честь которого обычно называют закон минимума. Более полувека спустя Блэкман (Blackman, 1905; Blackman, Matthaei, 1905) показал, что влияние температуры, воды, света и углекислого газа на рост также подчиняется закону минимума.

В 1905 году, Ю. Эсслен установил, что не только недостаток является фактором, ограничивающим рост растений, но и избыток, доказав свои выводы на таких факторах, как тепло, влага и свет (Esslen, 1905). Затем, в 1913 году, В. Шелфорд развил идею о лимитирующем влиянии максимума наравне с минимумом и распространил её на все факторы внешней среды, известную как закон толерантности Шелфорда (Shelford, 1913). У. Тейлор продолжил развитие этого закона (Taylor, 1934). Позднее, в 1971 году, А. А. Молчанов истолковал лимитирующий принцип применительно к лесным экосистемам как «расширенную концепцию лимитирующих факторов», согласно которой «любое состояние, приближающееся или превышающее предел устойчивости для любого организма и групп, нас интересующих, может считаться лимитирующим фактором» (Молчанов, 1971). На сегодняшний день это явление известно как «принцип лимитирующих факторов Либиха-Шелфорда» (Розенберг и др., 2016).

Сегодня закон лимитирующих факторов используется в экологических моделях широкого диапазона сложности. В моделях лесного менеджмента и древесно-кольцевых хронологий обычно используют закон лимитирующих факторов в целях прогнозирования исследуемого процесса с учетом множества различных факторов окружающей среды (Fritts et al., 1991; Botkin, 1993; Шашкин, Ваганов, 1993; Anchukaitis et al., 2006; Evans et al., 2006; Tolwinski-Ward et al., 2011; Vaganov et al., 2006). В океанографических биогеохимических моделях используют закон Либиха-Шелфорда для объяснения пространственного варьирования чувствительности продуктивности сообществ к увеличению питательных веществ (Martin, 1991; De Vaar, 1994; Legovic', Cruzado, 1997; Tyrrell, 1999), а механистические биохимические модели используют закон минимума для выбора между вариантами, которые подразумевают разные скорости ассимиляции углерода (Farquhar et al., 1980; Collatz et al., 1991).

Вследствие значительного варьирования гидротермических условий в локальных наземных экосистемах Евразии лимитирующим фактором может выступать либо дефицит тепла, либо дефицит влаги, как и избыток тепла и избыток влаги. Например, на северном и высотном пределах лесной растительности лимитирующим фактором является как дефицит тепла (Молчанов, 1976; Шиятов, 1986; Бобкова и др., 1988; Ваганов и др., 1996, 1998, 2005; Харук и др., 1998, 2002; Моисеев, 2011), так и избыток влаги (Оленин, 1982; Бобкова и др., 1988), а в условиях степной зоны – дефицит влаги и избыток тепла (Тольский 1904; Рубцов, Ильин 1956; Риклефс, 1979). В болотных лесах Западной Сибири в условиях недостатка тепла радиальный прирост ствола лимитируется избытком осадков, а в условиях недостатка влаги в почве - избытком температуры (Глебов, Литвиненко, 1976). На Амазонском нагорье, продуктивность надземной фитомассы снижается в двух крайних уровнях водообеспеченности, в условиях как избытка, так и дефицита увлажнения (Sousa, 2022).

Известно, что вследствие шарообразной формы Земли поступление фотосинтетически активной солнечной радиации (ФАР) (Ефимова, 1969) и сумма эффективных температур (Tuhkanen, 1984) снижаются в направлении от экватора к полюсам. Соответственно в названных градиентах снижается продуктивность растительного покрова (Базилевич, Родин, 1967; Львов, Ипатов, 1973). Фактором, лимитирующим продуктивность растений в названном градиенте, является дефицит температуры.

В пределах широтного градиента продуктивность лесов варьирует в связи с орографией местности и снижается по мере повышения высоты над уровнем моря и соответствующего уменьшения суммы эффективных температур (Крылова, Лесков, 1959; Доев, 1973; Keller, 1978; Nordmeyer, 1980; Поликарпов, Чебакова, 1982; Bernoulli, Körner, 1999; Usoltsev et al., 2014). Фактором, лимитирующим продуктивность растений в названном градиенте, является дефицит температуры (Huang et al., 2020).

Известно также явление снижения продуктивности растительного покрова по мере удаления от Атлантического и Тихоокеанского побережий вглубь конти-

нента (Комаров, 1921; Ineson, 1984; Назимова, 1995; Усольцев, 2016а). Фактором, лимитирующим продуктивность растений в названном градиенте, является дефицит влаги (Назимова, 1995).

Упомянутый общий тренд снижения продуктивности лесного покрова в направлении от экватора к полюсам (Anderson et al., 2006) хорошо подтверждается по показателю фитомассы древостоев хвойных видов вдоль по 110-му меридиану, тяготеющему к тихоокеанскому побережью (Усольцев, 2016а). Но в широтных градиентах центральной части материка названный общий тренд нарушается вследствие упомянутого дефицита влаги по причине ее удаленности от Атлантического и Тихоокеанского побережий. Поэтому по мере продвижения от высоких широт в южном направлении происходит смена лимитирующего фактора тепла лимитирующим фактором влаги. В условиях недостатка тепла на Севере Евразии продуктивность лесного покрова возрастает с повышением температуры, а в условиях южной лесостепи и степи преобладающую роль играют осадки (Молчанов, 1976; Berner et al., 2013). На территории европейской части России смена лимитирующего фактора происходит в экотоне между широколиственными лесами и степной зоной (Лавренко и др., 1955), на Урале – в подзоне лесостепи (Усольцев и др., 2001), а в Средней Сибири – в подзоне средней тайги (Фонти, 2020). В северных регионах Урала радиальный прирост сосны обыкновенной лимитируется температурой июня-июля, а в степной зоне Южного Урала прирост определяется количеством осадков и температурой за весь вегетационный период (Кукарских, 2006).

Смена лимитирующего фактора наблюдается и в высотном градиенте. Это происходит, например, в растительных сообществах восточного склона Гималаев. Профиль продуктивности здесь простирается от полупустыни у подножия гор до подгольцового пояса у вершины. Если у подножия гор лимитирующим фактором является недостаток влаги, то в подгольцовом поясе – недостаток тепла. Оптимальным сочетанием тепла и влаги и максимальной фитомассой (400 т/га) характеризуется высота 2700 м над уровнем моря (Kira, Shidei, 1967).

Принцип лимитирующего фактора лежит в основе дендрохронологии, ис-

следующей закономерности изменчивости ширины годичных колец в условиях лимитирующих факторов тепла или влаги (Шиятов, 1986). В дендрохронологии закон Либиха играет важную роль в понимании того, как климатические сигналы отражаются на годичном приросте деревьев (Fritts, 1976; Evans et al., 2006). Принцип единообразия в дендрохронологии предполагает, что одни и те же лимитирующие факторы одинаково проявляются в ширине годичных колец в прошлом, настоящем и будущем времени (Fritts, 1976).

Методика выявления экотопа, где из определяющих прирост факторов один является доминирующим, используется при выборе объекта для дендроклиматологической реконструкции. Выбор деревьев, которые подлежат вырубке, также мотивируется желанием свести к минимуму влияние локальных ограничивающих факторов. Например, для того, чтобы выявить деревья, которые реагируют на изменчивость температуры, необходимо определить экотоп, где температура по сравнению с другими ограничивающими прирост факторами, оказывается достаточно низкой, чтобы лимитировать прирост. На практике это обычно означает отбор пробных площадей вблизи высотного или широтного экотона древесной растительности. Аналогичным образом, чтобы выявить деревья, которые реагируют на изменчивость влагообеспечения, подыскивают экотоп недостаточного увлажнения, обусловленного малым количеством осадков или пониженным уровнем грунтовых вод (LaMarche, 1982; Stine, 2019).

Установлено, что в локальных условиях прирост деревьев определяется варьированием нескольких экологических факторов и что учет этой изменчивости может повысить качественный уровень климатических реконструкций на этих участках. Соответственно выделяются два класса аргументов: пространственные и временные (Stine, 2019). Пространственные подходы обычно направлены на то, чтобы определить, какие деревья на участке наиболее чувствительны к нехватке тепла или влаги (Bunn, Graumlich et al., 2005; Bunn, Waggoner et al., 2005; Bunn et al., 2011), что позволяет проводить отдельные реконструкции по каждому из двух факторов. Попытка пространственного разделения этих сигналов в популяциях сосны щетинистой (*Pinus longaeva*) на западе США была особенно результа-

тивной, поскольку детальное топографическое моделирование позволило предсказать, какие климатические сигналы (влажность или температура) в наибольшей степени могут влиять на параметры годовых колец (Salzer et al., 2014; Tran et al., 2017).

В дендрохронологических реконструкциях климата обычно не учитывалась вероятность того, что временная изменчивость параметров окружающей среды может привести к смене лимитирующего фактора. Исключением явилась модель, в рамках которой все деревья на участке испытывали общий набор ограничений, но смена их локализации, более подверженной влиянию температуры или влажности, зависела от того, какое ограничение являлось более экстремальным (Evans et al., 2006; Vaganov et al., 2006; Tolwinski-Ward et al., 2013).

Была предложена модель, основанная на гипотезе о том, что факторы локальных ограничений влияют на прирост деревьев под действием закона Либиха (Stine, Huybers, 2017). Гипотеза была подтверждена в результате анализа плотности древесных колец на участках высоких северных широт с лимитирующим влиянием температуры (Schweingruber, Briffa, 1996). Полученный результат затем был подтвержден на глобальном уровне с использованием материалов Международного банка данных, включающего древесно-кольцевые хронологии более 300 источников (Grissino-Mayer, Fritts, 1997). Таким образом, на глобальном уровне было установлено действие закона Либиха по показателю радиального прироста на участках как с лимитированной температурой, так и с лимитированной влажностью (Stine, 2019).

Впрочем, теория оптимального распределения ассимилятов в некоторой степени противоречит принципу единственного лимитирующего фактора (Dolezal et al., 2021). Проводя аналогию с распределением ресурсов в экономике, А. Блум с соавторами (Bloom et al., 1985) полагают, что растения распределяют имеющиеся для роста ресурсы таким образом, чтобы лимитирующий эффект был примерно одинаковым со стороны всех ресурсов, а не единственного из них (Усольцев, Цепордей, 2021а).

Принцип лимитирующего фактора Либиха-Шелфорда хорошо работает в

стационарных условиях. В период быстрого изменения лимитирующих факторов (температуры или осадков) лесные экосистемы находятся в переходном состоянии. В этот период на первый план могут выйти другие факторы, ранее не имевшие существенного значения (Одум, 1975). Осложняет ситуацию эффект совместного действия температур и осадков.

1.2 Всеобщие аллометрические модели фитомассы деревьев, модели смешанных эффектов и климатически обусловленные модели

1.2.1 Всеобщие аллометрические модели

Определение изменений в структуре и запасах фитомассы во времени используют в качестве количественной оценки углеродного обмена в лесном покрове (Fang et al., 2001). Необходимы исследования фракционной структуры фитомассы, так как различные её фракции содержат разное количество элементов питания и вносят разный вклад в годовую продукцию (Zeng, 2020). Игнорируя это, исследователи продолжают строить модели в целом для оценки надземной фитомассы (West et al., 1999; Sileshi, 2014).

За рубежом оценка биологической продуктивности лесов совмещается с лесоинвентаризацией (Penner et al., 1997). При этом исходными данными для совмещения с материалами лесоинвентаризации служат регрессионные модели продуктивности фитомассы на уровне деревьев, составляющих эти древостои (Цепордей, 2019).

В оценке фитомассы лесного покрова на единице площади основным источником неопределенностей является выбор приемлемой модели (Chave et al., 2004). Существуют десятки различных по структуре форм уравнений (Crow, 1978; Cai et al., 2013). Наиболее распространенной стала аллометрическая (степенная) зависимость фракций фитомассы от диаметра ствола. В случае простой статической аллометрии мы имеем математическое соотношение в логарифмированном виде:

$$\ln P_i = a_0 + a_1 \ln D, \quad (1.1)$$

обозначения здесь и далее: P_i – фитомасса i -й фракции: P_s , P_b , P_f , P_r – соответственно ствол в коре, ветви, хвоя (листва) и корни, кг абсолютно сухой массы; D – диаметр ствола на высоте груди, см. Параметр a_0 называется аллометрической константой, а параметр a_1 – показателем масштабирования (Poorter et al., 2015).

Аллометрия (Huxley, 1932) имеет хорошую биологическую основу, но не всегда хорошо согласуется с эмпирическими данными (Fischer et al., 2019; Усольцев, Цепордей, 2021г). На основе аллометрии предлагается несколько теорий: модель трубок (Huber, 1927; Shinozaki et al., 1964a, b), модель функционального равновесия (Davidson, 1969), теория метаболического масштабирования (когда показатель масштабирования постоянен) (West et al., 1997), теория адаптивного распределения масс (когда показатель масштабирования изменяется с размером) (Poorter et al., 2015) и некоторые из их модификаций (Enquist, Niklas, 2001, 2002).

При расчете аллометрических моделей фитомассы деревьев всегда существует остаточная дисперсия, отражающая, в частности, несоответствие между годовой динамикой массы кроны, особенно листвы, и относительным консерватизмом диаметра ствола, как аккумулятора его ежегодных приростов (Усольцев, 1988), а также различия в возрастном статусе и климатических условиях (Xiang, 2021).

При сравнительном анализе точности методов оценки биопродуктивности обнаружено, что аллометрические модели на уровне дерева обладают меньшей ошибкой прогнозирования по сравнению с моделями, построенными на уровне древостоя (Zeng et al., 2018; Усольцев и др., 2017б). Такие модели на уровне дерева особенно актуальны для смешанных насаждений. Изменения коэффициентов регрессии уравнений, как с одной независимой переменной, так и многофакторных, имеют неопределенности, в какой-то степени связанные с климатическими переменными (Wirth et al., 2004; Zeng et al., 2017; Vasseur et al., 2018; Istrefi et al., 2019).

Во всём мире активно исследуется применимость «всеобщих» аллометрических моделей (common models) для определения фитомассы деревьев по диаметру

ствола, которые смогли бы обеспечить модели необходимую точность для определения фитомассы насаждений на региональном и локальном уровнях (West et al., 1999; Wirth et al., 2004; Vieilledent et al., 2012).

Существует мнение, что фрактальная модель, построенная Г. Вестом (West et al., 1999), имеет самый «всеобщий» характер. В основу модели положены фрактальные свойства ветвящихся структур (Mandelbrot, 1983) и пайп-модель (Shinozaki et al., 1964a, b). Суть метода заключается в следующем: схема ветвления идёт от общей части до соподчиненных подсистем, которые равномерно уменьшаются, повторяя общую схему. Учёные делают вывод о возможности использования её для всех древесных видов, без учёта условий произрастания. Согласно структуре модели, фитомасса надземной части дерева соотносится со значением диаметра ствола на высоте 1,3 метра от шейки корня в уравнении (1.1) при коэффициенте b равном $8/3$ или 2,67. При этом не учитывается зависимость от структуры и морфологии исследуемого процесса (Усольцев и др., 2012б). Д. Цианис и М. Менкуччини (Zianis, Mencuccini, 2004) выполнили анализ мировой сводки в количестве 279 моделей (1.1) и установили среднее значение $b = 2,37$, т. е. меньше, чем 2,67. В. А. Усольцевым с соавторами в 2012 году (Усольцев и др., 2012б), на основе данных модельных деревьев сосны обыкновенной в количестве 1260 единиц, взятых на территории Северной Евразии, определено значение коэффициента b , среднее которого равно 2,34, близкое к результату 2,37 (Zianis, Mencuccini, 2004).

Д. Цианис и М. Менкуччини провели анализ теоретической и эмпирической модели на смещение оценок и сделали вывод, что теоретическая модель Г. Веста (West et al., 1999) хуже предсказывает значение для массы надземной части дерева, чем модели, основанные на эмпирическом материале (Zianis, Mencuccini, 2004). Соответствующий вывод сделал В. А. Усольцев (Усольцев и др., 2006), в процессе исследования уравнений, построенных по эмпирическим данным, при разном уровне их обобщения.

Степень всеобщности аллометрической модели, рассчитанной по данным фитомассы разных функциональных типов растений из разных экорегионов, часто

устанавливают по величине коэффициента детерминации. Например, в построение всеобщей модели фитомассы были привлечены 765 данных 45 видов древесных, кустарниковых и травянистых растений. Рассчитана простая аллометрическая модель для надземной фитомассы растения в зависимости от диаметра на высоте 0,25 метра над землей. Модель отличается высокой объяснительной способностью с R^2 равным 0,997 (Freedman, 1984). Высокий коэффициент детерминации, близкий к 1,0, в данном случае объясняется чрезвычайно высокой общей дисперсией фитомассы в диапазоне диаметров от 0,3 см у травянистых растений до 34 см у древесных. Очевидно, что чем больше соотношение между общей и остаточной дисперсиями, тем выше коэффициент детерминации. Но когда подобную модель с почти функциональной связью применяют в конкретном растительном сообществе с небольшим диапазоном диаметров ствола, общая дисперсия фитомассы резко сокращается, и модель дает существенные случайные и систематические ошибки (Pastor et al., 1984; Усольцев, 2004; Delcourt, Veraverbeke, 2022).

Показателен в этом отношении результат, полученный на огромном количестве фактических данных, охватывавших 1 492 растительных вида из 127 семейств. На основе данных более 100 тысяч модельных деревьев была рассчитана адекватная двухфакторная зависимость диаметра ствола от высоты дерева и диаметра кроны (Jucker et al., 2017). Однако последующие исследования локального уровня показали, что эти взаимосвязи недостаточно надежны (Luck et al., 2020; Levick et al., 2021; Rudge et al., 2021).

В условиях Австралии, варьирующих от сухих до влажных экотопов тропических лесов, простые аллометрические модели надземной фитомассы объясняли 84-95% ее общего варьирования. Однако эффективность модели повысилась лишь незначительно, когда были включены в модель в качестве независимых переменных такие показатели, как высота деревьев, базисная плотность древесины и климатические переменные. Потеря эффективности прогнозирования составляла <1%, когда вместо видоспецифичных использовались обобщенные модели. Использование общих многовидовых моделей существенно не исказило прогноз фитомассы у 92% из 53 протестированных видов. Авторы рекомендуют использо-

вать всеобщие аллометрические модели «для экономически эффективного прогнозирования фитомассы в широком диапазоне насаждений» (Paul et al., 2016. С. 2107).

В качестве дополнительной независимой переменной в аллометрическую модель (1.1) часто включается высота дерева, однако ее вклад в объяснение изменчивости фитомассы дерева неоднозначен: одни авторы доказывают, что этот вклад существенен (Усольцев, Усольцева, 1977; Усольцев и др., 2006; Schmitt, Grigal, 1981; Усольцев, 2016а), а другие утверждают обратное (Hegyı, 1972; Crow, 1978; Payandeh, 1981; Paul et al., 2016; Škema et al., 2018). Иногда в модель включается длина кроны (Горбатенко, Протопопов, 1971). В тропических лесах, отличающихся многовидовым составом и сложной структурой, в модель включается базисная плотность древесины ствола (Ter-Mikaelian, Korzukhin, 1997). Моделей с таким набором независимых переменных имеется огромное количество, они используются в фитоценозах, имеющих разнообразный видовой состав древесной растительности (Henry et al., 2013, 2015; Luo et al., 2019, 2020).

В ранее опубликованных работах было показано, что длина кроны, наряду с диаметром ствола и высотой дерева, является одной из наиболее легко определяемых характеристик модельных деревьев и характеризует изменение фитомассы дерева в связи с его ценотическим положением в пологе и густотой древостоя (Oliver, Larson, 1996; Ilomäki et al., 2003; Kantola, Mäkelä, 2004; Fu et al., 2015; Dong et al., 2018).

Длина кроны как одна из независимых переменных имела более высокую объяснительную способность при оценке фитомассы кроны, но не ствола дерева (Parresol, 1999, 2001; Dong et al., 2018). В модель для массы кроны дуба пиренейского, наряду с высотой дерева и диаметром ствола, была включена длина живой кроны. Диаметр кроны, введенный в качестве ещё одной независимой переменной, показал меньшую значимость по сравнению с её длиной при коэффициенте корреляции между ними (0,78), и по этой причине был исключен из окончательной структуры модели.

По данным 138 деревьев лиственницы Гмелина и 108 деревьев березы

плосколистной на Северо-Востоке Китая было установлено, что в моделях для фитомассы корней и стволов лучшей прогностической способностью обладают такие предикторы, как диаметр ствола, высота дерева и диаметр кроны, а для фитомассы листвы и ветвей – такие предикторы, как диаметр ствола, высота дерева и длина кроны (Dong et al., 2018).

В тропических лесах фитомасса кроны составляет почти половину надземной фитомассы дерева, что указывает на важность учета крон деревьев. Ключевые аллометрические модели для тропических лесов, которые включают высоту деревьев, но не учитывают размер кроны, недооценивают фитомассу деревьев на 11-14%, и основной вклад в эти сдвиги вносят самые крупные деревья (Goodman et al., 2014). Проанализировав данные о надземной фитомассе древостоев на 640 пробных участках, сформированные к тому времени в мире, Кэннелл (Cannell, 1984) обнаружил, что при одинаковых размерах диаметра ствола и высоты дерева надземная фитомасса занижается, особенно у видов, имеющих развитую крону (Усольцев, Цепордей, 2021д). Показатель длины кроны также используется в различных исследованиях процесса формирования кроны дерева. Взаимосвязь между длиной кроны и диаметром ствола у основания кроны интерпретировалась в терминах взаимосвязи между ростом дерева в высоту и скоростью подъема основания кроны вверх по стволу (Sumida et al., 2013; Усольцев, 2017б).

В настоящее время широко применяется технология наземного лазерного сканирования, в процессе которого с высокой точностью определяют диаметр ствола, высоту дерева и длину кроны (Campbell, Borden, 2005; Blanchette et al., 2015; Усольцев, 2016б).

Исходя из вышеизложенного, можно сделать вывод о том, что используемые всеобщие аллометрические модели имеют высокую степень адекватности, но применение их для расчёта фитомассы в масштабе региона или определенного древостоя не даёт гарантий оптимальной точности. Однако, построение локальных уравнений по эмпирическим данным, взятым на пробных площадях путём рубки модельных деревьев, связано с большими трудозатратами. Для снижения затрат и увеличения точности получаемых оценок необходимо проводить анализ

смещений, вызванных использованием какой-либо всеобщей модели в локальных условиях.

1.2.2 Модели смешанных эффектов

В настоящее время важной задачей перед исследователями является правильный выбор структуры прогностических моделей будущего состояния лесов и сокращение разного рода неопределенностей, которые возникают при разработке моделей воздействия климата на лесной покров Земли (Post, 1993; Усольцев, 2017б).

Для анализа таких неопределенностей и смещений применяют широко распространённый в эконометрических моделях метод фиктивных переменных (*dummy variables*) (Дрейпер, Смит, 1973). В совокупности таких переменных можно закодировать описание признаков, без их упорядочивания. В лесной сфере метод фиктивных переменных применяют в уравнениях регрессии смешанного типа (*mixed models*). Поначалу они представляли кривые роста деревьев и древостоев как функцию высоты от возраста дерева или древостоя, в которой параметры изменялись стохастическим образом от дерева к дереву или от древостоя к древостою (Rao, 1965; Vonesh, Carter, 1987). Впоследствии эту стохастическую часть модели, начали включать в виде фиктивных переменных (Bailey, Clutter, 1974; Li, Fu et al., 2017с).

Модель смешанного типа, для оценки надземной фитомассы отдельных деревьев, сочетающая численные и фиктивные переменные имеет вид (Fu et al., 2012b):

$$\ln Pa = a_0 + b \ln D + \sum a_i X_i, \quad (1.2)$$

обозначения здесь и далее: Pa – надземная фитомасса дерева в абсолютно сухом состоянии, кг; D – диаметр ствола на высоте груди, см; $\sum a_i X_i$ – блок фиктивных переменных, кодирующих региональную принадлежность исходных данных в количестве $(i + 1)$.

Отдельный блок фиктивных переменных состоит из набора пробных площадей, которые относятся к определенному региону (X_n). Каждый блок (X_0, \dots, X_n)

повторяется в исходной матрице экспериментальных данных столько раз, сколько насчитывается пробных площадей в регионе. В итоговом уравнении численные значения регрессионных коэффициентов при фиктивных переменных каждого региона отражают отдаление его от базового (исходного) по значению фитомассы (Усольцев, 2016б).

В. А. Усольцевым были разработаны модели смешанных эффектов, с включением фиктивных и численных независимых переменных, предназначенные для фракционной оценки фитомассы деревьев (Усольцев, 2016б).

Исследованы два типа моделей:

$$\ln Pa = a_0 + \sum a_i X_i + b \ln D + c \ln H + e(\ln D)(\ln H), \quad (1.3)$$

$$\ln Pa = a_0 + \sum a_i X_i + b \ln Dcr + c \ln H + e(\ln Dcr)(\ln H), \quad (1.4)$$

обозначения здесь и далее: H – высота дерева, м; Dcr – ширина кроны, м; $(\ln D)(\ln H)$ и $(\ln Dcr)(\ln H)$ – переменные, которые характеризуют совместное действие двух переменных; $R^2 = 0,97 - 0,99$.

Для определения смещений региональных оценок от всеобщей модели для уравнений (1.3) и (1.4) рассчитаны значения зависимой переменной (надземной фитомассы) как с фиктивными переменными (для каждого региона), так и без них (всеобщие). Выяснилось, что значения фитомассы, рассчитанные для каждого региона, имеют значительные смещения от модели всеобщего характера.

Смещения по модели (1.3) оказались следующими (Усольцев и др., 2017а, б, в): по ели – от 20 до -37%, по двухвойным соснам естественных насаждений – от 15 до -6%, то же, в культурах – от 9 до -24%, по кедру – от 21 до -19%, по пихте – от 7 до -11%, по лиственнице от 9 до -5%. Смещения по модели (1.4) следующие: по ели – от 99 до -57%, по двухвойным соснам естественных насаждений – от 13 до -92%, то же, в культурах – от 16 до -25%, по кедру – от 34 до -31%, по пихте – от 27 до -68%, по лиственнице от 20 до -5%.

Смещения результатов всеобщей модели при региональном применении объясняются условиями произрастания древесных видов. Поэтому важна оценка не только надземной фитомассы деревьев, но и их полной фракционной структуры:

$$\ln Pi = a_0 + \sum a_i X_i + b \ln D + c \ln H + d(\ln D)(\ln H) \quad (1.5)$$

После подстановки в (1.5) соответствующих значений высоты и диаметра ствола получили показатели фитомассы компонентов для каждого экорегиона.

Для двухвойных сосен в результате расчетов было установлено, что фитомасса всех фракций равновеликих деревьев сосны (при диаметре 14 см и высоте 14 м) снижается в направлении от Тихоокеанского и Атлантического побережий к Сибири. В частности, надземная фитомасса снижается от 66 кг в Японии до 28 кг на юге Западной Сибири, а масса корней соответственно от 17 до 2,3 кг. Масса хвой снижается от 4,3 кг в Северо-Восточном Китае до 1,9 кг на юге западной Сибири (Усольцев, Цепордей и др., 2018а).

Для лиственницы (*Larix Mill.*) наибольшие значения общей фитомассы равновеликих деревьев имеют место в западной и восточной частях ареала, находящихся под влиянием влажного климата соответственно Атлантического (Западная Европа – 82 кг) и Тихого океанов (Северо-Восток Китая – 98 кг). Наименьшие значения присущи европейской части России (55 кг) и Тургайскому прогибу (62 кг) в Северном Казахстане. Ассимиляционный аппарат снижается от 2,3 кг в Японии до 1,6-1,7 кг на юге Сибири (Усольцев, Цепордей и др., 2018б).

Для березы (*Betula L.*) наибольшие значения общей фитомассы равновеликих деревьев имеют место в Западной и Средней Европе и на юге Дальнего Востока (соответственно 97 кг для *B. alba* и 98 кг для *B. costata*), находящихся под влиянием влажного климата соответственно Атлантического и Тихого океанов. Наименьшие показатели (62-70 кг) приходятся на Урало-Сибирский регион и северные территории Дальнего Востока (Магаданская область), характеризующиеся выраженной континентальностью климата. Масса листвы снижается от 2,9 кг на севере Дальнего Востока (*B. platyphylla*) до 1,0 кг на юге Дальнего Востока (*B. dahurica*) (Usoltsev et al., 2020а).

Для рода *Populus L.* установлено, что наибольшие значения общей фитомассы равновеликих деревьев имеют место у *P. tremula* в лесостепи европейской России (96 кг) и у *P. davidiana* в Приморье (78 кг) и наименьшие – у *P. nigra* в степной зоне европейской России (38 кг), а в остальных регионах общая фитомасса находится в пределах от 63 до 69 кг. Масса листвы колеблется от 3,7 кг у

P. tremula в лесостепи европейской России до 0,6 кг у *P. nigra* в степной зоне европейской России (Усольцев, Цепордей и др., 2018в).

Для дуба (*Quercus* L.) сделан вывод, что наибольшие значения общей фитомассы равновеликих деревьев имеют место у *Q. rubra* в Западной Европе (149 кг) и у *Q. mongolica* в Приморье (140 кг), а в остальных регионах общая фитомасса находится в пределах от 66 до 130 кг. Масса листы колеблется от 3,6 кг у *Q. rubra* до 2,1 у *Q. robur* в Западной Европе (Usoltsev et al., 2020b).

1.2.3 Климатически обусловленные модели фитомассы на уровне деревьев

Показанные выше смещения всеобщих моделей фитомассы при их применении не позволяют использовать их для отдельных регионов. Данные смещения объясняются региональными особенностями, которые, в свою очередь, обусловлены условиями климата (Rudgers et al., 2019).

С момента появления наиболее обширной базы данных о фитомассе деревьев лесообразующих видов Евразии (Усольцев, 2016б), появилась возможность получить статистически значимые трансконтинентальные закономерности изменения фитомассы деревьев по основным климатическим градиентам для древесных родов, представленных на большей части Евразии: двухвойные сосны (подрод *Pinus* L.), лиственницы (*Larix* Mill.), ели (*Picea* A.Dietr.), пихты (*Abies* Mill.) и берёзы (*Betula* L.). Такой анализ возможно провести только для родов, так как один и тот же древесный вид не произрастает на территории всего континента, вследствие регионального различия климатических условий. Отдельные виды, под влиянием геологических процессов и изменения климата, адаптировались к изменяющимся условиям среды, образуя серию викарирующих видов в пределах одного рода (Толмачев 1962).

В.А. Усольцевым (2016б) предложена модель фитомассы деревьев по основным климатическим градиентам:

$$\ln P_i = f(\ln A, \ln H, \ln D, \ln N, \ln V_b, \ln(Z_{on}), \ln(ICC)), \quad (1.6)$$

обозначения здесь и далее: A – возраст дерева, лет; H – высота дерева, м; D –

диаметр ствола на высоте груди, см; N – густота древостоя, тыс. экз./га; V_t – объем ствола в коре, дм^3 ; Z_{on} – номер зонального пояса (Алисов, Полтараус, 1974); ICC – индекс континентальности климата по А. А. Борисову (1967).

Из таксационных показателей, включенных в (1.6) в качестве независимых переменных, при использовании модели можно задать в нее лишь значения возраста. Поэтому для получения значений остальных таксационных показателей была использована система рекурсивных уравнений (Четыркин, 1977).

Окончательная структура модели (Усольцев, 2016б):

$$\begin{aligned}
 H &= f(A, Z_{on}, ICC) \\
 &\downarrow \\
 D &= f(A, H, Z_{on}, ICC) \\
 &\downarrow \\
 N &= f(A, H, D, Z_{on}, ICC) \\
 &\downarrow \\
 V_t &= f(A, H, D, N, Z_{on}, ICC) \\
 &\downarrow \\
 P_i &= f(A, H, D, N, V_t, Z_{on}, ICC)
 \end{aligned} \tag{1.7}$$

Путем табулирования модели (1.7) для 100-летнего возраста деревьев двухвойных сосен установлено, что все фракции фитомассы увеличиваются от северного умеренного к субтропическому поясу и снижаются с увеличением индекса континентальности (Усольцев, 2016б).

Аналогичная закономерность выявлена для фитомассы деревьев лиственниц, за исключением массы корней, которая по мере повышения индекса континентальности не снижается, а увеличивается. Фитомасса деревьев елей и пихт в зональном градиенте имеет наибольшее значение в южном умеренном поясе; в градиенте континентальности масса стволов и хвои снижается, а масса ветвей и корней возрастает.

В отличие от сосен и лиственниц, фитомасса 50-летних деревьев березы в зональном градиенте не увеличивается, а снижается. В градиенте континентальности масса листвы, ветвей и корней увеличивается, а масса стволов снижается.

В целом, установлено, что в градиенте континентальности надземная фито-

масса хвойных снижается, а берез – увеличивается. В том же градиенте масса корней у сосен и лиственниц снижается, а у елей, пихт и берез – увеличивается. В зональном градиенте надземная фитомасса и масса корней у сосен и лиственниц увеличивается, а у берез – снижается. У елей и пихт наибольшие значения надземной фитомассы и корней установлены в южном умеренном поясе (Усольцев, 2016б).

Таким образом, закономерности изменения надземной и общей фитомассы деревьев по зональным поясам северного полушария различаются для разных древесных родов и не всегда соответствуют известным обезличенным по видовому составу закономерностям снижения биологической продуктивности лесного покрова в направлении от тропиков к обоим полюсам. При повышении индекса континентальности в пределах одного зонального пояса фитомасса деревьев сосен, лиственниц, елей и пихт снижается, но увеличивается у берёз. Последний феномен может быть связан с недостатком фактических данных на северном и южном пределах зонального градиента (Усольцев, 2016б).

Структура фитомассы деревьев зависит от климата, и параметры моделей фитомассы изменяются под влиянием глобальных климатических изменений (Rudgers et al., 2019; He et al., 2021; Усольцев, Цепордей, 2021г). Наиболее информативными климатическими факторами, определяющими биологическую продуктивность и углерод депонирующую способность лесов, являются температура и осадки (Lieth, 1974). Различные виды реагируют на изменение климата по-разному, иногда прямо противоположно, возможно, вследствие их биологических особенностей (Röhle et al., 2010; Dulamsuren et al., 2013; Dyderski et al., 2018). Например, в лиственничниках хребта Саура на востоке Казахстана установлена положительная связь ширины годичного кольца с осадками и отрицательная – с летними температурами (Dulamsuren et al., 2013). Аналогичные взаимосвязи с температурами и осадками установлены для фитомассы стволов лиственницы и березы в горных условиях Северо-Востока Китая (Khan et al., 2019).

Анализ радиального прироста ели европейской, сосны обыкновенной и бука европейского в Германии показал, что климатические переменные и водный ба-

ланс почвы объясняют 50% его изменчивости. В прогнозном периоде до 2100 года тенденции роста трех видов различаются: для ели экологические условия становятся все более неблагоприятными, а для сосны обыкновенной и бука неблагоприятного влияния двух названных факторов на радиальный прирост до 2100 года выявлено не было (Röhle et al., 2010). Объяснение противоречий в реакциях видов на изменение климата биологическими особенностями видов, по-видимому, неубедительно, поскольку исследователи не показывают, какие вклады в объяснение изменчивости вносят видоспецифические возрасты и морфологические характеристики древостоев, с одной стороны, и климатические показатели – с другой (Усольцев, Ковязин, Цепордей, 2020б).

Для трех видов лиственницы на северо-востоке Китая были проанализированы три структуры аллометрической модели «надземная фитомасса – диаметр ствола на высоте груди». Однако вклад климатических переменных в объяснение общей изменчивости надземной фитомассы не был показан (Fu et al., 2017a, b; Zeng et al., 2017). Кроме того, все результаты получены их авторами для надземной фитомассы деревьев, без разделения ее по компонентному составу. Однако известно, что различные компоненты фитомассы реагируют на изменение климата в разной степени, иногда даже в противоположных направлениях и это может быть причиной того, что при суммировании фитомассы компонентов происходит взаимное погашение противоположных трендов, и вклад климатических переменных в объяснение изменчивости надземной или общей фитомассы становится статистически недостоверным (Усольцев, Ковязин, Цепордей, 2020б).

Все эти исследования проводились не только без учета фракционного состава фитомассы и морфологической структуры деревьев, но и имеют региональные уровни применения. Однако известно, что модели «фитомасса – климат», разработанные в ограниченных географических/климатических масштабах, при экстраполяции их на более широкие уровни могут иметь смещения (Stegen et al., 2011). На примере сосны обыкновенной показано, что стандартная ошибка классической аллометрической модели «фитомасса – диаметр ствола», полученная на основе локальных первичных данных и равная 14%, непрерывно возрастает по

мере валидации модели на постепенно расширяющейся базе данных в ареале сосны и в предельном случае достигает 26% за счет последовательно возрастающих смещений исходной модели (Усольцев и др., 2006).

Таким образом, изучения закономерностей изменения фитомассы деревьев в зависимости от температуры и осадков на сегодняшний день ведутся на локальном или региональном уровнях (Zeng et al., 2017; Fu et al., 2017a), в основном без учёта возраста, видового состава и морфологической структуры лесных насаждений (Lieth, 1974; Anderson et al., 2006). Насколько нам известно, в литературе отсутствуют результаты количественной оценки изменчивости компонентов фитомассы лесообразующих видов в градиентах температур и осадков на территории Евразии (Usoltsev et al., 2020a, c; Marcolla et al., 2020; Усольцев, Ковязин, Цепордей, 2020б).

1.3 Актуальность дистанционного зондирования фитомассы лесного покрова

1.3.1 Общие положения

Методы дистанционной оценки параметров деревьев разрабатывались с момента зарождения аэрофотосъемки лесов (Самойлович, 1953). Развитие техники и технологий дистанционного зондирования стимулировало разработку новых подходов к оценке структурных характеристик деревьев и древостоев. Одним из наиболее перспективных методов является использование цифровых аэрофотоснимков высокого разрешения (Pollock 1996; Gong et al. 2002; Wang et al. 2004) для измерения отдельных деревьев, в том числе с использованием смартфона (Kędra, Varbeito, 2022).

В течение последних двух десятилетий для сканирования лесного покрова интенсивно развиваются технологии активного бортового лазерного (лидарного) (LiDAR – Light Detection And Ranging) зондирования, обеспечивающие пространственные и структурные характеристики древостоев, беспрецедентные по точно-

сти и скорости их получения (Danilin, Medvedev, 2004; Spadavecchia et al., 2022). Соответственно, эти технологии дают высокоточную информацию о лесах на больших площадях за очень короткое время или в режиме реального времени.

Дистанционное зондирование растительного покрова имеет важное значение в осуществлении различных экологических программ (Xie et al., 2008; Курбанов и др., 2010а, б; Воробьев и др., 2010; Лежнин и др., 2010; Жарко, Барталев, 2014). В условиях нынешних чрезвычайно быстрых изменений в техническом и программном обеспечении методов дистанционного зондирования лесных экосистем оценка их фитомассы и потенциала депонирования углерода становится всё более корректной. Тем не менее, в отношении количества и пространственной изменчивости депонированного в лесах углерода, как отмечалось выше, имеется существенная неопределенность (Houghton et al., 2009). Возможность корректных оценок фитомассы лесов во многом зависит от быстрой и достаточно точной оценки структурных параметров древесного полога, и в первую очередь, размеров кроны и высоты дерева. Основным ограничением является отсутствие в пространстве и времени пробных площадей, необходимых для калибровки и преобразования измерений (метрик) дистанционного зондирования в надземную фитомассу. Например, в недавно опубликованных базах данных (Kattge et al., 2020) из общего количества измерений деревьев лишь 10% измерений включают длину и диаметр кроны дерева (Kędra, Barbeito, 2022).

В качестве альтернативы дорогостоящим традиционным измерениям на пробных площадях изучается надежность современных лазерных (лидарных) методов прямого извлечения основных таксационных показателей, которые обычно получают на пробных площадях (например, густота деревьев, их высота, размеры крон). Надземная фитомасса оценивается с использованием существующих аллометрических уравнений, связывающих фитомассу с метриками лидара на уровне отдельного дерева либо древостоя (Ferraz et al., 2016b).

Результаты исследования многоярусного леса, расположенного на северо-западе Португалии, показали, что лидарный метод дает оценки надземной фитомассы с относительно небольшой случайной ошибкой (около 17%), что отвечает

требованиям с точки зрения точности калибровки спутниковых данных дистанционного зондирования (например, лидар GEDI – Global Ecosystem Dynamics Investigation), данных радиолокатора с синтезированной апертурой NISAR (National Aeronautics and Space Administration and Indian Space Research Organization SAR) и при осуществлении программы «Биомасса» Европейского Космического Агентства для целей картографирования фитомассы лесов (Ferraz et al., 2016b).

Технологии радарного и лазерного зондирования лесного покрова имеют свои плюсы и минусы. В данном случае мы имеем дело с оценкой фитомассы деревьев разных древесных видов. В исследовании сосновых древостоев на основе бортовых измерений высокого пространственного разрешения с помощью полностью поляриметрических радаров L-диапазона и лазерных сканирующих сенсоров для оценки наземной фитомассы были использованы регрессионные модели ее зависимости от структурных параметров полога, определяемых как радарным, так и лидарным методом (Tanase et al., 2014). Поскольку было установлено, что лидарные данные дают меньшую относительную ошибку (30%) по сравнению с ошибкой, полученной радарным методом (60%), в дальнейшем анализе мы ограничиваемся рассмотрением методов лазерного (лидарного) зондирования.

1.3.2 Перспективы лазерной технологии в оценке фитомассы лесов

Лидарная технология дистанционного зондирования при изучении лесов является прорывной технологией и в сочетании с традиционными оценками на основе оптических сенсоров обещает дать характеристику их биоразнообразия (Danilin, Medvedev, 2004; Bergen et al., 2009; Dees et al., 2012; Gibson et al., 2011; Laurin et al., 2016). Традиционные, в том числе оптические, изображения дистанционного зондирования позволяют анализировать различные параметры лесов, но представляют пространственные структуры только в двумерном изображении. Преимущество использования лидарного дистанционного зондирования заключается в том, что оно дает данные о трехмерных лесных структурах, а именно, высо-

те полога растительности, вертикальном профиле компонентов кроны, её объеме, рельефе местности, густоте деревьев (Dees et al., 2012). Точная трехмерная информация о структуре полога способствует лучшему пониманию радиационных потоков внутри полога и связанных с ними физиологических процессов (Kükenbrink et al., 2017).

Технология воздушного лазерного сканирования получила широкое признание в качестве важного инструмента совершенствования систем инвентаризации лесных ресурсов за счет повышения точности измерений вертикальной структуры лесного полога (Treitz et al., 2012). Облака точек, полученных посредством лазерного зондирования, являются исходной основой для определения таких морфометрических показателей деревьев и древостоев, как ширина и площадь проекции кроны, высота дерева и древостоя, а также для идентификации древесных видов по габитусу крон (Danilin, Medvedev, 2004).

Результаты лазерного зондирования, представляющие трехмерные облака точек, дают подробную информацию в трех измерениях о структуре леса (Dubayah, Drake, 2000), позволяют сделать сегментацию (вычленение) отдельных деревьев и получать их морфометрические характеристики (Popescu et al., 2003; Koch et al., 2006; Dalponte, 2018). Лазерные сенсоры измеряют расстояние до деревьев, до их структурных элементов и до земли, регистрируя промежуток времени между излучением и возвращением лазерных импульсов (Lefsky et al., 2002). Устройство бортового лазерного сканирования размещается на летательном аппарате, положение которого регистрируется с помощью дифференциальной глобальной системы позиционирования и инерционных измерительных блоков (Нуурпӓ et al., 2008).

Перспективной технологией является использование беспилотных летательных аппаратов (БПЛА, или дронов) (например, RIEGL VZ-400, Австрия), которые дают возможность получать данные с очень высоким пространственным разрешением вследствие малой высоты зондирования (Goodwin et al., 2006; Богданов и др., 2019; Neuville et al., 2021; Hernández-Cole, 2021).

Хотя методы дистанционного зондирования отдельных деревьев менее изу-

чены по сравнению с традиционной наземной таксацией (Silva et al., 2014), за последние годы достигнуты существенные успехи в области индивидуальной регистрации деревьев и сегментации (вычленения) кроны на основе новых высокопроизводительных алгоритмов (Zhen et al., 2016; Spadavecchia et al., 2022). Точность картирования существенно повышается при совмещении бортового и наземного лазерного сканирования (Hancock et al., 2017), а также лазерного сканирования с фотоизображением полога (Korpela, 2007), со спектральным анализом (Asner, Martin, 2009), с радарной съемкой (Kaasalainen et al., 2015), с поляриметрической радиолокационной интерферометрией (polarimetric synthetic aperture interferometry) и гиперспектральными данными (hyperspectral data) (Koch, 2010). Совершенствование техники сегментации крон деревьев идет в направлении обработки наклонных визирований лазерной съемки, в том числе дифференциации освещенных солнцем и затененных участков полога (Kempf et al., 2021). Лазерная сегментация кроны деревьев дала возможность существенно усовершенствовать системы инвентаризации лесов (White et al., 2016).

Технологии наземного лазерного сканирования структуры древостоев произвели настоящую революцию в их таксации в плане снятия неопределенностей, сопутствующих оценке их структуры, и практически заменив дорогостоящую и недостаточно точную технику «ручного» измерения основных морфометрических параметров деревьев на пробной площади (Meunier et al., 2021). Полагают, что полностью автоматизированный процесс сканирования пока не дает удовлетворительных результатов. Например, на участке тропического леса было установлено, что полностью автоматизированный алгоритм наземного сканирования дает ошибку определения объема ствола дерева от 39% до 115% и ошибку запаса стволовой древесины от 10% до 134%. Ручная коррекция алгоритма снижает ошибку определения объема ствола в 10 раз и ошибку определения запаса древостоя – втрое (Martin-Ducup et al., 2021).

Тем не менее, в одном из последних исследований предложена инновационная методология бортового лазерного сканирования, дающая возможность автоматически выполнять 3D-обнаружение изменений в древостое на уровне от-

дельных деревьев, оценивать изменение параметров деревьев с помощью аллометрических уравнений и выполнять оценку изменений надземной фитомассы с течением времени (Spadavecchia et al., 2022).

Способность наземного лидара измерять расстояние до отражающих поверхностей первоначально использовалась для измерения диаметра и высоты ствола (Hopkinson et al., 2004; Maas et al., 2008). При этом диаметр ствола на высоте груди определялся с точностью 1,8 см (Maas et al., 2008). Со временем методы наземного лазерного сканирования быстро эволюционировали для оценки вертикального профиля крон деревьев (Jupp et al., 2009), и для точной оценки не только высоты дерева, диаметра ствола, ширины и длины кроны, густоты древостоя (Popescu et al., 2003; Silva et al., 2014; Luck et al., 2020), но и для вычленения из структуры дерева листвы, ветвей и стволов (Béland et al., 2011; Olsoy et al., 2014; Dalponte et al., 2016; Lau et al., 2019; Calders et al., 2020).

Благодаря способности проникновения сквозь толщу полога, данные лазерного зондирования характеризуют вертикальную структуру не только основного полога, но и нижнего яруса (Ferraz et al., 2016a; Hamraz et al., 2017). Тем не менее, в бореальных лесах при бортовом лазерном зондировании до 12% фитомассы нижних ярусов может оказаться невидимой (hidden) для сенсоров, и соответствующие оценки фитомассы занижаются (Korpela, 2007). Вследствие визуальной недоступности (occlusion) при бортовом лазерном сканировании могут оказаться невидимыми около 28% деревьев, зарегистрированных при наземном лазерном сканировании (Kükenbrink et al., 2017). Усовершенствованная техника наземного лазерного зондирования позволяет четко вычленять из общего профиля древесного полога как основную, так и нижнюю ярусы (Aijazi et al., 2017).

1.3.3 Возможности лазерной идентификации древесных видов

Эффективным методом распознавания древесных видов является лазерный мониторинг растительного покрова с измерением спектральной яркости и коэффициентов отражения (Белов, Арцыбашев, 1957; Jaaskelainen et al., 1994; Carter,

Knapp, 2001; Фелалиев, 2008; Baldeck, Asner, 2015; Белов и др., 2016; Толкач, Саевич, 2016), в том числе с внесением поправок на содержание аэрозольных веществ в атмосфере (Laybros et al., 2019). С использованием комплекса вегетационных индексов в сочетании с спектральными особенностями крон деревьев в тропических лесах удалось идентифицировать до 70% деревьев из числа выделенных наземным традиционным способом (Ferreira et al., 2014).

Леса обычно представлены сочетаниями разных видов, разного возраста и различного физиологического состояния. Это определяет значительную внутривидовую спектральную изменчивость. С одной стороны, многие деревья схожи по своим характеристикам в пределах спектра. С другой стороны, различия в возрасте, физиологическом состоянии или количестве пустот в кронах могут быть причиной того, что один и тот же вид будет опознаваться в разных спектрах (Jensen, 2005). Решение могут дать методы искусственного интеллекта, такие как логика нечетких множеств и нейронные сети. Они широко используются в многоспектральном анализе лазерных изображений (Нуурпää et al., 2008; Dalponte et al., 2008; Baldeck, Asner, 2015).

В США разработан нейросетевой подход для идентификации древесных видов на уровне отдельных деревьев по лидарным и гиперспектральным изображениям. Этот метод дает возможность улавливать спектральные различия между видами, используя внешнюю контролируемую систему (externally supervised system). Показано, что лидарные данные в сочетании с гиперспектральными изображениями способны не только обнаруживать отдельные деревья и определять размеры крон деревьев, но и идентифицировать каждый из 10 видов с помощью разработанного алгоритма. Следствием интеграции этих двух источников данных является возможность заменить ими традиционные полевые исследования (Zhang, Qiu, 2012; Hennessy et al., 2020). Кроме того, трудоемкая традиционная технология наземной оценки фитомассы древостоя на пробных площадях с использованием аллометрических моделей в настоящее время успешно заменяется наземной технологией лазерного сканирования (Campbell, Borden, 2005; Blanchette et al., 2015) и технологией сферического изображения. Из них последняя характеризу-

ется повышенной точностью и значительной экономией времени и средств (Dai, 2021).

При нынешних темпах развития лазерного и IT-инструментария можно идентифицировать такие листопадные виды, как лиственница и береза. Лидар с летающего дрона может различать их летом по различной спектральной яркости (Белов, Арцыбашев, 1957; Толкач, Саевич, 2016; Neuville et al., 2021), по флуоресцентным спектрам растений (Krajicek, Vrbova, 1994) или по степени поляризации лазерного сигнала (Karlshoven, Dabney, 1988, 1990). В зимний период моноподиальная структура кроны лиственницы отличается от симподиальных структур лиственных пород специфической группировкой лазерных импульсов в профиле кроны дерева (Shlyakhter et al., 2001; Huang, Mayer, 2007). Не исключено, что можно будет различать даже такие внешне похожие виды, как ель и пихта. Лидар с низко летящего дрона сможет идентифицировать ель и пихту по противоположной ориентации шишек, а наземный лидар (Blanchette et al., 2015) удостоверит это различие по структуре коры ствола (Calders et al., 2020). Лидар с низко летящего дрона может различать также такие виды, как липа и дуб. Листва липы мелко-листной по сравнению с дубом черешчатым, а также листва осины по сравнению с березой, характеризуются повышенной отражательной способностью (Белов, Арцыбашев, 1957; Фелалиев, 2008; Neuville et al., 2021). Кроме того, у липы регистрируемая форма кроны влияет на продуктивность деревьев (Semaškienė, 2006).

Показана возможность дистанционного контроля состояния растительного покрова при лазерном зондировании бортовым лазерным устройством на двух длинах волн в видимом спектральном диапазоне и ближнем инфракрасном спектральном диапазоне. Такая лазерная система дистанционного зондирования может работать совместно с флуоресцентным лидаром для увеличения надежности распознавания объектов (Афонасенко и др., 2012; Белов и др., 2016).

В настоящее время накоплен банк флуоресцентных спектров различных древесных видов и разрабатываются алгоритмы их интерпретации по коррелятивным связям флуоресцентных характеристик с биологическими характеристиками растений (Edner et al., 1994; Lichtenthaler, 2021). Создаются методы автоматиче-

ской идентификации видов растений по их кривым индукции флуоресценции с использованием нейросетевого классификатора и искусственного интеллекта (Krajicek, Vrbova, 1994; Kirova et al., 2009).

Рассеивающая способность лесного полога является видоспецифичной, поскольку биологические особенности древесных видов находят выражение в огромном разнообразии морфологических характеристик кроны и компонентов ее фитомассы. Бортовая система лазерного поляриметра НАСА ориентирована на получение с борта авианосителя многоспектральных характеристик деполяризационных свойств лесного полога путем последовательного зондирования поверхности по курсу полета (Karlshoven, Dabney, 1988). При использовании импульсно-периодического лазера в качестве источника когерентного поляризованного света угловые и атмосферные помехи и искажения фактически исключаются и тем самым выделяется вклад зондируемой поверхности в результирующую деполяризацию лазерного сигнала.

В экспериментальных залетах, проведенных Годдарским центром НАСА, были установлены различия в степени поляризации в ИГ-зоне лазерного излучения трех древесных видов – клена, ели и лиственницы. Хвоя лиственницы длиннее, чем у ели, имеет более хаотический характер пространственной ориентации и соответственно дает максимальные рассеяние и эффект деполяризации при соответственно наименьшем показателе степени поляризации ($P = 0,037 \pm 0,012$ против $0,066 \pm 0,019$). В целом, хвойные вследствие более тонкой структуры хвоинок в сравнении с листьями обеспечивают лучшую проницаемость крон и лучшее рассеяние света в сопоставлении как с твердолиственным видом – клёном ($P = 0,124 \pm 0,024$), так и с крупнотравьем ($P = 0,150 \pm 0,026$) (Karlshoven, Dabney, 1990).

1.3.4 Аллометрические модели для дистанционной оценки фитомассы деревьев

1.3.4.1 Моделирование фитомассы деревьев в открытых древесных сообществах на основе прямых измерений размеров кроны

Диаметр (ширина) кроны – это основной показатель, применяемый при оценке лесных ресурсов с помощью аэрофотосъемки в самом начале зарождения дистанционных методов (Самойлович, 1953). Показатель диаметра кроны изначально применялся при оценке надземной фитомассы в открытых растительных сообществах пустынь. Этому способствовали многоствольность деревьев и кустарников и разреженная горизонтальная структура сообществ (Леонтьев, 1950; Ohmann et al., 1976). Для открытых сообществ саксаула (*Haloxylon Bunge*), произрастающих в пустынях Средней Азии, были установлены парные зависимости надземной фитомассы как от высоты куста, так и от диаметра кроны (Леонтьев, 1950). Для пяти американских кустарниковых сообществ высотой от 2 до 4 м получены парные аллометрические зависимости массы листвы и ствола от площади проекции кроны и высоты куста. Высота куста внесла 54% в объяснение изменчивости фитомассы листвы и ствола, а площадь проекции кроны – несколько больше, соответственно 69% и 56% (Ohmann et al., 1976).

Позднее перешли к двухфакторной оценке фитомассы. В частности, для саксаульников Туркмении, были разработаны аллометрические модели связи надземной фитомассы с высотой дерева (куста) и шириной кроны (Вейисов, Каплин, 1976):

$$\ln P_a = a_0 + a_1 \ln H + a_2 \ln D_{cr}, \quad (1.8)$$

где P_a – надземная фитомасса, кг; H – высота куста, м; D_{cr} – ширина (диаметр) кроны, м.

По данным надземной фитомассы 2 635 деревьев саксаула, взятых на 100 пробных площадях в пустынях Казахстана, рассчитаны модели (1.8) с коэффициентами детерминации от 0,841 до 0,854, предназначенные как для дистанционной, так и для наземной инвентаризации саксауловых сообществ (Usoltsev, 1990).

По материалам 340 модельных деревьев, взятых в редкостойных сообществах хвойных и лиственных видов в штате Айова (США) была установлена связь ширины кроны дерева с его диаметром на высоте груди, с коэффициентом корреляции для каждого вида более 0,98 (Krajicek et al., 1961). Столь

тесная связь была обусловлена отсутствием конкуренции в надземной части деревьев.

При переходе в анализе названной связи от открытых к сомкнутым древостоям было обнаружено существенное занижение ширины кроны при фотограмметрии вследствие того, что периферийные части крон становятся невидимыми из-за их перекрытия кронами соседних деревьев (Ilvessalo, 1950). Тем не менее, исследования связи фитомассы деревьев с диаметром кроны в сомкнутых древостоях получили широкое распространение.

1.3.4.2 Моделирование фитомассы деревьев в сомкнутых лесных сообществах на основе прямых измерений размеров кроны

Исследование связи массы ассимилирующих органов деревьев с шириной (диаметром) кроны в сомкнутых лесных сообществах было начато в конце XIX века. Положительные результаты оценки названной связи были показаны у ели европейской (Hartig, 1896), сосны обыкновенной (Dengler, 1937) и криптомерии японской (*Cryptomeria japonica*) (Kajihara, 1980; Усольцев и др., 2016в).

Изучение фитомассы ассимиляционного аппарата деревьев в зависимости от ширины кроны в сомкнутых лесных фитоценозах началось в конце 19 столетия. Зависимость оказалась положительной для ели европейской (Hartig, 1896), сосны обыкновенной (Dengler, 1937) и криптомерии японской (*Cryptomeria japonica*) (Kajihara, 1980). Эта связь была охарактеризована коэффициентом детерминации 0,721 у кипарисовика туполистного (*Chamaecyparis obtusa*) (Kajihara, 1981), от 0,83 до 0,94 у ели европейской и пихты белой разного возраста (Kern, 1962), 0,85 у сосны обыкновенной (Vanninen et al., 1996) и у видов тропической саванны Австралии от 0,36 (Levick, 2021) до 0,63 (Cook et al., 2015).

Проанализировав связь между фитомассой листвы и различными параметрами кроны на примере 26 деревьев кипарисовика в возрасте от 9 до 76 лет, М. Каджихара (Kajihara, 1981) обнаружил, что названная связь с площадью проекции кроны менее тесная, чем с объемом мантии кроны (т. е. ее облиственной части) ($0,849 < 0,906$). Аналогичный вывод он получил для криптомерии японской

(Kajihara, 1980). Предпринимались также попытки соотнести фитомассу кроны с ее объемом (Burger, 1939; Kern, 1962; Westman, Whittaker, 1975), но из-за сложности и недостаточной точности определения объема кроны они в то время не получили развития. Однако недавние достижения в области наземного лазерного зондирования позволяют автоматизировать оценку объема крон растущих деревьев (Baldwin, Peterson, 1997; Blanchette et al., 2015; Усольцев, 2016б; Levick, 2021).

На основе обширных эмпирических данных была предложена зависимость фитомассы кроны сосны обыкновенной от её диаметра для трех климатических зон Сибири (Поздняков и др., 1969). К сожалению, в последующих исследованиях в рамках Международной биологической программы и других экологических программ не уделялось достаточного внимания оценке параметров кроны как предикторов фитомассы деревьев. Сегодня у разных древесных видов доля модельных деревьев с измеренным диаметром кроны и высотой деревьев в их общем количестве составляет от 10 до 30%. Например, для ольхи в Евразии существуют 62 определения надземной фитомассы в связи с диаметром ствола, и только 23 – в связи с диаметром ствола, высотой дерева и диаметром кроны, а фитомасса корней ольхи определена только у 4 деревьев (Капустинскайте, Русецкас, 1982).

1.3.4.3 Моделирование фитомассы деревьев в сомкнутых лесных сообществах на основе традиционных аллометрических зависимостей с включением размеров кроны в качестве дополнительных независимых переменных

Согласно одной из теорий распределения фитомассы в компонентах (фракциях) дерева, надземную фитомассу предлагалось оценивать по аллометрической зависимости от диаметра ствола на высоте груди с фиксированным угловым наклоном (West et al. 1997), которая затем была дополнена зависимостью высоты от диаметра ствола (Zianis, 2008). Было установлено, что при одних и тех же размерах диаметра ствола и высоты дерева надземная фитомасса занижается, особенно у древесных видов с развитой кроной (Cannell, 1984). В тропических лесах на массу кроны приходится почти половина надземной фитомассы дерева (Goodman et al., 2014). В саваннах на севере Австралии доля массы кроны в

надземной фитомассе деревьев составляет от 12 до 45% (Rudge 2022). Это свидетельствует о важности регистрации крон деревьев при оценке их фитомассы. Тем не менее, характеристики кроны лишь недавно начали включать в структуру аллометрической модели (Lines et al., 2012; Lau et al., 2019).

Предложенные пантропические уравнения, которые включали высоту дерева, но не учитывали размеров кроны, занижали фитомассу деревьев на 11-14%, в первую очередь из-за игнорирования вклада ширины кроны у самых крупных деревьев. При этом ширина кроны обладала большей объяснительной способностью надземной фитомассы (10,5%) по сравнению с высотой дерева (6,0%) (Goodman et al., 2014). Включение в аллометрическую модель фитомассы деревьев *Pinus massoniana* Lamb. в Китае ширины кроны как третьей независимой переменной, дополнительно к диаметру ствола и высоте дерева, повысило коэффициент детерминации с 95,6 до 97,0%, т. е. на 1,4% (Fu et al., 2016). Аналогичное 1,4%-ное увеличение было получено в аналогичных моделях для фитомассы корней даурской лиственницы в Китае (Dong et al., 2018), а для надземной фитомассы в тополевых плантациях Китая – всего 0,1% (Zhang et al., 2016). Для тропических лесов Южной Америки аллометрическая модель надземной фитомассы, включающая в качестве независимой переменной диаметр ствола, объяснила 87% изменчивости надземной фитомассы деревьев. Включение в модель дополнительных двух переменных – базисной плотности и ширины кроны – повысило коэффициент детерминации до 93%, т. е. на 6% (Lau et al., 2019).

В центральных районах Тасмании (Австралия) на основе ручного лазерного сканера (ZEB1) была применена технология зондирования структурных признаков на уровне деревьев в качестве альтернативы традиционной таксации пробных площадей. Были получены оценки таких структурных характеристик, как высота дерева, диаметр ствола, ширина кроны, и на их основе была рассчитана надземная фитомасса деревьев (Samarretta et al., 2021).

Модели (1.8) были рассчитаны по материалам базы данных о фитомассе двухвойных сосен (подрод *Pinus* L.) для территории Евразии в количестве 1006 деревьев. Получены коэффициенты детерминации для фитомассы ствола, ветвей,

хвои, корней и надземной соответственно 0,976; 0,940; 0,905; 0,951 и 0,968 (Усольцев, 2016б; Usoltsev et al., 2019). Для сравнения: двухфакторные аллометрические модели, рассчитанные для того же компонентного состава с диаметром на высоте груди и высотой дерева в качестве независимых переменных, показали коэффициенты детерминации соответственно 0,988; 0,938; 0,897; 0,943 и 0,981. Таким образом, изменчивость массы листвы, ветвей и корней у сосны объясняется диаметром кроны в большей степени по сравнению с диаметром ствола, а изменчивость фитомассы ствола и надземной – наоборот, диаметром ствола (Усольцев, 2016б; Usoltsev et al., 2019).

По данным наземного лазерного сканирования низкорослых деревьев ели черной в Канаде установлено, что модели надземной фитомассы, включающие в качестве независимых переменных диаметр кроны и высоту дерева, показали лучшее соответствие исходным данным по сравнению с моделями, включающими традиционные измерения диаметра ствола и высоты дерева (Wagers et al., 2021).

Для мангровых (*Aegiceras corniculatum*) лесов Китая, в которых деревья часто представлены многоствольными сообществами, было рассчитано уравнение (Fu, Wu, 2011):

$$\ln P_a = a_0 + a_1 \ln(Dcr^2 \times H) \quad (1.9)$$

с коэффициентом детерминации 0,993. Но для одноствольных деревьев *Kandelia candel* аналогичное уравнение (1.9) характеризовалось меньшим коэффициентом детерминации 0,847 (Fu, Wu, 2011).

При наземном лазерном сканировании лесного древостоя может быть получено значение длины кроны (Campbell, Borden, 2005; Blanchette et al., 2015), которая при известном значении высоты дерева характеризует изменение фитомассы дерева в связи с его физиологическим состоянием, ценотическим положением в пологе и густотой древостоя (Oliver, Larson, 1996; Помäki et al., 2003; Kantola, Mäkelä, 2004; Fu et al., 2015; Dong et al., 2018). При включении в двухфакторную аллометрическую модель надземной фитомассы длины кроны в качестве третьей независимой переменной объяснительная способность модели повысилась с 78 до

84%, т. е. на 6% (Ubuy et al., 2018). Однако, остается проблема получения значений длины кроны на больших лесных площадях.

1.3.4.4 Рекурсивные модели фитомассы деревьев, совмещающие результаты наземной и лазерной таксации

Аллометрические модели фитомассы для разных древесных видов, исчисляемые уже десятками тысяч, описывают зависимость фитомассы деревьев от диаметра ствола и высоты дерева (Henry et al., 2015; Luo et al., 2019). При бортовой лазерной таксации деревьев, даже посредством дронов, оснащенных современным оборудованием, точная оценка диаметра ствола невозможна (Rudge et al., 2022).

Поэтому стали совмещать названные традиционные аллометрические модели с вспомогательными моделями, предназначенными для применения на основе лазерного зондирования (Kalliovirta, Tokola, 2005). Суть метода в том, что путем совмещения данных лазерного сканирования морфоструктуры полога и гиперспектральных данных определяется вид деревьев, их высота и диаметр кроны. Для каждого обнаруженного дерева по наземным данным рассчитываются вспомогательные модели для оценки диаметра ствола на высоте груди или по диаметру кроны (Danilin, Medvedev, 2004; Sönmez, 2009; Hernández-Cole, 2021), или по высоте дерева и диаметру кроны (Dalponte, Coomes, 2016). Далее применяются хорошо зарекомендовавшие себя подходы, разработанные для традиционных наземных исследований: надземная фитомасса деревьев оценивается с использованием опубликованных аллометрий «фитомасса - диаметр ствола» и суммируются в пределах пробных площадей для оценки пулов углерода. Проверка метода в Итальянских Альпах показала тесную связь ($R^2 = 0,98$) между полевыми и лазерными оценками запасов углерода (Dalponte, Coomes, 2016).

Названные вспомогательные модели начали предлагать к использованию уже на начальном этапе развития аэрометодов в лесной таксации (Ilvessalo, 1950). Было сделано заключение о возможности оценки диаметра ствола как функции только диаметра кроны (D_{cr}) (Jakobsons, 1970; Hernández-Cole, 2021), но была

также рекомендация дополнять названную функцию другими независимыми переменными (Talts, 1977).

На Южном Урале в высотном профиле горы Малый Ирмель связь диаметра кроны ели сибирской с диаметром ствола на высоте груди характеризовалась снижением коэффициента детерминации с 0,84 на верхнем до 0,68 на нижнем высотном уровне (Бабенко и др., 2008). По данным около 3 тыс. модельных деревьев в Финляндии была установлена значимая корреляция между диаметрами кроны и стволов у сосен и берез, но статистически слабая или незначимая у елей (Pvessalo, 1950).

Позднее по данным 5303, 3661 и 2282 модельных деревьев соответственно сосны, ели и березы в Финляндии рассчитаны зависимости $D = f(Dcr)$ с коэффициентами детерминации 0,72; 0,63 и 0,60. Включение высоты дерева в качестве второй независимой переменной, т. е. $D = f(Dcr, H)$, повысило коэффициенты детерминации соответственно до 0,85; 0,91 и 0,62. Сделан вывод, что определение диаметра ствола только по связи с диаметром кроны неприемлемо в связи с низкой точностью оценки, и рекомендована двухфакторная модель, включающая в качестве независимых переменных диаметр кроны и высоту дерева (Kalliovirta, Tokola, 2005). Аналогичный вывод был получен на примере сосны алеппской (*Pinus halepensis* Mill.) в Испании (Aguilar et al., 2022) и тикового дерева (*Tectona grandis* Linn. F.) в Эквадоре (Aguilar et al., 2021).

По данным 493, 173, 253 и 87 модельных деревьев соответственно ели, сосны, березы и осины в подзоне северной тайги Архангельской области предложены двухфакторные зависимости $D = f(Dcr, H)$ с коэффициентами детерминации 0,80; 0,80; 0,70 и 0,47 (Богданов и др., 2019). Аналогичные двухфакторные модели для оценки диаметра ствола рассчитаны по данным 7325 модельных деревьев 26 древесных и кустарниковых видов Евразии с коэффициентами детерминации, варьирующими в диапазоне от 0,802 (липа) до 0,983 (ива) (Усольцев, 2016б).

Для еловых древостоев (*Picea crassifolia* Kom.) на севере Китая была предложена вспомогательная модель (Fu et al., 2018):

$$D = a_0 + a_1 H + a_2 CPA; R^2 = 0,514; SE = 5,82, \quad (1.10)$$

где D – диаметр ствола на высоте груди, см; H – высота дерева, м; CPA – площадь проекции кроны, м².

Полученная модель (1.10) совмещена с ранее опубликованными моделями для массы стволов, ветвей, хвои и генеративных органов *Picea crassifolia*, которые имели вид (Wang et al., 1998):

$$\ln P_i = a_0 + a_1 \ln(D^2 \times H), \quad (1.11)$$

где P_i – фитомасса i -й фракции, кг. Модели (1.10) и (1.11) являются связанными (рекурсивными), пригодными для оценки фракций фитомассы деревьев ели как при наземной таксации, так и при лазерном зондировании. Путем подстановки модели (1.10) в модель (1.11) получают значения фракций фитомассы.

По материалам 2 395 модельных деревьев с измеренными показателями надземной фитомассы, полученными «деструктивным» методом в лесных сообществах и саваннах были рассчитаны модели (1.9) (Jucker et al., 2017). Существенно бóльший объем фактических данных 1 492 растительных видов из 127 семейств в количестве 108 753 модельных деревьев был получен там же с замерами диаметра ствола, высоты дерева и диаметра кроны. В преамбуле авторы констатировали наличие тесных связей надземной фитомассы как с высотой дерева, так и с шириной кроны, и решили выяснить, могут ли эти две независимые переменные объяснить достаточную долю изменчивости надземной фитомассы деревьев, не прибегая к использованию в качестве независимой переменной диаметр ствола на высоте 1,3 м (Jucker et al., 2017).

Было проанализировано несколько вариантов моделей для надземной фитомассы и предложена модель с комбинированной переменной:

$$\ln P_a = a_0 + a_1 \ln(H \times D_{cr}), \quad (1.12)$$

которая в данном случае лучше объясняла изменчивость фитомассы, чем модель (1.11).

Для проверки гипотезы, можно ли при оценке фитомассы деревьев обойтись без замера диаметра ствола, авторы предложили вспомогательную модель:

$$\ln D = a_0 + a_1 \ln(H \times D_{cr}), \quad (1.13)$$

Затем уравнение (1.13) было подставлено в модель Чейва (Chave et al., 2014) для надземной фитомассы деревьев тропических лесов, в которой D является одной из независимых переменных. При сопоставлении ошибки этой двухступенчатой системы рекурсивных уравнений с ошибкой, полученной по уравнению (1.12), сделан вывод в пользу уравнения (1.12). Тем самым авторы показали, что при оценке фитомассы деревьев дистанционными методами можно обойтись без замера диаметра на высоте 1,3 м (Jucker et al., 2017). Позднее был предложен улучшенный вариант модели определения надземной фитомассы без замера диаметра ствола с применением дронов, в основу которой положена теория пайп-модели (Shinozaki et al., 1964a, b; Machimura et al., 2021).

Позднее на примере растительности саванн Австралии был подтвержден вывод о возможности и даже необходимости при дистанционной оценке фитомассы деревьев обходиться без измерения и включения в модели диаметра ствола на высоте груди. Главным аргументом при этом была установленная слабая обусловленность диаметра ствола такими переменными, как диаметр кроны и высота дерева в растительности саванн (Luck et al., 2020; Levick et al., 2021; Rudge et al., 2021).

1.3.4.5 Выбор структуры модели, предназначенной для оценки фитомассы деревьев путем лазерного зондирования

Как было показано выше, фитомасса деревьев описывается зависимостями от диаметра кроны и высоты дерева, имеющими разную структуру переменных и предназначенных только для оценки надземной фитомассы. В этой связи был выполнен сравнительный анализ некоторых структур регрессионных моделей, применяемых для оценки фитомассы деревьев посредством лазерного зондирования, на примере двухвойных сосен (подрод *Pinus* L.). Анализ выполнен на основе данных о фитомассе 2 128 двухвойных сосен, приведенных в базе данных для лесообразующих видов Евразии (Usoltsev et al., 2022).

Выполнен сравнительный анализ трех структур моделей, упомянутых выше:

$$\ln P_i = a_0 + a_1 (\ln Dcr) \tag{1.14}$$

$$\ln P_i = a_0 + a_1 (\ln Dcr) + a_2 (\ln H) \tag{1.8}$$

$$\ln P_i = a_0 + a_1 [\ln(Dcr \times H)] \tag{1.12}$$

Результаты расчета моделей (1.14), (1.8) и 1.12) показаны в таблице 1.1.

Таблица 1.1 – Результаты расчета уравнений (1.14), (1.8) и (1.12)

Обозначение параметров и статистик	Зависимые переменные				
	$\ln P_s$	$\ln P_f$	$\ln P_b$	$\ln P_a$	$\ln P_r$
Модель (1.14)					
$a_0^{(a)}$	1,9015	-0,5977	-0,5105	2,0190	0,4630
$\ln Dcr$	2,5569	2,2084	2,8240	2,5435	2,2996
$adjR^{2(b)}$	0,569	0,679	0,728	0,631	0,558
$SE^{(c)}$	1,23	0,84	0,96	1,09	1,11
Модель (1.8)					
a_0	-2,9778	-1,9475	-2,4571	-1,9719	-2,2715
$\ln Dcr$	1,0510	1,7508	2,1776	1,2917	1,2307
$\ln H$	2,2852	0,6960	0,9898	1,9169	1,3971
$adjR^2$	0,939	0,733	0,800	0,916	0,766
SE	0,46	0,77	0,83	0,52	0,80
Модель (1.12)					
a_0	-2,0523	-2,6571	-3,2525	-1,5134	-2,1707
$\ln(Dcr \times H)$	1,7108	1,1879	1,5463	1,6240	1,3257
$adjR^2$	0,908	0,698	0,771	0,907	0,767
SE	0,57	0,82	0,89	0,54	0,80

Примечание: $a_0^{(a)}$ – Свободный член уравнения скорректирован на логарифмическую трансформацию (Baskerville,1972); $adjR^{2(b)}$ – коэффициент детерминации, скорректированный на число переменных; $SE^{(c)}$ – стандартная ошибка уравнения.

Мы видим, что введение второй независимой переменной повысило объяснительную способность модели (1.8) по отношению к модели (1.14) по фитомассе ствола, хвои, ветвей, надземной и подземной на 37, 6, 7, 29 и 21% соответственно.

Но введение комбинированной переменной в модели (1.12) снизило её адекватность по отношению к модели (1.8) по фитомассе ствола, хвои, ветвей, надземной и подземной на 3, 4, 3, 1 и 0% соответственно.

В чем может быть причина противоположности нашего результата по отношению к ранее полученному в разделе 1.3.4 выводу (Jucker et al., 2017)? Как известно, планируемый эксперимент может быть активным и пассивным. При активном эксперименте объект исследования управляется путем задания действующим на него факторам определенных уровней, когда все уровни некоторого фактора комбинируются со всеми уровнями остальных факторов. В таком случае обеспечивается полная ортогональность действующих факторов. В биологии, в том числе лесоведении, исследователь имеет дело с пассивным экспериментом, пассивно наблюдает за тем, как эксперимент ведет природа, не обеспечивающая ортогональности факторов (Налимов, 1971). При этом ортогональность факторов обеспечивается лишь теоретически, т.е. отбором из базы данных только тех определений, в которых данному значению одного фактора будет соответствовать набор значений второго фактора в его максимальном диапазоне и наоборот. Но практически это трудно выполнимо, а это значит, что полная ортогональность действующих факторов недостижима, и мы сталкиваемся всегда с какой-то более или менее выраженной их корреляцией. При высокой корреляции обычно статистически значимым оказывается лишь один из факторов. Вводя в модель комбинированную независимую переменную в виде произведения факторов (см. модель (1.12)), мы учитываем совместное действие двух факторов, но степень их взаимной корреляции оказывается скрытой. В случае, когда модель (1.12) оказывается более информативной по сравнению с моделью (1.8), как это было показано в разделе 1.3.4.5 (Jucker et al., 2017), то это означает наличие высокой корреляции между Dcr и H , что не способствует устойчивости оценок. В нашем случае коэффициент корреляции между Dcr и H составил 0,58, и видимо он был достаточно мал, чтобы обеспечить более высокую адекватность модели (1.8) по сравнению с моделью (1.12).

Аллометрические модели, предназначенные для определения фитомассы путем дистанционной регистрации диаметра кроны и высоты деревьев, в литературе немногочисленны по сравнению с традиционными моделями (Goodman et al., 2014; Jucker et al., 2017; Lau et al., 2019; Usoltsev et al., 2019; Machimura et al., 2021). В литературных источниках представлены аллометрические модели для оценки фитомассы корней деревьев по известным значениям диаметра ствола на высоте груди (Drexhage, Colin, 2001) и по известным значениям высоты дерева и диаметра кроны (Усольцев, Цепордей, 2022д).

Насколько нам известно, закономерности изменения названных моделей в климатических градиентах в литературных источниках отсутствуют. Этот дефицит должен быть устранен как можно скорее в связи с очевидными перспективами оценки лесной фитомассы с использованием методов дистанционного, и особенно лазерного зондирования.

1.4 Фитомасса и чистая первичная продукция (ЧПП) насаждений в географических градиентах

1.4.1 Регионализация всеобщих моделей путем введения фиктивных переменных

В предыдущем разделе было показано, что модели фитомассы деревьев смешанного типа дают возможность получить расчетные значения фракционного состава фитомассы деревьев лесообразующих древесных видов, специфичные для разных экорегионов Евразии.

Подобные модели смешанного типа в виде системы рекурсивных уравнений были построены для древостоев двухвойных сосен Евразии (подрод *Pinus* L.) (Усольцев, Цепордей и др., 2018а):

$$\ln H = f(\sum a_i X_i, \ln A) \rightarrow \ln D = f(\sum a_i X_i, \ln A, \ln H)$$

↓

$$\rightarrow \ln N = f(\sum a_i X_i, \ln A, \ln H, \ln D) \rightarrow \ln M = f(\sum a_i X_i, \ln H, \ln D, \ln N)$$



$$\ln (P_i) = f(\Sigma a_i X_i, \ln A, \ln H, \ln D, \ln N), \quad (1.15)$$

обозначения здесь и далее: P_i – фитомасса i -й фракции: $P_s, P_{bk}, P_b, P_f, P_r, P_u$ – соответственно ствол в коре, кора стволов, ветви, хвоя, корни, нижний ярус, т/га абсолютно сухой массы; M – запас древесины на 1 гектар, м³; A – возраст древостоя, лет; H – средняя высота деревьев, м; D – средний диаметр ствола на высоте груди, см; N – число деревьев, тыс. экз/га; $\Sigma a_i X_i$ – блок фиктивных переменных, кодирующих региональную принадлежность исходных данных.

Путем последовательного табулирования системы (1.15) по задаваемому возрасту древостоя получена таблица возрастной динамики фитомассы кедровых сосен, и из нее для регионального анализа взяты данные для возраста 60 лет. В результате установлено, что запасы общей фитомассы в возрасте 60 лет в естественных сосняках снижаются с 287 т/га в Японии до 104-123 т/га в Сибири, и в культурах соответственно с 306 т/га до 116-136 т/га; масса корней в естественных сосняках с 63 до 18-21 т/га и в культурах с 68 до 20-24 т/га соответственно. В остальных экорегионах общая фитомасса находится в пределах 147-220 т/га в естественных сосняках и 160-240 т/га в культурах. Масса хвои снижается с 8,4-9,9 т/га на юге Западной Сибири до 5,3-6,3 т/га на севере Европейской части России (Усольцев, Цепордей и др., 2018а).

Система моделей (1.15), построенная для лиственницы (*Larix Mill.*), была протабулирована по задаваемому возрасту, и из полученной таблицы взяты для анализа данные о фитомассе для возраста 100 лет. Показано, что наибольшие значения фитомассы (210-450 т/га) соответствуют регионам, прилегающим к Атлантическому и Тихоокеанскому побережьям, а также регионам, расположенным на южном пределе ареала и наименьшие – северотаёжным регионам Сибири, где лиственничники произрастают на многолетней мерзлоте (Усольцев, Цепордей и др., 2018б).

Расчетные данные, полученные аналогичным образом для *Betula L.*, показали, что наибольшие значения фитомассы (202 т/га) соответствуют европейским регионам, прилегающим к атлантическому побережью, а наименьшие (65-94 т/га)

– северотаёжным регионам России. Промежуточное положение по показателю общей фитомассы (140-177 т/га) занимают березняки южной части их евразийского ареала (Usoltsev et al., 2020a).

Аналогичные расчетные данные для *Populus* L. показали, что наибольшими значениями фитомассы характеризуются плантации *P. davidiana* в Японии (467 т/га) и *P. tremula* в Западной Европе (270 т/га), растущие в регионах, прилегающих к тихоокеанскому и атлантическому побережьям, а наименьшие (71 т/га) – древостоям *P. alba* в степной зоне юга России (Усольцев, Цепордей и др., 2018в; Usoltsev et al., 2021a). Для рода *Quercus* L. наибольшие значения фитомассы (321 т/га) соответствуют древостоям *Q. crispula* и *Q. glauca* в Японии, а наименьшие (194 т/га) – древостоям *Q. robur* в Западной Европе. Промежуточное положение по показателю общей фитомассы (213-242 т/га) занимают дубовые древостои в остальных экорегионах (Usoltsev et al., 2020b).

Таким образом, использование моделей смешанного типа для фитомассы деревьев и древостоев, включающих численные и фиктивные переменные, позволяет получить результаты двоякого рода. Во-первых, сопоставление результатов подобных моделей, выполненных на «всеобщем» и локальном уровнях, дает представление о возможных смещениях при использовании всеобщих моделей в локальных условиях Евразии. Во-вторых, путем табулирования рекурсивной системы моделей смешанного типа по структурированным значениям численных переменных можно получить расчетные значения фракционного состава фитомассы лесообразующих древесных видов, специфичные для разных экорегионов Евразии. Однако географический анализ этих расчетных значений фитомассы дает лишь ориентировочные закономерности в первом приближении. В частности, общей для всех видов является закономерность снижения фитомассы в географическом градиенте от Тихоокеанского и Атлантического побережий в направлении Сибири. В широтном (зональном) градиенте определенных закономерностей не выявлено.

В дальнейшем анализе мы рассмотрим результаты оценки фитомассы древостоев на основе моделей с двумя типами независимых переменных, а именно, таксационных показателей древостоев и географических переменных.

1.4.2 Модели фитомассы на уровне древостоев

Первые попытки глобального анализа продуктивности древостоев были основаны на корреляции прироста древесного запаса (Weck, 1954; Paterson, 1956) или ЧПП (Григорьев, Будыко, 1956; Brown, Lugo, 1982) с климатическим индексом – интегральным показателем, объединяющим несколько климатических факторов. Но поскольку в действительности вклады солнечной радиации, температуры, влажности и других факторов в величину продуктивности имеют специфичные уровни, они должны учитываться отдельно (Wilson, 1966; Лосицкий, Чуенков, 1980).

Подобные попытки оценивать долю изменчивости фитомассы лесных древостоев на территории России, объясненную одними лишь климатическими факторами показали, что сумма положительных дневных температур и индекс влажности в совокупности объясняют 26% изменчивости фитомассы, а с учетом видового состава 34% (Krankina et al., 2005). Примерно такие же результаты получены для лесов Восточной Сибири в целом, без учета видового состава. По данным фитомассы древостоев 226 пробных площадей с преобладанием лиственницы по учету на 2010 год и климатических показателей, средних за период с 1981 по 2010 годы, установлено, что изменчивость названного показателя объясняется средней температурой июля на 34%, средней температурой января на 2,6% и среднегодовыми осадками на 11% (Miesner et al., 2022). В обоих исследованиях вклад структурных (таксационных) показателей в объяснение изменчивости фитомассы не учитывался. Низкий процент детерминированности фитомассы авторы объясняют тем, что неучтенные структурные переменные варьируют в меньших пространственных масштабах по сравнению с климатом (Miesner et al., 2022). Более высокие показатели адекватности получены в горных условиях северо-востока Китая при оценке фитомассы стволов лиственницы и березы (т/га). Установлена поло-

жительная связь с годовыми осадками ($R^2 = 0,79 - 0,86$) и отрицательная связь с средней температурой ($R^2 = 0,36 - 0,40$) (Khan et al., 2019).

Для того чтобы понять возможные влияния изменений климата на биологическую продуктивность лесного покрова и получить достаточно адекватные результаты моделирования этой взаимосвязи, необходимо располагать экспериментальными данными о продуктивности и климатических переменных в максимально широком диапазоне их вариации, т. е. на глобальном или континентальном уровнях. В работе (Zeller et al., 2018) в модель продуктивности лесов для территорий Германии и США были включены географические координаты пробных площадей, а также годовые осадки и температура наряду с основными определяющими независимыми переменными, и результаты оказались неопределенными. Возможные причины неопределенности: (1) климатические переменные модели коррелируют с географическими координатами пробных площадей, и (2) диапазоны изменчивости климатических переменных в пределах одной европейской страны были слишком малы для получения устойчивых закономерностей (Усольцев, Ковязин, Цепордей, 2020б).

В структуру моделей фитомассы древостоев включаются обычно в качестве независимых переменных такие показатели, как возраст, густота, средняя высота и диаметр, запас древостоя (He et al., 2021с) или возраст и густота древостоя (Chen et al., 2022), но факторы окружающей среды часто игнорируются. Тем не менее, географические переменные являются важными факторами, определяющими фитомассу древостоя (Wu et al., 2020), и глобальное изменение климата оказывает на нее существенное влияние (Ma et al., 2012; Усольцев, Цепордей, 2021г).

Исследована связь фитомассы древостоев с климатическими переменными на примере культур лиственницы северо-востока Китая. Было установлено, что надземная и общая фитомасса лиственничников объясняется совокупностью таксационных показателей (средняя высота, диаметр ствола и густота) соответственно на 96,7 и 95,3%. Включение в модели гидротермического коэффициента в качестве дополнительной независимой переменной повысило их объяснительную

способность соответственно на 0,41 и 0,63%. Однако вклады таксационных показателей и гидротермического коэффициента в объяснение изменчивости фитомассы лиственничников составили соответственно 98 и 2% (He et al., 2021a; 2022; Усольцев, 2016г).

С формированием первой, наиболее полной базы данных о фитомассе лесных насаждений лесообразующих видов (родов) (Усольцев, 2010), появилась возможность получить статистически значимые трансконтинентальные закономерности изменения фитомассы лесных насаждений по основным климатическим градиентам для древесных родов, представленных на большей части Евразии: двухвойные сосны (подрод *Pinus* L.), лиственница (*Larix* Mill.), ель (*Picea* A. Dietr.), пихта (*Abies* Mill.), берёза (*Betula* L.), осина и тополи (*Populus* L.) и дуб (*Quercus* L.).

На основе содержательного анализа материалов базы данных В.А. Усольцевым (2016а) предложена структурная форма регрессионной модели:

$$N = f(A, Zon, ICKh) \rightarrow M = f(A, N, Zon, ICKh) \rightarrow Pi = f(A, N, M, Zon, ICKh), \quad (1.16)$$

где *Zon* – номер зонального пояса: 1 – субарктический, 2 – северный умеренный, 3 – южный умеренный, 4 – субтропический, 5 – субэкваториальный (Алисов, Полтараус, 1974); *ICKh* – индекс континентальности климата по С. П. Хромову (1957).

Путем табулирования модели (1.16) для 100-летнего возраста древостоев двухвойных сосен установлено, что в зональном градиенте масса хвои монотонно возрастает в направлении от субарктического к субэкваториальному поясу, а масса стволов и корней имеет максимум в южном умеренном поясе. В градиенте континентальности, т. е. в направлении от Атлантического и Тихоокеанского побережий к полюсу континентальности в Якутии, фитомасса всех фракций монотонно снижается (Усольцев, 2016а).

Фитомасса лиственничников всех фракций в зональном градиенте возрастает от субарктического до южного умеренного пояса, а затем монотонно снижается в направлении субэкваториального пояса. В градиенте континентальности фитомасса всех фракций монотонно снижается, за исключением массы хвои, которая в

отличие от остальных фракций монотонно возрастает от субарктического (2,8 т/га) до субэкваториального (3,3 т/га) пояса.

В отличие от сосняков и лиственничников, фитомасса хвои, ветвей и корней в елово-пихтарниках имеет максимум в южном умеренном поясе, а фитомасса стволов и надземная монотонно увеличивается в направлении от субарктического до субэкваториального пояса. В градиенте континентальности фитомасса всех фракций елово-пихтарников монотонно снижается.

Фитомасса всех фракций в березняках в зональном градиенте имеет максимум в северном и южном умеренном поясе, а в градиенте континентальности масса листы и корней увеличивается, а масса ветвей и стволов снижается. В насаждениях *Populus* в зональном градиенте фитомасса листы и корней увеличивается, фитомасса стволов снижается, а фитомасса ветвей имеет максимум в субтропическом поясе. В градиенте континентальности масса листы увеличивается, а масса стволов и ветвей уменьшается. В дубовых насаждениях в зональном градиенте фитомасса листы, ветвей и корней увеличивается, а стволов – снижается. В градиенте континентальности фитомасса всех фракций монотонно снижается (Усольцев, 2016а).

Таким образом, динамика фитомассы древостоев в зональном градиенте и градиенте континентальности различается как по древесным родам, так и по фракциям. Фитомасса древостоев того или иного рода в градиентах температур и осадков на территории Евразии ранее не изучалась.

1.4.3 Модели ЧПП на уровне древостоев

Чистая первичная продукция (ЧПП) представляет собой чистый «сток» углерода из атмосферы в растительный покров и поэтому широко используется в качестве показателя интенсивности изъятия атмосферного углерода наземными экосистемами, т. е. характеристики их углерод депонирующей способности (Усольцев, 2016а).

Существуют два общепринятых подхода к расчету фитомассы и ЧПП, включенных в углеродный цикл. Первый основан на применении аллометриче-

ских уравнений, второй – на использовании конверсионных коэффициентов фитомассы (ККБ). ККБ определяется как отношение общей фитомассы или ЧПП древостоя (включая надземную, подземную и нижний ярус) к запасу стволовой древесины (Замолодчиков, Уткин, 2000). Сопоставление названных двух методов применительно к лесам России, Словакии и Испании показало близкие результаты (Уткин и др., 1997; Konôrka et al., 2011).

Хотя ЧПП и фитомасса насаждений определяются одними и теми же эндо- и экзогенными факторами, но характер зависимостей от этих факторов у них разный. Показатели фитомассы достаточно консервативны, тогда как ЧПП более чутко реагирует на изменение названных факторов, в том числе возраста. Трудоемкость получения фактических данных ЧПП насаждений существенно превышает таковую при определении их фитомассы, и по этой причине в базах данных количество определений фитомассы в шесть раз больше, чем ЧПП (Усольцев, 2010).

На основе содержательного анализа материалов базы данных В.А. Усольцевым (2016а) предложена структурная форма рекурсивной системы моделей для ЧПП:

$$\begin{aligned} N = f(A, Zon, ICKh) \rightarrow M = f(A, N, Zon, ICKh) \rightarrow Pi = f(A, N, M, Zon, ICKh) \rightarrow \\ \rightarrow \ln Zi = f(A, N, Pi, Zon, ICKh) \end{aligned} \quad (1.17)$$

Сделан вывод, что в направлении от атлантического и тихоокеанского побережий к полюсу континентальности евразийского материка надземная и общая ЧПП древесного яруса всех древесных родов монотонно снижается. Аналогичная закономерность характерна для подземной ЧПП древостоев большинства родов за исключением березняков и осинников с тополёвниками: в березняках закономерность противоположная, а в древостоях *Populus* имеется максимум при индексе континентальности 75% (Усольцев, 2016а).

В приведенных выше исследованиях дан анализ географических закономерностей в изменении продуктивности не обезличенного лесного покрова, как сегодня часто выполняется, а на уровне основных лесообразующих древесных родов, впервые анализируемых на уровне всей Евразии. Тем не менее, каких-либо общих

закономерностей для всех древесных родов (видов) или видоспецифичных различий в этих закономерностях не было выявлено.

Установленная противоречивость трендов изменения фитомассы деревьев и фитомассы и ЧПП древостоев как для исследованных древесных родов, так и для разных фракций, имеет несколько возможных причин. Это неравномерность распределения фактических данных о фитомассе деревьев и древостоев в двух названных градиентах, недостаточное количество данных о фитомассе для некоторых родов, особенно – малое количество данных о фитомассе и ЧПП корней в сравнении с надземной фитомассой. Фактические данные о фитомассе и ЧПП древостоев представлены в значительной степени смешанными сообществами, и доли примеси как лиственных видов в составе хвойных, так и хвойных видов в составе лиственных древостоев, сильно варьируют, что вызывает неопределенность оценок, особенно массы листвы и хвои.

Наконец, существенную долю неопределенности в оценку фитомассы и ЧПП могла внести коррелированность двух исследуемых градиентов. Имеется в виду коррелированность двух факторов, включенных в регрессионную модель фитомассы: (1) природная зональность, количественно выраженная суммой эффективных температур, или географической широтой местности, или просто рядом натуральных чисел, и (2) степень континентальности климата, т. е. удаленности от атлантического и тихоокеанского побережий, выраженная одним из индексов континентальности. Но поскольку линии названных побережий пролегают под углом к меридианам и не ортогональны по отношению к географической широте, в формулу индекса континентальности обычно, кроме разности минимальной и максимальной температур, входит географическая широта.

Текущие климатические сдвиги связывают сегодня с изменением температур и осадков, а не с изменением континентальности климата или границ природных зон, хотя смещения последних имеют место чисто теоретически. Поэтому более перспективным направлением в оценке изменения биологической продуктив-

ности и углерод депонирующей способности деревьев и древостоев разных древесных родов в пределах Евразии под влиянием климатических сдвигов может быть анализ биопродукционных показателей имеющихся баз данных в градиентах температур и осадков.

Насколько нам известно, ЧПП древостоев того или иного вида в градиентах температур и осадков на территории Евразии ранее не изучалась.

1.5 Изменение фитомассы деревьев и древостоев в территориальных градиентах температур и осадков

Показанные выше смещения всеобщих моделей фитомассы деревьев при их применении исключают возможность их использования на региональных уровнях. Тем не менее, на глобальном уровне предлагаются модели фитомассы древостоев, которые обезличены по возрасту, морфоструктуре леса, видовому составу (Lieth, 1974; Huston, Wolverton, 2009).

В структуру моделей фитомассы древостоев, оцениваемой на локальных уровнях, включаются обычно в качестве независимых переменных такие таксационные показатели, как возраст, густота, средняя высота и диаметр ствола, запас древостоя (Усольцев, 1988), но факторы окружающей среды часто игнорируются. Известно, однако, что структура фитомассы зависит от климата (Reich et al., 2014), и параметры моделей фитомассы изменяются под влиянием глобальных климатических сдвигов, что, в свою очередь, влияет на результаты оценки фитомассы (He et al., 2021; Усольцев, Цепордей, 2021г).

Поэтому в последние годы появились результаты моделирования фитомассы в пределах крупных регионов, в которых задействованы как таксационные показатели, так и климатические переменные. На уровне древостоев по материалам 2 680 пробных площадей, заложенных в культурах лиственницы и двух видов сосен (Zhang et al., 2022a). Рассчитаны модели общей фитомассы, включающие в

качестве независимых переменных возраст древостоя и среднегодовые показатели температур и осадков, усредненные за период с 1981 по 2015 годы. Коэффициенты детерминации моделей для лиственницы, сосны Массона и сосны китайской красной составили соответственно 0,47; 0,29 и 0,44. По результатам моделирования установлено, что снижение средней температуры на 1°C вызовет снижение прироста фитомассы на величину от 3,8% до 4,5%, а снижение годовых осадков на 100 мм вызовет снижение прироста фитомассы на величину от 3,6% до 6,5% (Zhang et al., 2022a).

Таким образом, исследования взаимосвязи между фитомассой деревьев и древостоев и гидротермическими показателями, в частности, температурой и количеством осадков, проводятся в основном на региональных уровнях (Zeng et al., 2017; Fu et al., 2017a). Как изменения климата влияют на фитомассу деревьев и древостоев в трансконтинентальных градиентах, сегодня неизвестно (Usoltsev et al., 2020a; Marcolla et al., 2020; Усольцев, Цепордей, 2021г).

1.6 Относительные показатели фитомассы деревьев и древостоев лесообразующих древесных родов Евразии в градиентах природной зональности и континентальности климата

В теоретической биологии в качестве перспективного метода количественной характеристики развития организмов рассматривается применение безразмерных критериев, к достоинствам которого относится «...уменьшение числа переменных, подлежащих изучению, более чёткое выражение внутренних связей процессов, получение для некоторого множества случаев обобщённых характеристик, позволяющих выяснить общие закономерности для этого множества и представить их в конечном счёте в количественной форме» (Детлаф, 1982). Согласно Р. Риклефсу (1979), мерой внутренней устойчивости биологической системы служит её способность противостоять факторам воздействия, а саму устойчивость он определяет как отношение между изменчивостью в среде и изменчивостью в са-

мой системе. Снижение некоторых характерных соотношений фитомассы (прироста к общей фитомассе, площади поверхности к объёму и др.) Р. Риклефс рассматривает скорее как фактор повышения устойчивости растительного сообщества, нежели эволюционной приспособленности отдельного организма.

Из относительных (безразмерных) показателей, имеющих отношение к биологической продуктивности лесных экосистем в рамках нашего исследования, рассматриваются: (1) продуктивность ассимиляционного аппарата (ПАА), определяемая величиной ЧПП, приходящейся на единицу массы ассимиляционного аппарата (Burger, 1929, 1935, 1937, 1945, 1947, 1948, 1940, 1941, 1942, 1950, 1951, 1952, 1953; Габеев, 1990), (2) отношение подземной фитомассы к надземной (ОПН) (root: shoot ratio), и (3) плотность охвоения побегов (ПОП) как индикатор стрессового состояния деревьев (Sytnyk et al., 2017).

В литературных источниках сегодня наиболее представлены материалы по фитомассе растительного покрова, а также результаты моделирования динамики фитомассы в возрастном, эколого-ценотическом и биогеографическом аспектах. В меньшей степени представлены соответствующие данные о ЧПП. Данные о ПАА и ОПН публикуются редко, а сведения о ПОП практически отсутствуют.

1.6.1 Продуктивность ассимиляционного аппарата (ПАА)

Исследование динамики ПАА под влиянием различных экзо- и эндогенных факторов, выполненное В.А. Усольцевым (2016а) по экспериментальным данным Г. Бургера (Burger, 1929-1953) и Н.И. Казиминова с соавторами (1977) показало, что на величину ПАА деревьев влияют возраст, размеры дерева и добротность условий произрастания, однако наблюдается большой диапазон варьирования ПАА как при разных, так и при идентичных уровнях экзо- и эндогенных факторов. Изменение ПАА деревьев в пределах древостоя у разных видов характеризуется в зависимости от класса роста, разного возраста и различной морфологии совершенно неоднозначными трендами: убывающим, возрастающим и колоколообразным (Усольцев, 2016а; Цепордей, 2019).

По мере увеличения континентальности климата ПАА всех древесных видов снижается, наиболее интенсивно в сосняках, менее интенсивно, почти одинаковыми темпами у листопадных видов и практически не изменяется в елово-пихтовых сообществах. Резкому снижению ПАА сосняков при отсутствии какого-либо тренда в елово-пихтарниках в направлении от атлантического и тихоокеанского побережий к полюсу континентальности В. А. Усольцев с соавторами (2018г) не нашли приемлемого объяснения.

Выявлена иерархия викарирующих древесных видов по величине ПАА. В южном умеренном поясе при индексе континентальности климата, равном 75, показатели ПАА снижаются в последовательности: осина с тополями, лиственница, дуб, берёза, сосна, ель с пихтой. При всем многообразии трендов ПАА древесных видов установлено (Усольцев, Цепордей и др., 2018г): закономерности изменения показателей ПАА не всегда подчиняются известным в литературе обезличенным по видовому составу убывающим трендам биопродуктивности в направлении от экваториальной области к полюсам (Anderson et al., 2006; Huston, Wolverton, 2009) и имеют видоспецифичный характер (Цепордей, 2019).

1.6.2 Отношение подземной фитомассы к надземной (ОПН)

В биопродукционных исследованиях лесного покрова одной из важных задач является определение структурных, экологических и ценологических закономерностей между подземной и надземной частями фитомассы деревьев и древостоев, в которых протекают функциональные взаимоотношения между ассимиляционным аппаратом и корневой системой, определяющие развитие древесных растений (Казарян, 1969).

Вследствие наблюдаемых климатических сдвигов актуализируется проблема точных оценок углерод депонирующей способности лесов и её возможной темпоральной динамики. В экологии растений наименее изучены их корневые системы (Yuen et al., 2013; Lu et al., 2022). Необходимо отметить важную роль корневых систем в депонировании атмосферного углерода и смягчении последствий потепления климата. Если в отношении надземной фитомассы установлен общий

тренд ее увеличения вследствие фенологических сдвигов, то в отношении корневых систем попытки выявления аналогичных фенологически обусловленных закономерностей пока не увенчались успехом (Mariën et al., 2021; Liu et al., 2022). Наблюдается диспропорция в степени изученности количественных характеристик листы и корней древесных растений, хотя корни в не меньшей степени, чем листья, определяют продукционный потенциал растения (Montagnoli et al., 2022). Имеются существенные неопределенности при решении названной проблемы, особенно в той ее части, которая касается функциональной экологии подземной части растений (*below-ground functional ecology*). Хотя экология корневых систем имеет давнюю историю, пробелы в понимании связей между их структурой и функциями препятствуют их адекватной количественной оценке (Freschet et al., 2021). Названные неопределенности проявляются уже на начальном уровне исследований, при определении фактической структуры фитомассы корневых систем и особенно – её годичной продукции (Singh et al., 1984; Усольцев, 2018д), и связаны они с отсутствием единой, достаточно корректной методики их определения.

На сегодняшний день для решения всевозможных экологических проблем планетарного уровня сформированы и продолжают активно пополняться мировые базы данных по фитомассе и чистой первичной продукции лесных экосистем, в число которых входит информация о массе корней (Gill, Jackson, 2000; Schenk, Jackson, 2002; Usoltsev, 2020b; Lu et al., 2022).

Известно, что наибольшая доля (около 77%) объясненной изменчивости фитомассы корней приходится на морфоструктуру деревьев, т. е. на их таксационные показатели (Усольцев, Цепордей и др., 2022г). Разрабатываются соответствующие аллометрические модели для оценки фитомассы корней (Kira et al., 1967; Каризуми, 1968; Усольцев, 1988; Le Goff, Ottorini, 2001; Niiyama et al., 2010), при региональном применении которых выявляются существенные смещения, которые объясняются географическими (климатическими) особенностями регионов (Wang et al., 2002; Wirth et al., 2004; Усольцев и др., 2017а). Публикация глобальных баз данных о фитомассе корней создает предпосылку для вычленения

климатической составляющей при объяснении ее изменчивости путем введения в модель в качестве независимых переменных как таксационных, так и климатических показателей.

Исходя из концепции постоянства (возможно, генетически закрепленного в оптимальных условиях роста) корне-лиственных функциональных связей (Казарян, 1969; Лир и др., 1974), устанавливались видоспецифичные значения отношения подземной фитомассы к надземной (ОПН) (в зарубежной литературе это root:shoot ratio, или R:S ratio): для мягколиственных древесных видов Канады 0,222 (Monserud et al., 2006), для произрастающих в Канаде березы повислой и сосны обыкновенной соответственно 0,32 и 0,17 (Bray, 1963), для лесного покрова Северной Евразии 0,43 (Воронин, 2006), для диптерокарповых древостоев Малайзии 0,18 (Niiyama et al., 2010), для лесного покрова на мировом уровне 0,25 (Huang et al., 2021), для лесообразующих видов юго-запада Китая 0,22 (Zhang et al., 2016a), а согласно указаниям Межправительственной группы экспертов по изменению климата (IPCC, 2006) 0,235.

Однако, согласно другой концепции, ОПН служит интегральным критерием сбалансированности корне-лиственных отношений в условиях изменяющейся среды (Zerihun et al., 2006). Соответственно была установлена высокая изменчивость ОПН (Усольцев, Ковязин, Осмирко, Цепордей и др., 2019): от 0,23 до 0,54 в сосновых молодняках Центральной Европы (Oleksyn et al., 1999), от 0,06 до 0,81 для лесообразующих видов юго-запада Китая (Zhang et al., 2016a), от 0,05 до 2,47 для глобального лесного покрова (Huang et al., 2021), от 0,72 до 0,88 для дуба персидского в Иране (Askari et al., 2017), от 0,12 до 0,58 у сосны замечательной в Новой Зеландии (Beets et al., 2007), от 0,19 у сосны обыкновенной до 0,31 у лиственницы сибирской на Урале (Усольцев и др., 2022г), от 0,36 до 0,58 у эвкалипта в Австралии (Zerihun et al., 2006) и от 0,09 до 0,67 для хвойных и лиственных видов северо-востока Китая (Wang et al., 2008).

С развертыванием исследований по оценке фитомассы корней в различных лесорастительных условиях были выявлены закономерности увеличения ОПН фитомассы:

– по мере возрастания дефицита тепла в широтном и высотном градиентах (Базилевич, Родин, 1968; Москалюк, 1984; Wang et al., 2005; Luo et al., 2012; Solly et al., 2017; Schepaschenko et al., 2018; Qi et al., 2019);

– по мере возрастания дефицита почвенной влаги (Büsgen, 1901; Bray, 1963; Базилевич, Родин, 1968; Fernandez, Caldwell, 1975; Nihlgård, Lindgren, 1977; Chapin, 1980; Крамер, Козловский, 1983; Axelsson, 1981; Keyes, Grier, 1981; Brown, Lugo, 1982; Nadelhoffer et al., 1985; Murphy, Lugo, 1986; Smucker et al., 1991);

– по мере роста дефицита почвенной аэрации, например, с переходом от черничного к сфагновому типу леса (Абражко, 1983);

– с ростом дефицита элементов питания (Büsgen, 1901; Базилевич, Родин, 1968; Оськина, 1982; Waring, Schlesinger, 1985; Vitousek, Sanford, 1986; Vogt et al., 1987; 1995; Залесов и др., 2004; Świątek et al., 2019);

– обратно пропорционально возрасту древостоя (Баглай, 1962; Bray, 1963; Казимиров и др., 1977; Крамер, Козловский, 1983; Зябченко, Иванчиков, 1978; П. Ермоленко, Л. Ермоленко, 1982).

На основе базы данных о фитомассе лесообразующих видов Евразии (Усольцев, 2010) были установлены статистически значимые закономерности изменения ОПН по зональным поясам и индексу континентальности (Усольцев, 2016а). Они оказались прямо противоположными: у хвойных ОПН снижается по мере повышения континентальности в пределах одного зонального пояса и в направлении с севера на юг при фиксированном индексе континентальности, а у лиственных – наоборот, увеличивается. Такому противоречию пока не найдено приемлемого объяснения (Усольцев, 2016а; Цепордей, 2019).

Обычно при анализе продуктивности дерева или древостоя оценивается влияние одного фактора: или температуры, или осадков (Lieth, 1975; Mokany et al., 2006; Кукарских, 2006; Luo et al., 2012; Reich et al., 2014; Russell et al., 2015; Фонти, 2020; Frauendorf et al., 2020; Devi et al., 2020). Оценивание ОПН по един-

ственным климатическому фактору приводит к противоречивым результатам: одни авторы утверждают, что основным фактором, влияющим на ОПН фитомассы, являются осадки (Mokany et al., 2006), другие приходят к противоположному выводу, что ОПН фитомассы определяется только температурой и не связано с засушливостью климата (Reich et al., 2014), а третьи установили, что ОПН определяется климатом и таксационными показателями лишь на 5% (Zhang et al., 2016a).

1.6.3 Охвоенность побегов сосны обыкновенной в географических градиентах Евразии

1.6.3.1 Общие положения

Эффективность использования фотосинтетически активной радиации (ФАР) кронами деревьев в значительной степени зависит от морфоструктуры ассимиляционного аппарата, связанной с такими понятиями, как объемная плотность фитомассы (Протопопов, Горбатенко, 1967), или фитонасыщенность как отношение массы хвои или листвы к занимаемому ею пространству кроны (Усольцев, 1985, 2013). С морфоструктурой ассимиляционного аппарата связаны также такие понятия, как сквозистость полога (Алексеев, 1975) и ажурность крон (Цельникер, 1969). Понятие сквозистости полога охватывает как межкроновое, так и внутрикroновое пространство. Ажурность кроны определяется отношением площади просветов к площади всей кроны на ее фронтальной проекции и варьирует от 0,05 у теневыносливой ели до 0,32 у светолюбивой сосны (Цельникер, 1969). У светолюбивых видов уже в 1-2 классах возраста происходит расчленение кроны на мантию (Kronenmantel), или охвоенную часть, и ядро кроны (Kronenkern), или обесхвоенную часть кроны вдоль оси ствола (Burger, 1939a; Assmann, 1961; Кузьмичев, 1977) (рисунок 1.1).

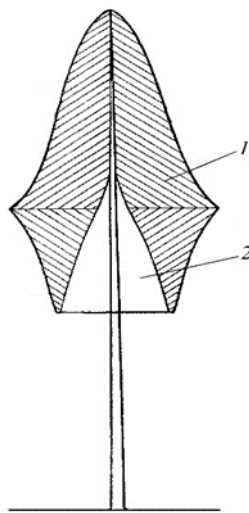


Рисунок 1.1 – Схема деления кроны на области мантии (1) и ядра (2)
(Burger, 1939a)

Специфика архитектоники кроны состоит в соподчиненности ветвей разных порядков, обеспечивающих ее механическую прочность, пути ксилемного и флоэмного транспорта и баланса органического вещества (Münch, 1938; McMahon, Kronauer, 1976; Valentine, 1988; Цельникер, 1994; Паутова, 2002; Poorter et al., 2008; Ishii & Asano, 2009; Yagi, 2011; Iida et al., 2011). По мере роста дерева объем кроны увеличивается, при этом у светолюбивых пород доля ядра в кроне возрастает, тогда как у теневыносливых она изменяется по отношению к светолюбивым незначительно (Руднев, 1977).

Таким образом, архитектура дерева связана с доступностью солнечной радиации в пределах кроны дерева (Yang et al., 2015). В градиенте ослабления света внутри кроны ее мантия у светолюбивых пород с возрастом всё больше удаляется от оси ствола и смещается к периферии кроны. При этом обесхвоенная часть расширяется не только вдоль ствола, но и вдоль ветвей, вначале – вдоль ветвей 1-го порядка, затем – вдоль ветвей 2-го порядка и т.д., т. е. ассимиляционный аппарат всё в большей степени концентрируется в поверхностной части мантии кроны, исключительно на охвоенных побегах (Mayer, 1980). Например, у березы пушистой в возрасте 8, 18, 31 и 50 лет доля облиственных побегов в фитомассе кроны составляет 100, 67, 56 и 20% соответственно (Ильюшенко, 1970), т. е. за 40-летний период наблюдается 5-кратное снижение доли облиственных побегов в фитомассе кроны.

Число порядков ветвления в кроне обычно ограничено у лесных деревьев четырьмя-пятью (Цельникер, 1994), и ветви последнего порядка представлены целиком охвоенными побегами. Термин «побег» в литературе не имеет единого определения, и дискуссия ведется в основном по поводу его возраста и положения в кроне (Грудзинская, 1960; Нухимовский, 1974; Мазуренко, Хохряков, 1974; Ford et al., 1990; Room et al., 1994; Цельникер и др., 2000; Бобровская, 2001; Серебрякова и др., 2006; Yagi, 2011; Усольцев и др., 2012б; Sargent, 2013). В имеющейся литературе понятие «охвоенный побег» не связывают ни с возрастом, ни с положением в кроне, и этот побег может включать прирост 1-2 лет в верхней части кроны и приросты нескольких лет – в нижней (Сунгурова, Коновалов, 2016). Основным признаком понятия «охвоенный побег» – наличие хвои (листвы) на всей длине основной его оси и боковых (обрастающих) ответвлений.

Существует тесная зависимость между длиной побега и массой хвои на нем (Sander, Eckstein, 1994; Цельникер, 1994). Вследствие этого доля ассимиляционной массы в облиственных побегах (древесной зелени) является довольно стабильной величиной, ее коэффициент вариации изменяется в пределах от 2 до 5% (Горбатенко, 1970; Усольцев, 1985). Доля листвы в облиственных побегах составляет у лиственницы $45 \pm 3,5\%$ (Яблоков, 1934), у березы $63,4 \pm 0,5\%$, у осины $70,0 \pm 1,6\%$ (Усольцев, 1973), у сосны 78% (Иванчиков и др., 1982).

1.6.3.2 Плотность охвоения побегов как индикатор загрязнения среды

Известно, что с ухудшением условий произрастания увеличивается доля массы ассимиляционного аппарата в общей фитомассе, тем самым компенсируя его пониженную активность в этих условиях (Смирнов, 1971; Усольцев, 1974; Алексеев, 1975; Тюкавина, 2022). Подобная закономерность повторяется и в стрессовых условиях насаждений, подверженных загрязнению. По мере приближения к источникам загрязнений возрастает доля массы хвои в массе кроны у сосны (Юсупов и др., 1997), у ели и пихты (Усольцев и др., 2012б), а также доля массы листвы у березы (Завьялов, 2009).

У многих хвойных пород обнаружено увеличение густоты хвои на побегах по мере продвижения из фоновых районов к источнику загрязнения (Аугустайтис, 1989, 1992; Ярмишко, 1997; Залесов, Бачурина, 2008; Зарубина, 2011) и с увеличением содержания тяжелых металлов в хвое дерева (Тарханов, 2011). У березы повислой происходит удлинение вегетативных коротких побегов (брахибластов) и, видимо, увеличение облиствения побегов в целом, по мере роста уровня загрязнения (Samecka-Sumerman et al., 2009). В условиях максимального загрязнения почти половина ростовых побегов (ауксибластов) березы формируется не из почек ростовых побегов предыдущего года, а из почек брахибластов (Зверев, 2012), что также повышает облиствение побегов в целом. Возможно также, здесь проявляется так называемый парадоксальный эффект, когда по мере повышения уровня загрязнения, облиствение побегов может как увеличиваться, так и снижаться (Батян и др., 2009; Egofoeva, 2015). В целом, увеличение густоты хвои и листвы на побегах демонстрируют повышенную компенсаторную способность в неблагоприятных абиотических условиях (Зверев, 2012).

Иногда повышение уровня загрязнения воздуха сопровождается увеличением не только плотности хвои, но и ее линейных размеров (Сидаравичюс, 1987). В то же время наблюдается снижение продолжительности жизни (долговечности) хвои (Ярмишко, 1989; Торлопова, Робакидзе, 2003; Залесов, Бачурина, 2008).

Как это ни странно может показаться, уменьшение продолжительности жизни хвои по мере увеличения степени аэрозагрязнения приводит к увеличению доли хвои в фитомассе охвоенных побегов. На рисунке 1.2 показано уменьшение продолжительности жизни хвои сосны обыкновенной с 4 лет (справа) до 1 года (слева) по мере приближения к источнику загрязнения.

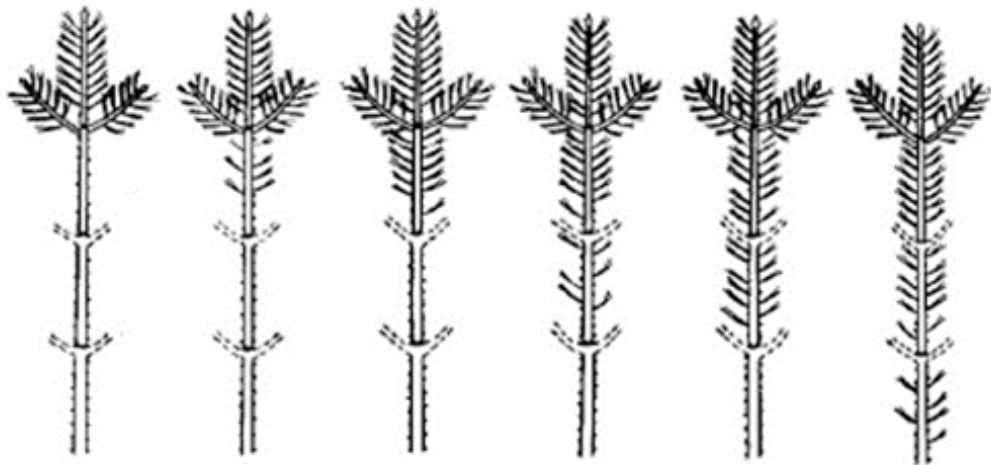


Рисунок 1.2 – Снижение продолжительности жизни хвои с 4 лет (справа) до 1 года (слева) по мере приближения к источнику аэрозагрязнения (Jäger, 1980; цит. по: Schubert, 1985)

Очевидно, что по мере снижения продолжительности жизни хвои увеличивается доля обесхвоенной части побегов и происходит дальнейшее расширение ядра кроны. Это расширение первоначально происходит из-за опада хвои 4-го года, затем хвои 3-го года и т. д. Поскольку существует обратно пропорциональная зависимость между возрастом хвои сосны обыкновенной в загрязненных условиях и плотностью хвои в побеге соответствующего года (Зубарева, 1993), то по мере опадения хвои предыдущих лет и соответствующего «омоложения» побега доля хвои в фитомассе охвоенного побега увеличивается. Следовательно, доля хвои в фитомассе побега текущего года всегда выше, чем доля хвои в побеге, несущем хвою за несколько предыдущих лет. Например, по данным К. С. Бобковой с соавт. (1986), процентное содержание хвои в охвоенных побегах сосны обыкновенной колеблется от 64 до 77% в зависимости от типа леса. Но в фитомассе побегов текущего года доля хвои сосны обыкновенной по типам леса варьирует незначительно (Каменецкая, 1970), и она значительно выше (в пределах от 80 до 83%), чем доля хвои в фитомассе всех охвоенных побегов (Бобкова и др., 1986).

Аналогичная картина была показана на побегах *Abies alba* в ботанических садах Тарандта и Галле в Германии (рисунок 1.3). В результате того, что загрязнение диоксидом серы в Галле в четыре раза выше, чем в Тарандте, продолжи-

тельность жизни хвои в Галле на два года короче. Но снижение густоты хвои в побегах предыдущих лет в Галле происходит гораздо интенсивнее: со 100% в побеге текущего года до 10% в побеге 3-летней давности, тогда как в Тарандте соответствующее снижение составило лишь от 100% до 80% (Schubert, 1985). В этом случае также становится очевидным, что по мере опадения хвои предыдущих лет доля хвои в охвоенных побегах естественным образом увеличивается. В направлении сверху вниз показана последовательность побегов 1-го, 2-го, 3-го и т. д. лет.

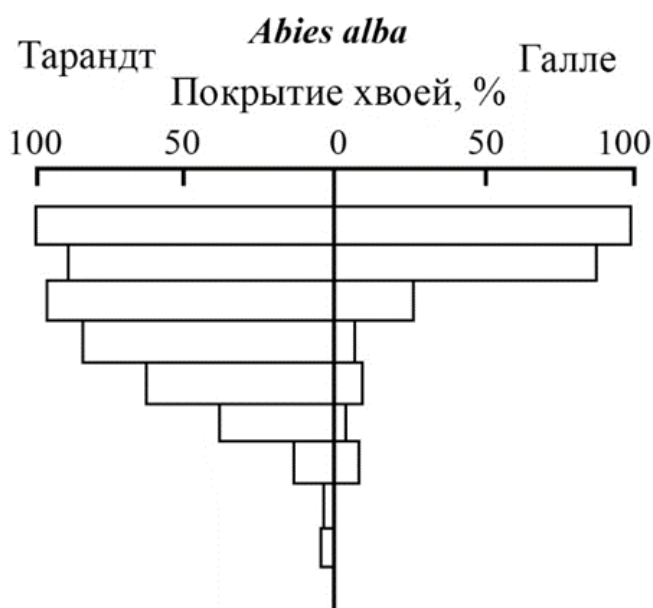


Рисунок 1.3 – Покрывтие однолетних побегов хвоей (%) как выражение доли хвои в побегах разных лет и соответствующей долговечности хвои *Abies alba* в ботанических садах Тарандта и Галле (Schubert, 1985)

С другой стороны, по мере приближения к источнику загрязнений многократно увеличивается «прозрачность» крон деревьев за счет интенсивного опада хвои вдоль ствола и ветвей 1-го и 2-го порядков и соответствующего расширения ядра кроны (Сидаравичюс, 1987; Ярмишко, 1990; Brassel, Schwyzer, 1992; Низаметдинов, 2009). Таким образом, по мере увеличения степени загрязнения воздуха естественное расширение ядра кроны из-за нехватки солнечной радиации внутри кроны становится более интенсивным из-за аэрозагрязнения, и в некоторых крайних случаях мантия кроны фокусируется на побегах лишь текущего года. Поскольку мы говорим здесь о доле хвои в охвоенных побегах, эта доля увеличивается по мере приближения к источнику загрязнения. По-видимому, увеличение

прозрачности кроны за счет расширения ее обесхвоенного ядра и увеличение плотности охвоения побегов (ПОП) на периферии мантии кроны являются двумя составляющими единого процесса, обусловленного реакцией дерева на загрязнение.

Можно предположить, что ПОП является следствием реакции дерева не только на загрязнение, но и на ужесточение локальных условий произрастания. В условиях островных боров Аман-Карагайского бора в степной зоне Тургайского прогиба естественные сосняки на дерново-боровых почвах при глубоком залегании грунтовых вод и годовых осадках 250-260 мм формируют загущенные биогруппы деревьев. В возрасте 20 лет такие биогруппы достигают густоты до 300 тыс. экз./га при высоте около 2,5 м и среднем диаметре около 2-3 см (Усольцев, 1985). Весной такие деревья выбрасывают 1-2-сантиметровые годовые побеги и «консервируются» на весь вегетационный период, формируя специфичную густую щётку коротких хвоинок. Аналогичную картину можно наблюдать на Урале (рисунок 1.4). На фото слева показано равномерное охвоение ветвей всех мутовок 7-летней сосны в естественных условиях роста. При пересадке такого дерева в условия городской среды дерево сбрасывает хвою с нижних мутовок, а на оставшихся живых мутовках формируются густые щетки хвоинок в качестве реакции на ухудшение условий роста.



Рисунок 1.4 – Характер охвоения побегов сосны обыкновенной в естественной среде (слева) и при пересадке дерева в городскую среду (справа)
Фото В. А. Усольцева

На основании изложенного высказано предположение (Усольцев, Цепордей, 2022б), что ПОП является чутким индикатором изменения условий произрастания не только в связи с загрязнением среды и не только в связи с локальным ужесточением условий произрастания, но и в более широких экологических градиентах, в частности, в географических градиентах Евразии.

1.6.3.3 Плотность охвоения побегов (ПОП) в географических координатах на примере сосны обыкновенной

Начиная с 1930-х годов, в лесах бывшего СССР (современная Россия, Украина и Казахстан) для определения фитомассы хвои (листвы) использовалась упрощенная методика. Согласно этому способу, облиственные побеги всей кроны обрезали секатором и взвешивали, при этом отбирали навеску из полученной мас-

сы побегов для определения доли листвы в облиственных побегах, а затем рассчитывали фитомассу листвы всего дерева (Яблоков, 1934; Молчанов, Смирнов, 1967; Байзаков, 1969; Каменецкая, 1970; Усольцев, 1985; Лакида, 2002). Эти данные о процентном содержании листвы (или хвои) в облиственных (охвоенных) побегах хранились в архивах исследователей и недавно были сведены воедино и опубликованы в соответствующей базе данных (Usoltsev, 2020c).

Насколько нам известно, в литературе нет данных о географических закономерностях ПОП (%) в кронах деревьев. Известно только, что охвоенность побегов и длина хвои сосны обыкновенной снижаются в северном направлении (Наквасина, 2009). Продолжительность жизни хвои ели увеличивается по мере продвижения с юга на север (Серебряков, 1961), но связано ли это явление с увеличением густоты хвои на побегах, было неизвестно. Существуют только единичные опубликованные данные об изменении доли хвои в охвоенных побегах сосны обыкновенной в связи с диаметром ствола на высоте груди, и они прямо противоположны.

После опубликования базы данных о квалитетических показателях фитомассы деревьев (Usoltsev, 2020c), было предпринято исследование совместного влияния таксационных показателей деревьев и географических факторов на величину ПОП сосны обыкновенной, наиболее представленной в упомянутой базе данных (Усольцев, Цепордей, 2022б). Количество экспериментальных данных о ПОП сосны обыкновенной составило 558 определений, или около 40% в общем количестве по всем видам.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

- скомпоновать исходную базу данных о ПОП сосны обыкновенной;
- разработать регрессионную модель изменения ПОП в связи с дендрометрическими показателями дерева;
- выявить возможность модификации полученной модели в географических градиентах Северной Евразии.

Из упомянутой базы данных (Usoltsev, 2020c) взяты эмпирические данные ПОП сосны обыкновенной из разных регионов в количестве 558 модельных дере-

вьев, представленные как естественными древостоями (193 определения), так и культурами (365 определений). Характеристика исходного материала приведена в таблице 1.2.

Таблица 1.2 – Статистики анализируемых показателей 558 модельных деревьев сосны обыкновенной

Обозначение статистик	Анализируемые показатели							
	<i>A</i>	<i>D</i>	<i>H</i>	<i>ПОП</i>	<i>LAT</i>	<i>LON</i>	<i>T</i>	<i>PR</i>
Украинское Полесье, естественные древостои								
Mean	141	45,8	31,1	51,6	49,7	30,3	-7	570
Min	64	27,0	23,0	37,3	-	-	-	-
Max	186	55,0	36,6	73,6	-	-	-	-
SD	39,8	7,4	3,9	9,7	-	-	-	-
CV, %	28,2	16,1	12,7	18,7	-	-	-	-
n	12	12	12	12	-	-	-	-
Украинское Полесье, культуры								
Mean	51	23,9	23,9	61,5	50,6	28,5	-8	570
Min	15	8,0	7,3	42,0	-	-	-	-
Max	91	38,1	33,7	76,3	-	-	-	-
SD	21,2	8,8	7,4	7,7	-	-	-	-
CV, %	41,2	36,8	31,1	12,6	-	-	-	-
n	24	24	24	24	-	-	-	-
Украинская степь, культуры								
Mean	58	20,6	18,7	59,7	48,6	35,4	0	440
Min	9	7,0	4,5	49,8	-	-	-	-
Max	90	27,2	24,3	71,6	-	-	-	-
SD	26,3	6,0	6,5	6,8	-	-	-	-
CV, %	45,2	29,0	34,9	11,4	-	-	-	-
n	14	14	14	14	-	-	-	-
Средний Урал, культуры, южная тайга								
Mean	24	10,1	10,1	66,5	57,0	62,0	-18	440
Min	15	2,4	3,0	41,3	-	-	-	-

Продолжение таблицы 1.2

Обозначение статистик	Анализируемые показатели							
	<i>A</i>	<i>D</i>	<i>H</i>	<i>ПОП</i>	<i>LAT</i>	<i>LON</i>	<i>T</i>	<i>PR</i>
Max	32	20,0	18,5	95,6	-	-	-	-
SD	6,2	4,7	4,2	11,3	-	-	-	-
CV, %	25,5	46,1	41,4	17,0	-	-	-	-
n	81	81	81	81	-	-	-	-
Южный Урал, естественные древостои, южная тайга								
Mean	79	21,8	19,7	73,4	55,5	60,2	-18	570
Min	44	7,0	8,3	33,6	-	-	-	-
Max	126	33,7	26,7	88,7	-	-	-	-
SD	17,7	7,4	5,5	8,0	-	-	-	-
CV, %	22,4	33,8	27,9	10,9	-	-	-	-
n	97	97	97	97	-	-	-	-
Западная Сибирь, культуры, предлесостепь								
Mean	28	12,7	11,3	75,1	55,6	73,5	-20	320
Min	10	4,5	3,5	52,0	-	-	-	-
Max	50	21,0	19,6	83,0	-	-	-	-
SD	12,5	3,7	4,7	4,8	-	-	-	-
CV, %	44,0	29,4	41,6	6,4	-	-	-	-
n	147	147	147	147	-	-	-	-
Тургайский прогиб, естественные древостои, степь								
Mean	49	14,2	14,2	76,6	52,3	64,0	-14	300
Min	20	0,6	1,9	56,6	-	-	-	-
Max	110	34,5	26,1	88,0	-	-	-	-
SD	26,6	7,4	5,2	6,7	-	-	-	-
CV, %	53,8	51,7	36,5	8,8	-	-	-	-
n	84	84	84	84	-	-	-	-
Тургайский прогиб, культуры, степь								
Mean	41	13,2	12,5	73,5	52,3	64,0	-14	300
Min	22	2,6	3,5	45,6	-	-	-	-

Окончание таблицы 1.2

Обозначение статистик	Анализируемые показатели							
	<i>A</i>	<i>D</i>	<i>H</i>	<i>ПОП</i>	<i>LAT</i>	<i>LON</i>	<i>T</i>	<i>PR</i>
Max	50	21,7	16,2	93,9	-	-	-	-
SD	13,0	5,4	4,1	9,6	-	-	-	-
CV, %	31,4	41,1	32,7	13,1	-	-	-	-
n	99	99	99	99	-	-	-	-

Примечание: Здесь (и далее) – Mean, Min и Max – соответственно среднее, минимальное и максимальное значения; SD – стандартное отклонение; CV – коэффициент вариации; n – число наблюдений; *A* – возраст дерева, лет; *D* – диаметр ствола на высоте груди, см; *H* – высота дерева, м; *LAT* и *LON* – соответственно широта и долгота местности, град.; *T* – средняя температура января, °C; *PR* – среднегодовые осадки, мм; *ПОП* – доля хвои в массе охвоенных побегов, %.

Как было упомянуто выше, значение ПОП может быть связано с диаметром ствола. В условиях степной зоны Украины были проанализированы парные связи ПОП у 15 деревьев сосны обыкновенной и 15 деревьев интродуцированной акации белой (*Robinia pseudoacacia* L.) не только с диаметром ствола, но также с возрастом и высотой дерева. Все зависимости оказались статистически частично или полностью не значимыми по причине малого числа наблюдений (Sytnyk et al., 2017). В отношении связи ПОП с диаметром ствола результаты оказались противоположными (Sytnyk et al., 2017; Бабич и др., 2004). Наличие евразийской базы данных дало возможность установить наличие или отсутствие названных закономерностей на континентальном уровне.

Используя исходные данные, статистическая характеристика которых показана в таблице 1.2, было рассчитано уравнение (Усольцев, Цепордей, 2022б):

$$\ln(\text{ПОП}) = 4,2834 + 0,0374 (\ln A) - 0,0629 (\ln D) + 0,0084 (\ln H), \quad (1.18)$$

в котором регрессионные коэффициенты при переменных $(\ln A)$ и $(\ln D)$ по критерию Стьюдента оказались статистически значимыми на уровне $p < 0,02$ ($t = 2,4 \dots 3,1 > t_{02} = 2,33$). Вследствие взаимной корреляции возраста и высоты дерева регрессионный коэффициент при $(\ln H)$ оказался статистически не значимым ($t = 0,30 < t_{05} = 1,96$), и переменная $(\ln H)$ была исключена из дальнейшего анализа.

Поскольку исходные эмпирические данные получены как в естественных древостоях, так и в культурах сосны, далее была поставлена задача выяснить, есть ли статистически значимые различия деревьев разного происхождения по показателю ПОП с учетом его изменчивости по дендрометрическим и географическим факторам. Было рассчитано уравнение (Усольцев, Цепордей, 2022б):

$$\ln(\text{ПОП}) = 4,6637 + 0,0558 (\ln A) - 0,0102 (\ln D)^2 - 0,4356 (\ln \text{LAT}) + \\ + 0,3019 (\ln \text{LON}) - 0,0237B, \quad (1.19)$$

где B – бинарная переменная, кодирующая принадлежность исходных данных к естественным древостоям ($B = 0$) или культурам ($B = 1$). Все регрессионные коэффициенты при численных переменных значимы на уровне $p < 0,01$, тогда как регрессионный коэффициент при бинарной переменной B согласно критерию Стьюдента оказался статистически не значимым ($t = 1,87 < t_{05} = 1,96$). На этом основании бинарная переменная была исключена из регрессионного анализа, и окончательная модель имела вид (Усольцев, Цепордей, 2022б):

$$\ln(\text{ПОП}) = 4,6190 + 0,0582 (\ln A) - 0,0345 (\ln D) - 0,4465 (\ln \text{LAT}) + \\ + 0,3216 (\ln \text{LON}). \quad (1.20)$$

Вклады независимых переменных ($\ln A$), ($\ln D$), ($\ln \text{LAT}$) и ($\ln \text{LON}$) в объяснение изменчивости ПОП в модели (1.20) составили соответственно 22,1; 13,4; 13,0 и 51,5%. Таким образом, 35,5% объясненной изменчивости приходились на дендрометрические переменные (возраст и диаметр ствола) и 64,5% изменчивости – на географическую составляющую (широта и долгота местности).

Согласно знакам при независимых переменных ($\ln A$) и ($\ln D$), ПОП имела положительную связь с возрастом дерева, а при одном и том же возрасте – отрицательную связь с диаметром ствола. Первая из названных закономерностей объяснялась выше отмеченным возрастным изменением морфоструктуры кроны, согласно которому у спелых деревьев вследствие прекращения роста в высоту происходит концентрация массы хвои на единице длины побега. Вторая закономерность связана с аналогичной концентрацией хвои на побегах деревьев, отставших в росте (кандидатов на отмирание) и имеющих относительно меньший диаметр ствола (Усольцев, Цепордей, 2022б).

Судя по знакам при независимых переменных, характеризующих географические широту и долготу, ПОП при неизменных значениях возраста и диаметра ствола связана отрицательно с широтой и положительно – с долготой местности. Первая закономерность объяснялась снижением влагообеспеченности территорий в направлении от таежной зоны в зону степи, а вторая – повышением континентальности климата (Назимова, 1995) и соответствующего снижения влагообеспеченности местопроизрастаний в направлении с запада на восток (Поликарпов, Чебакова, 1982).

С целью графической интерпретации названной закономерности, в модель (1.20) были подставлены средние значения возраста дерева (46 лет) и диаметра ствола (15,6 см). Затем по задаваемым значениям широты и долготы была построена соответствующая 3D-поверхность (рисунок 1.5).

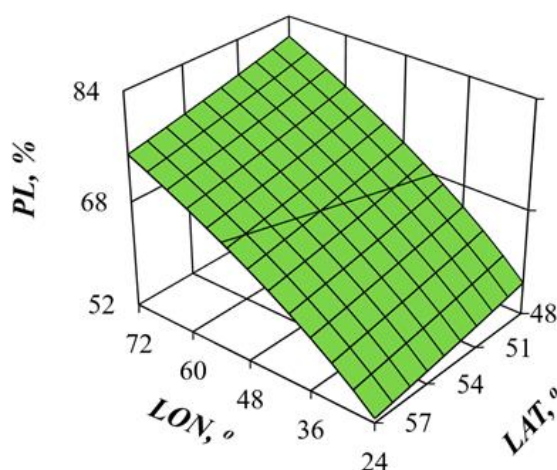


Рисунок 1.5 – Изменение расчетных значений ПОП в координатах широты и долготы местности при среднем возрасте деревьев 46 лет и среднем диаметре ствола 15,6 см (Усольцев, Цепордей, 2022б)

Анализ рисунка 1.5 позволяет сделать вывод, что в направлениях с севера на юг и с запада на восток происходит увеличение охвоенности побегов на 0,44% и на 0,50% соответственно на каждый градус широты и долготы.

Таким образом, на основании анализа опубликованных данных показано, что по мере приближения к источнику аэрозагрязнения доля хвой в фитомассе охвоенных побегов (ПОП) увеличивается. Показано также, что в худших классах бонитета фитомасса хвой при прочих равных параметрах выше, чем в лучших, и это объясняется компенсаторным эффектом: снижение ассимиляционной актив-

ности компенсируется увеличением плотности фитомассы ассимиляционного аппарата.

Охвоенность побегов имеет положительную связь с возрастом дерева, а при одном и том же возрасте она имеет отрицательную связь с диаметром ствола. Первая из названных закономерностей объясняется возрастным изменением морфоструктуры кроны, согласно которому у спелых деревьев вследствие прекращения роста в высоту происходит концентрация массы хвои на единице длины побега. Вторая закономерность связана с аналогичной концентрацией хвои на побегах деревьев, отставших в росте и имеющих относительно меньший диаметр ствола.

Показатель ПОП сосны обыкновенной увеличивается не только по мере приближения к источнику атмосферных загрязнений, но также в широтном и долготном градиентах по мере ухудшения климатических условий произрастания. В направлении с севера на юг это ухудшение связано со снижением влагообеспеченности территорий по мере перехода от таежной зоны в зону степи, а в направлении с запада на восток – с повышением континентальности климата и снижением влагообеспеченности местообитаний.

Увеличение доли хвои в охвоенных побегах может служить диагностическим признаком степени ухудшения условий произрастания, независимо от того, связано ли это ухудшение со степенью загрязнения воздуха или с изменениями климатических условий.

1.7 Прогностические возможности чувствительных к изменению климата моделей фитомассы деревьев и древостоев при использовании принципа пространственно-временного замещения

В предложенных аллометрических моделях, чувствительных к изменению климата (Luo et al., 2013; Zeng et al., 2017), прогнозирование изменений фитомассы деревьев при климатических сдвигах выполнено с использованием принципа пространственно-временного замещения. Пространственно-временное замещение

означает использование современных закономерностей и явлений, наблюдаемых в пространственных градиентах, для понимания и моделирования тех же закономерностей и процессов в перспективных градиентах времени, которые на данный момент не поддаются наблюдению (Blois et al., 2013; Усольцев, Цепордей, 2021а).

Однако не все исследователи считают использование пространственно-временного замещения приемлемым способом построения прогностических моделей. Проблематичность метода заключается в том, что факторы, отличные от целевого, могут влиять на реакцию экосистемы, и эти факторы могут варьировать в пространственном аспекте (Magnuson, 1990). Это может привести к ошибочной корреляции между целевым фактором и реакцией экосистемы, хотя степень этой проблематичности в литературе оценивается по-разному (Peterson et al., 2009; Soinenen, 2010; Sarmiento et al., 2010; Isaac et al., 2010; Kappes et al., 2010; Усольцев, Цепордей, 2021а).

Дж. Блойс с соавторами пишут: «Рассматриваемая в широком смысле замена пространства временем включает анализ, в котором современные пространственные явления используются для понимания и моделирования темпоральных процессов, в первую очередь, будущих событий, которые в данный момент не предсказуемы. Во многих областях были разработаны методы, основанные на пространственно-временном замещении, с целью изучения долгосрочного круговорота питательных веществ и сукцессий растений, а также для оценки изменений окружающей среды прошлых лет по нынешним геологическим прокси» (Blois et al., 2013. С. 9374).

Результаты последних исследований (Kelly et al., 2021) дают эмпирическую поддержку теоретическому ожиданию того, что климатический контекст является ключом к пониманию отношений между свойствами растений и их историей жизни (life history) в глобальном плане. Включение в аллометрические модели фитомассы деревьев температуры и осадков в качестве дополнительных независимых переменных улучшает точность оценок и дает возможность прогнозирования изменений фитомассы в лесах Китая при климатических сдвигах (Zeng et al., 2017; Fu et al., 2017a). На основе 539 пробных площадей лиственных насаждений на

севере и северо-востоке Китая были сопоставлены базовая и чувствительная к климату модели фитомассы древостоев. Хотя последняя объясняла 85% изменчивости фитомассы, разница в полученных оценках фитомассы по сравнению с базовой составила лишь 0,27% (He et al., 2021). Подобные результаты применимы только для территории Китая, поскольку модели «фитомасса–климат», разработанные для ограниченного географического региона, могут быть непригодны для более широкого применения (Stegen et al., 2011). В упомянутых исследованиях (Zeng et al., 2017; Fu et al., 2017a) территориальные различия климата экстраполированы на текущие и прогнозируемые климатические сдвиги во времени (Усольцев, Цепордей, 2021а, г).

1.8 Квалиметрические показатели фитомассы: географические аспекты

1.8.1 Плотность древесины и коры деревьев

В исследованиях биологической продуктивности лесов и их реакции на изменение климата необходимо знание закономерностей динамики не только количественных, но и качественных их характеристик, варьирующих с возрастом, экологическими и другими факторами (Полубояринов, 1976; Morrow et al., 2013; Lenz et al., 2010; Tomczak et al., 2016; Тюкавина, 2022).

В связи с наступлением «эры больших данных» актуализируется формирование мировых баз данных о количественных и качественных показателях фитомассы растительного покрова. Наличие подобных планетарных баз данных дает возможность корректной оценки глобальной биосферной роли лесного покрова планеты.

Эти базы данных предоставляют необходимую исходную информацию для глобальных прогнозов углерод депонирующей способности лесов. Показатель плотности древесины, используемый при преобразовании данных о запасе стволовой древесины в показатели фитомассы, является ключевым фактором, влияющим на точность оценки депонирования углерода (Fearnside, 1997; Усольцев, Це-

пордей, 2020а). С другой стороны, изменения климата, в частности, учащающиеся засухи в некоторых регионах, влияют на физиологические процессы, определяющие ксилогенез и БП древесины (Bouriaud et al., 2005; Vieira et al., 2020).

БП древесины в качестве независимой переменной в аллометрических уравнениях вносит существенный вклад в объяснение изменчивости фитомассы деревьев в тропических лесах (Sagang et al., 2018), а также в бореальных лесах при моделировании фитомассы двухвойных сосен, лиственницы и березы (Усольцев, Цепордей, 2022в). При разработке моделей содержания сухого вещества в древесине БП может объяснять до 99,8% изменчивости искомого показателя (Teue et al., 2011). Кроме того, БП древесины имеет важное значение при анализе и прогнозировании реакции фитомассы деревьев на климатические изменения (Vieira et al., 2020; Stangler et al., 2021; Pandey, 2021).

БП древесины является ключевым показателем, используемым для определения лесной фитомассы и запасов углерода (Yeboah et al., 2014; Páscoa et al., 2020; Усольцев, Цепордей, 2022в).

На основе анализа обширной литературы было установлено, что БП древесины является критической функциональной характеристикой растений, необходимой для понимания их эволюции и экологии. БП представляет собой своеобразное «окно», через которое интегрируются эволюционные и экологические воздействия, влияющие на разнообразие форм и функций растений. Наблюдаемые различия в БП древесины между функциональными группами растений означают, что как биотические, так и абиотические факторы, играют важную роль в эволюции форм, функций и разнообразия растений на разных концах высотного и широтного градиентов (Swenson, Enquist, 2007). У нескольких видов елей и сосен было установлено увеличение БП древесины по мере увеличения густоты древостоя (Гордина, 1985; Yang 2002; Zhu et al., 2007; Yang, Hazenberg, 2011; Yeboah et al., 2014). Однако в 27-летних культурах тополя *Populus xiaohei* в Китае и 12-летних культурах клена *Acer velutinum* на севере Иране не было установлено связи БП с густотой древостоя (Jiang et al., 2007; Najj et al., 2015; Усольцев, Цепордей, 2022в).

БП древесины является идеальным объектом в селекционных программах (Hayatgheibi et al., 2019; Zhou et al., 2019). Было показано наличие умеренного и сильного генетического контроля свойств древесины у дугласовой пихты (Rozenberg et al., 2001), у ели (Ivkovich et al., 2002; Lenz et al., 2010) и сосны обыкновенной (Persson, 1972; Peltola et al., 2009; Gort-Oromi, 2010). Причем, плотность ранней древесины в большей степени контролируется генетическими, а плотность поздней древесины – экологическими и климатическими факторами (Fernandes et al., 2017). Однако этот контроль, в конечном счете, выраженный определенным фенотипом, в значительной степени регулируется факторами окружающей среды (Raiskila et al., 2006) и проявляется в БП древесины не только ствола, но и ветвей (Persson, 1972). Установлена общая закономерность, согласно которой у деревьев наблюдалась более высокая БП ветвей по сравнению с БП ствола, а также снижение этой разницы по мере увеличения БП ствола (MacFarlane, 2020).

В нашем исследовании (Усольцев, Цепордей, 2022в) БП древесины лесообразующих видов Северной Евразии установлено, что увеличение широты на 1 градус вызывает снижение БП древесины на $2,1 \text{ кг/м}^3$, а увеличение долготы на 1 градус – снижение БП древесины на $1,1 \text{ кг/м}^3$. Возможно, расхождение между результатами двух названных исследований связано с тем, что в эксперименте с генотипами ели широта местности была скорректирована путем введения высотноклиматической поправки в предположении, что реакция БП на увеличение широты на один градус к северу идентична реакции на сдвиг высоты над уровнем моря на 100 м (Laaksonen, 1976).

Исследование географической изменчивости БП древесины актуально как в целях повышения точности оценки биологической продуктивности в климатических градиентах (Полубояринов, 1976).

Закономерности изменения БП древесины были проанализированы в связи с географической широтой, типом леса, температурой и осадками (Howe, 1974; Полубояринов, 1976; Kellomäki, 1979; Мелехов и др., 2003). Положительная связь БП древесины сосны обыкновенной с температурой была установлена разными авторами на территории Финляндии, но эта связь характеризовалась низкими коэффи-

циентами детерминации (Mikola, 1950; Saikku, 1975; Kellomäki, 1979).

Анализ многофакторной связи БП ствола с географическими независимыми переменными (широта, долгота, высота над уровнем моря) показал, что наиболее тесная связь выявлена с географической долготой, объяснившей 13% её изменчивости (Maeglin, Wahlgren, 1972). Анализ парных связей БП диптерокарпа (*Dipterocarpus indicus*) в Индии с широтой и долготой показал, что они объясняют соответственно 35 и 29% изменчивости искомого показателя (Al-Sagheer, Prasad, 2010).

По результатам анализа глобальной базы данных по базисной плотности древесины в количестве 7 753 измерений 4 667 видов семенных растений установлена положительная связь БП древесины покрытосеменных и голосеменных растений со среднегодовой температурой и максимальной месячной температурой. Отрицательная корреляция между БП древесины и осадками была обнаружена у покрытосеменных растений. Значительная отрицательная корреляция установлена между БП древесины и высотой над уровнем моря (Swenson, Enquist, 2007).

Аналогичные связи БП с температурой и осадками были установлены в тропических лесах Бразилии, где в территориальном градиенте 228 км установлен диапазон фактических значений БП от 514 до 659 кг/м³. Анализ парных связей БП с климатическими переменными показал наличие положительной связи с среднегодовой температурой и эвапотранспирацией и наличие отрицательной связи со среднегодовыми осадками. При этом вклады температуры, осадков и эвапотранспирации в объяснение изменчивости БП в отдельности составили 40, 32 и 69% (Oliveira et al., 2022). Необходимо отметить, что вклад эвапотранспирации в объяснение изменчивости другого производственного показателя – первичной продукции – в лесах Китая был существенно ниже, а именно 24% по сравнению с 31 и 42% соответственно температуры и осадков (Ni et al., 2001).

На территории Евразии выявлены географические закономерности изменения БП древесины и коры. Была установлена статистически значимая закономерность снижения БП древесины и коры равновеликих стволов деревьев в направ-

лениях с юга на север и с запада на восток в пределах ареалов 9 лесообразующих видов Евразии. (Усольцев, Цепордей, 2022в).

Таким образом, исследование изменчивости БП под влиянием различных эндо- и экзогенных факторов выполнялось или для отдельных древесных видов в пределах некоторого региона, или имелись обобщения планетарного уровня для совокупности видов. Моделирование связей БП с независимыми переменными, характеризующими морфоструктуру, возраст и физиологию дерева, выполнено в местообитаниях отдельных регионов (Усольцев, Цепордей, 2022в).

Поскольку определяющими факторами роста деревьев являются климатические переменные, необходимо знание климатически обусловленных изменений БП древесины и коры деревьев. При этом важно знать влияние на БП не только температур и осадков в отдельности, но и совокупное влияние названных двух климатических показателей. Имеющаяся база данных о квалитметрии деревьев Северной Евразии предоставляет такую возможность (Usoltsev, 2020с). Насколько нам известно, результаты подобных исследований БП в открытых источниках отсутствуют, а по показателю БП коры приводятся лишь немногочисленные средние значения (Гусев, 1976; Усольцев, 1985; Усольцев, Цепордей, 2022в)

1.8.2 Содержание сухого вещества в компонентах фитомассы

С точки зрения проблематики фитомассы деревьев, оцениваемой в абсолютно сухом состоянии, большой интерес представляет не только базисная плотность, но также содержание сухого вещества (ССВ) в фракциях (компонентах) фитомассы. Абсолютно сухая фитомасса древесины и коры стволов определяется с использованием ССВ и базисной плотности, а фитомасса листвы, хвои, ветвей, корней и нижних ярусов – с использованием только ССВ (Усольцев, Цепордей, 2020а, 2022а).

Показатель ССВ в фракциях фитомассы деревьев (величина, обратная влажности), наряду с плотностью древесины, является ключевым признаком, дающим сведения о механических свойствах древесины и полезную информацию для многих промышленных и научных целей (Rodriguez et al., 2016; Усольцев,

Цепордей, 2020а). Большинство физиологических процессов, связанных с транспирацией и фотосинтезом в листьях, невозможны без участия воды (Chapin et al., 2011; Wang et al., 2022). Влажность растительных тканей определяет специфику физиологии растений (Феклистов, Амосова, 2013). Для поддержания жизнедеятельности клеткам растений требуется 85-89% воды, и от содержания воды в растительных тканях зависят рост и устойчивость растений (Maiti et al., 2016).

ССВ является одним из важных свойств растений, изучаемых в экологии, и объясняет наибольшую долю изменчивости первичной продукции растений. ССВ листвы влияет на ход процесса фотосинтеза, продуцирования ассимилятов, связывания CO_2 и выделения кислорода (Albertson, 1988; Nakvasina, 2009). Исследования связей ассимиляционного аппарата древесных видов с основными морфологическими параметрами древостоев дают основу для моделирования и прогнозирования их экологических функций (Bartelink, 1997; Küssner, Mosandl, 2000; Усольцев, Цепордей, 2020а).

По сравнению с публикациями, посвященными БП древесины, количество работ с результатами по ССВ сравнительно меньше, и приводятся эти данные или в связи с возрастом дерева и/или диаметром ствола (Молчанов, 1974а, б; Абрамова и др., 2005; Vi et al., 2015; Baturaygil et al., 2021), либо как средние значения для того или иного компонента фитомассы (Поздняков, 1973; Усольцев, 1975; Shipley, Vu, 2002; Hobbs, Bennell, 2005; Parioni et al., 2013; Wang et al., 2001а, б; Усольцев, Цепордей, 2020а, 2022а). Показатель ССВ объясняет 55% изменчивости чистой первичной продукции древесных и травянистых растений (Smart et al., 2017).

В связи с климатическими изменениями повысилась важность точной оценки фитомассы разных компонентов деревьев и древостоев, а также их углерод депонирующей способности. Одним из способов повышения точности оценок является усовершенствование методов определения ССВ. Поскольку ССВ тесно коррелирует с базисной плотностью (Shipley, Vu, 2002; Teye et al., 2011), эту взаимосвязь можно использовать в отношении фитомассы ствола, но очень затруднительно и нерационально в отношении фитомассы хвои, ветвей и корней (Shipley, Vu, 2002).

Показатель ССВ является одним из важных свойств растений, изучаемых в экологии, и зависит от водного статуса разных компонентов растений в разных экологических условиях (Garnier et al., 2001; Tackenberg, 2007; Усольцев, Цепордей, 2020а). Он изменяется в течение суток, в течение сезона, в зависимости от влажности почв и воздуха и определяет физиологическое состояние дерева как при недостатке, так и при избытке влаги в почве (Lyr et al., 1967). ССВ в хвое связано с эффективностью фотосинтеза, активностью транспирации, водоудерживающей способностью, резистентностью к действию лимитирующих температурных факторов, устойчивостью растений в широком смысле (Lyr et al., 1967; Бессчетнова, 2011). Показатель ССВ в древесине деревьев используется в лесной селекции с целью отбора генотипов с максимальным ССВ (Wayu, Atsbha, 2019; Baturaygil et al., 2021). Достижение максимального ССВ является целью специальных лесохозяйственных мероприятий (Bergstedt, Olesen, 2000). Оно имеет большое значение в производстве целлюлозы (Hultnas, 2011).

Листья, как связующее звено между почвой и атмосферой, является одним из важнейших органов растений и основным драйвером обмена веществ и энергии в растительных сообществах. Большинство физиологических процессов, связанных с транспирацией и фотосинтезом в листьях, невозможны без участия воды (Челядинова, 1941; Wang et al., 2001b). Проблеме изменчивости содержания воды в листе (СВЛ) посвящено обширное исследование более 5,6 тыс. видов растений, охватывающее все природные зоны Китая. Установлено, что СВЛ увеличивается по мере возрастания сухости местообитаний и снижается по мере повышения их влагообеспеченности (Wang et al., 2001b). Изменчивость СВЛ была выше в засушливых районах, и виды с низким СВЛ более чувствительны к изменению среды. Показана экономически эффективная стратегия растений, где виды в более сухих условиях требуют более высоких затрат энергии для поддержания высокого СВЛ с целью обеспечения стабильности водного баланса. В более влажных условиях наблюдается противоположная тенденция, поскольку здесь влага не является лимитирующим фактором, и растениям не нужно вкладывать больше энергии для ее потребления (Wang et al., 2001b).

На региональном уровне не выявлено какой-либо связи СВЛ с средней годовой температурой, но имеется слабая отрицательная связь с среднегодовыми осадками (Wang et al., 2001b). Слабая отрицательная связь СВЛ с среднегодовыми осадками была установлена также в травянистых сообществах Монгольского Плато, Лёссового Плато и Тибетского Плато в Китае (Wang et al., 2001a). Поскольку между СВЛ и ССВ в листве имеется обратно пропорциональная зависимость, это означает наличие положительной связи ССВ в листве с количеством осадков. Развитие технологий наземного лидарного зондирования дает хорошую перспективу для получения широкомасштабных данных СВЛ и ССВ лесного покрова с относительно невысокими трудозатратами (Zhu et al., 2017; Wang et al., 2022).

Выполнен анализ изменения содержания сухого вещества (ССВ) во фракциях фитомассы на трансевразийском уровне. Целью проведенного исследования было выявить географические закономерности изменения ССВ в фитомассе деревьев лесообразующих видов (родов) на территории Северной Евразии. Были впервые построены аллометрические модели смешанного типа, согласно которым ССВ снижается в направлении с юга на север во всех фракциях фитомассы 13 древесных видов в пределах их ареалов. Эта закономерность находится в соответствии с установленной ранее аналогичной закономерностью снижения базисной плотности древесины и коры в направлении с юга на север (Усольцев, Цепордей, 2022в), которая, как известно, коррелирует с ССВ. В направлении с запада на восток ССВ древесины и коры снижается, а листвы (хвои) и ветвей – увеличивается (Усольцев, Цепордей, 2022а).

Таким образом, моделирование связей ССВ с независимыми переменными, характеризующими морфоструктуру, возраст и физиологию дерева, выполнено лишь в местообитаниях отдельных регионов. Региональный уровень имеют также модели, в которых ССВ является независимой переменной. Поскольку определяющими факторами роста деревьев являются климатические переменные, необходимо знание климатически обусловленных изменений ССВ в фитомассе деревьев. Насколько нам известно, результаты подобных исследований ССВ в открытых источниках отсутствуют.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ ПО ГЛАВЕ 1

1. В проблеме стабилизации климата большие надежды связаны с углерод депонирующей способностью лесов. Оценка биопродуктивности, или углерод депонирующей способности лесов, выходит в настоящее время на глобальный уровень, и повышение этой способности является одним из основных факторов стабилизации климата.

2. Различные сценарии имитационного моделирования растительного покрова показывают, что оценки изменения пула углерода к концу XXI века варьируют от -106 до +201 Пг (млрд т). Из этого следует, что однозначно неизвестен даже знак изменения пула углерода на Земле, и мы не знаем, является ли биота планеты накопителем или источником углерода.

3. Результативность прогнозирования климатически обусловленной динамики фитомассы лесов в значительной степени зависит от их адаптационной видовой специфики.

4. Проявление лимитирующих факторов прослеживается на локальном, региональном и глобальном уровнях при исследовании радиального прироста деревьев. Влияние лимитирующих факторов на фитомассу деревьев и древостоев на трансконтинентальном уровне практически не изучено.

5. Всеобщие аллометрические модели дают хорошее приближение к фактическим данным при оценке надземной фитомассы, но характеризуются существенными смещениями при оценке фракционной структуры фитомассы, имеющими географическую приуроченность. Установленные закономерности изменения надземной и общей фитомассы деревьев по зональным поясам и степени континентальности климата северного полушария не всегда соответствуют известным общим закономерностям изменения биологической продуктивности лесного покрова.

6. Введение в аллометрическую модель длины кроны в качестве дополнительной независимой переменной показало наличие значимой связи с фитомассой крон, но не достоверной для массы стволов и надземной. Включение длины кро-

ны в модель или не повышает адекватность модели или повышает на незначительную величину – от 0,4 до 2,0%.

7. Техника бортового и наземного лазерного сканирования дает возможность оценки фитомассы деревьев и древостоев на основе аллометрических моделей, включающих в качестве независимых переменных высоту дерева и диаметр (площадь проекции) кроны. Подобные модели разработаны на локальном и региональном уровнях, но возможности их применения в территориальных градиентах температур и осадков не изучены.

8. Многофакторные модели изменения фитомассы и чистой первичной продукции древостоев по природным зонам и степени континентальности климата не выявили закономерностей, общих для древесных видов (родов) Евразии.

9. Выполненный анализ литературы по относительным (безразмерным) показателям фитомассы деревьев и древостоев выявил большое варьирование и неопределённость результатов моделирования по различным эндо- и экзогенным факторам.

10. Установлено, что охвоенность побегов сосны обыкновенной связана отрицательно с широтой и положительно – с долготой местности. В направлениях с севера на юг и с запада на восток происходит увеличение охвоенности побегов на 0,44% и на 0,50% на каждый градус соответственно широты и долготы. Высказано предположение, что охвоенность побегов является индикатором изменения условий произрастания в географических градиентах Евразии.

11. Изменение фитомассы деревьев и древостоев в территориальных градиентах температур и осадков выполнено в основном, на локальном и региональном уровнях. Установлено, что вклад климатических факторов в объяснение изменчивости фитомассы деревьев и древостоев является статистически малозначимым.

12. Принцип пространственно-временного замещения получил широкое распространение в исследованиях. В связи с наблюдаемыми климатическими сдвигами модели биологической продуктивности растительных сообществ, чувствительные к изменению климата в территориальных градиентах, используются для прогнозирования ее изменений в предполагаемых темпоральных изменениях

климата на основе принципа пространственно-временного замещения. Однако возможности его применения на трансконтинентальном уровне ранее не исследовались.

13. Бортовое и наземное лазерное сканирование обеспечивает широкий спектр характеристик древостоев для целей моделирования. Наземное лазерное сканирование дает с высокой точностью характеристики структуры дерева и древостоя, которые связаны с плотностью древесины.

14. Базисная плотность и содержание сухого вещества в фракциях фитомассы деревьев играют важную роль в прогнозировании биологической продуктивности насаждений в связи с различными экологическими факторами. Установлены закономерности изменения квалитетических показателей фитомассы в градиентах широты и долготы, но в трансконтинентальных климатических градиентах они ранее не исследовались.

ГЛАВА 2. БАЗЫ ДАННЫХ И МЕТОДОЛОГИЯ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1 Общие сведения об используемых базах данных

Степень достигнутого прогресса в изучении биологической продуктивности лесов определяется фактологическим состоянием вопроса, т. е. обеспеченностью фактическими данными о количественных и квалитетических характеристиках фитомассы по полным видовому и экологическому спектрам (Усольцев, Цепордей, 2021е).

При оценке фитомассы деревьев и древостоев исследователи обращались в первую очередь к тем древесным видам, которые наиболее представлены в лесном фонде. В результате наиболее полные данные, в количестве сотен и даже тысяч деревьев, приходятся на двухвойные сосны (подрод *Pinus* L.), ель (*Picea*), пихту (*Abies*), лиственницу (*Larix*), березу (*Betula*), осину и тополи (*Populus*), обычно более или менее равномерно распределенные на территории Евразии по разным климатическим зонам, что является предпосылкой построения устойчивых моделей фитомассы, чувствительных к изменению климата.

Другие древесные виды тоже представлены сотнями модельных деревьев, однако основной их массив приурочен к отдельным экорегионам как вследствие их биологических особенностей, ограничивающих ареалы произрастания, так и вследствие разной интенсивности проведенных исследований в тех или иных экорегионах и странах. В результате основные данные о криптомерии японской (*Cryptomeria*) приурочены к Японии, о дубе (*Quercus*), буке (*Fagus*), ольхе (*Alnus*), грабе (*Carpinus*) – к Украине. Для этой группы видов есть возможность построения всеобщих моделей, учитывающих основные дендрометрические показатели деревьев (диаметр ствола, высоту дерева и его возраст). Наличие сотен модельных деревьев, взятых в достаточно широких диапазонах варьирования каждого из дендрометрических показателей (диаметр ствола, высоту дерева и его возраст), и, следовательно, удовлетворяющих требованию их ортогональности, дает возможность построения всеобщих моделей, не учитывающих региональных климатиче-

ских особенностей.

Наконец, третья группа древесных видов представлена лишь десятками модельных деревьев, приуроченных к отдельным экорегионам: кипарисовик (*Chamaecyparis*), ясень (*Fraxinus*), ива (*Salix*), клён (*Acer*), чозения (*Chosenia arbutifolia*), акация белая (*Robinia pseudoacacia*). Для этих видов могут быть построены простые аллометрические модели, учитывающие лишь диаметр ствола, поскольку высота и возраст дерева обычно в подобных случаях тесно связаны с диаметром ствола.

Исходную основу нашего исследования составили три базы данных о биологической продуктивности лесов Евразии. Одна из них включает информацию о фитомассе около 15 тысяч деревьев лесообразующих видов Евразии (Usoltsev, 2020a), которая является существенно более полной по сравнению с предыдущей версией (Усольцев, 2016б). Распределение пробных площадей, на которых получены данные о фитомассе модельных деревьев, на территории Евразии показано на рисунке 2.1, а распределение количества модельных деревьев по древесным родам (подродам), видам и странам Евразии, предназначенных для разработки моделей для наземной таксации, приведено в таблице 2.1.



Рисунок 2.1 – Распределение экспериментальных данных о фитомассе модельных деревьев лесообразующих видов на территории Евразии (Usoltsev, 2020a)

Таблица 2.1 – Распределение количества модельных деревьев основных лесообразующих видов с определениями фитомассы (кг), возраста, диаметра ствола на высоте груди и высоты дерева по древесным родам (подродам), видам и странам Евразии (Usoltsev, 2020a)

Род (подрод)	Древесные виды	Страна	Количество модельных деревьев*	
			2016	2020
Подрод <i>Pinus</i> L.	<i>P. sylvestris</i> L., <i>P. nigra</i> (Lamb.) Holmboe, <i>P. tabuliformis</i> Carr., <i>P. densiflora</i> S. et Z., <i>P. taeda</i> L., <i>P. halepensis</i> Mill.	Россия, Украина, Казахстан, Чехия, Болгария, Япония, Белоруссия, Китай, Швейцария, Словакия, Великобритания, Ирак	2 685	3 666
Подрод <i>Haploxylon</i> (Koehne) Pilg.	<i>Pinus sibirica</i> Du Tour., <i>P. koraiensis</i> S. et Z.	Россия	170	170
Род <i>Picea</i> A.Dietr.	<i>P. abies</i> (L.) H. Karst., <i>P. obovata</i> Ledeb., <i>P. schrenkiana</i> F. et M., <i>P. ajanensis</i> (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr.	Россия, Украина, Латвия, Белоруссия, Германия, Бельгия, Чехия, Швейцария, Финляндия, Китай, Болгария	1 087	1 500
Род <i>Abies</i> Mill.	<i>A. sibirica</i> L., <i>A. alba</i> Mill., <i>A. holophylla</i> Maxim., <i>A. sachalinensis</i> (F. Schmidt) Mast. и <i>A. nephrolepis</i> Maxim.	Россия, Украина, Чехия, Япония	180	354
Род <i>Larix</i> Mill.	<i>L. decidua</i> Mill., <i>L. sibirica</i> L., <i>L. cajanderi</i> Mayr., <i>L. gmelinii</i> (Rupr.) Rupr., <i>L. leptolepis</i> Gord.	Россия, Япония, Казахстан, Чехия, Монголия	522	522
Род <i>Cryptomeria</i> D.Don	<i>Cryptomeria japonica</i> D.Don.	Япония	29	206
Род <i>Chamaecyparis</i> Spach	<i>Chamaecyparis</i> Spach	Япония	10	90
Род <i>Betula</i> L.	<i>B. pubescens</i> Ehrh., <i>B. pendula</i> Roth., <i>B. dahurica</i> Pall., <i>B. maximowicziana</i> Regel, <i>B. ermanii</i> Cham., <i>B. costata</i> Trautv., <i>B. platyphylla</i> Suk.	Россия, Северный Казахстан, Япония, Финляндия, Китай, Великобритания, Монголия, Азербайджан	1 291	1 700
Род <i>Populus</i> L.	<i>P. tremula</i> L., <i>P. nigra</i> L., <i>P. davidiana</i> Dode.	Россия, Северный Казахстан, Украина, Япония, Монголия	513	513
Род <i>Quercus</i> L.	<i>Q. robur</i> L., <i>Q. rubra</i> L., <i>Q. phillyreoides</i> A. Gray, <i>Q. serrata</i> Murray, <i>Q. amamiana</i> Hatus., <i>Q. acutissima</i> Carruth., <i>Q. crispula</i> Blume, <i>Q. pyrenaica</i> Willd. and <i>Q. mongolica</i> Fisch. ex Ledeb.	Россия, Украина, Болгария, Япония, Чехия, Испания, Швейцария, Венгрия, Филиппины	130	720

Продолжение таблицы 2.1

Род (подрод)	Древесные виды	Страна	Количество модельных деревьев*	
			2016	2020
Род <i>Tilia</i> L.	<i>T. cordata</i> Mill., <i>T. amurensis</i> Rupr., <i>T. mandshurica</i> Rupr. & Maxim. and <i>T. parvifolia</i> Ehrh.	Россия, Чехия, Болгария	389	395
Род <i>Fagus</i> L.	<i>F. sylvatica</i> L., <i>F. crenata</i> Blume	Украина, Франция, Чехия, Япония, Италия, Нидерланды	56	350
Род <i>Fraxinus</i> L.	<i>F. excelsior</i> L., <i>F. mandshurica</i> Rupr.	Украина, Россия, Чехия, Япония	31	92
Род <i>Alnus</i> Mill.	<i>A. incana</i> (L.) Moench., <i>A. glutinosa</i> (L.) Gaertn., <i>A. hirsuta</i> (Spach) Turcz. ex. Rupr.	Россия, Украина, Белоруссия, Япония	31	470
Род <i>Carpinus</i> Decne	<i>C. betulus</i> L., <i>C. cordata</i> Blume, <i>C. laxiflora</i> (S. & Z.) Blume, <i>C. tschonoskii</i> Maxim., <i>C. japonica</i> Blume.	Россия, Украина, Япония, Болгария	22	130
Род <i>Salix</i> L.	<i>S. caprea</i> L.	Россия, Чехия, Швеция	23	40
Род <i>Acer</i> L.	<i>A. platanoides</i> L., <i>A. campestre</i> L., <i>A. mandshuricum</i> Maxim., <i>A. mono</i> Maxim., <i>A. rufinerve</i> S. & Z.	Россия, Япония, Болгария	27	48
Род <i>Chosenia</i> Nakai	<i>Chosenia arbutifolia</i> (Pall.) A. Scvorts.	Россия	17	17
Род <i>Robinia</i> L.	<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	Украина, Словакия, Болгария	13	73
		Итого	7 226	11 056

Примечание: * 2016 и 2020 – даты опубликования баз данных.

Поскольку при получении фактических данных о фитомассе деревьев на пробных площадях диаметр кроны измерялся редко, база данных о деревьях, используемых при разработке моделей, предназначенных для дистанционного лазерного зондирования, была существенно меньшей по объему по сравнению с количеством данных с определениями диаметра ствола, высоты и возраста дерева. Распределение количества модельных деревьев по древесным родам (подходам), видам и странам Евразии, предназначенных для разработки моделей для лазерного зондирования, приведено в таблице 2.2.

Таблица 2.2 – Распределение количества модельных деревьев основных лесообразующих видов с определениями фитомассы (кг), диаметра кроны и высоты дерева по древесным родам (подродам), видам и странам Евразии (Usoltsev, 2020a)

Род (подрод)	Древесные виды	Страна	Количество модельных деревьев
Подрод <i>Pinus</i> L.	<i>P. sylvestris</i> L., <i>P. nigra</i> (Lamb.) Holmboe, <i>P. tabuliformis</i> Carr., <i>P. densiflora</i> S. et Z., <i>P. taeda</i> L., <i>P. halepensis</i> Mill.	Россия, Украина, Казахстан, Чехия, Швеция, Япония, Ирак	2 128
Подрод <i>Haploxyylon</i> (Koehne) Pilg.	<i>Pinus sibirica</i> Du Tour. and <i>P. koraiensis</i> S. et Z.	Россия	93
Род <i>Picea</i> A.Dietr.	<i>P. abies</i> (L.) H. Karst., <i>P. obovata</i> Ledeb., <i>P. schrenkiana</i> F. et M., <i>P. ajanensis</i> (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr.	Россия, Украина, Чехия, Швейцария, Финляндия, Китай	961
Род <i>Abies</i> Mill.	<i>A. sibirica</i> L., <i>A. alba</i> Mill., <i>A. holophylla</i> Maxim., <i>A. sachalinensis</i> (F. Schmidt) Mast. и <i>A. nephrolepis</i> Maxim.	Россия, Украина, Чехия, Япония	299
Род <i>Larix</i> Mill.	<i>L. decidua</i> Mill., <i>L. sibirica</i> L., <i>L. cajanderi</i> Mayr., <i>L. gmelinii</i> (Rupr.) Rupr., <i>L. leptolepis</i> Gord.	Россия, Япония, Чехия, Монголия	139
Род <i>Cryptomeria</i> D.Don	<i>Cryptomeria japonica</i> D.Don.	Япония	29
Род <i>Chamaecyparis</i> Spach	<i>Chamaecyparis</i> Spach	Япония	28
Род <i>Betula</i> L.	<i>B. pubescens</i> Ehrh., <i>B. pendula</i> Roth., <i>B. dahurica</i> Pall., <i>B. maximowicziana</i> Regel, <i>B. ermanii</i> Cham., <i>B. costata</i> Trautv., <i>B. platyphylla</i> Suk.	Россия, Северный Казахстан, Белоруссия, Япония, Китай, Великобритания, Финляндия, Азербайджан	755
Род <i>Populus</i> L.	<i>P. tremula</i> L., <i>P. nigra</i> L., <i>P. davidiana</i> Dode.	Россия, Казахстан, Украина, Япония, Монголия	296
Род <i>Quercus</i> L.	<i>Q. robur</i> L., <i>Q. rubra</i> L., <i>Q. phillyreoides</i> A. Gray, <i>Q. serrata</i> Murray, <i>Q. amamiana</i> Hatus., <i>Q. acutissima</i> Carruth., <i>Q. crispula</i> Blume, <i>Q. pyrenaica</i> Willd. and <i>Q. mongolica</i> Fisch. ex Ledeb.	Россия, Украина, Болгария, Япония, Чехия, Испания	397
Род <i>Tilia</i> L.	<i>T. cordata</i> Mill., <i>T. amurensis</i> Rupr., <i>T. mandshurica</i> Rupr. & Maxim. and <i>T. parvifolia</i> Ehrh.	Россия, Чехия, Болгария	138
Род <i>Fagus</i> L.	<i>F. sylvatica</i> L., <i>F. crenata</i> Blume	Украина, Франция, Чехия, Япония, Италия	249
Род <i>Fraxinus</i> L.	<i>F. excelsior</i> L., <i>F. mandshurica</i> Rupr.	Украина, Россия, Чехия, Япония	78
Род <i>Alnus</i> Mill.	<i>A. incana</i> (L.) Moench., <i>A. glutinosa</i> (L.) Gaertn., <i>A. hirsuta</i> (Spach) Turcz. ex. Rupr.	Россия, Украина, Белоруссия, Япония	427

Продолжение таблицы 2.2

Род (подрод)	Древесные виды	Страна	Количество модельных деревьев
Род <i>Carpinus</i> Decne	<i>C. betulus</i> L., <i>C. cordata</i> Blume, <i>C. laxiflora</i> (S. & Z.) Blume, <i>C. tschonoskii</i> Maxim., <i>C. japonica</i> Blume.	Россия, Украина, Япония	99
Род <i>Salix</i> L.	<i>S. caprea</i> L.	Россия	10
Род <i>Acer</i> L.	<i>A. platanoides</i> L., <i>A. campestre</i> L., <i>A. mandshuricum</i> Maxim., <i>A. mono</i> Maxim., <i>A. rufinerve</i> S. & Z.	Россия, Япония, Болгария	15
Род <i>Chosenia</i> Nakai	<i>Chosenia arbutifolia</i> (Pall.) A. Scvorts.	Россия	17
Род <i>Robinia</i> L.	<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	Украина, Словакия	63
Итого			6 221

Вторая база данных включает информацию о фитомассе 8 тысяч древостоев и о чистой первичной продукции (ЧПП) 3 тысяч древостоев лесообразующих древесных видов (Usoltsev, 2020b) и третья – о квалиметрических показателях (плотности и содержании сухого вещества в компонентах фитомассы деревьев) лесообразующих видов (Usoltsev, 2020c).

Распределение пробных площадей с данными фитомассы древостоев основных лесообразующих видов на территории Евразии показано на рисунке 2.2, а распределение их по древесным видам и странам приведено в таблице 2.3.

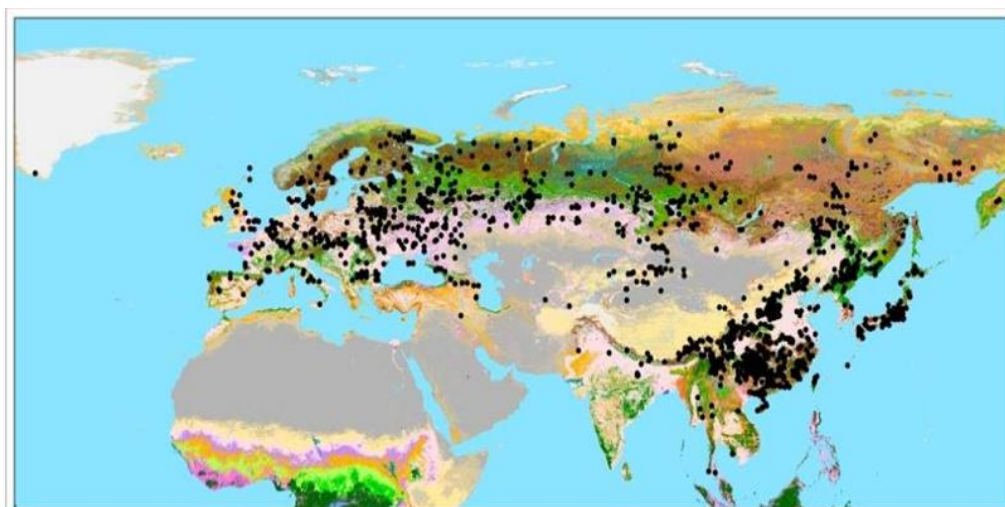


Рисунок 2.2 – Распределение экспериментальных данных о фитомассе лесных фитоценозов лесообразующих видов Евразии, по материалам В. А. Усольца (Usoltsev, 2020b)

Таблица 2.3 – Распределение 6 838 пробных площадей основных лесобразующих родов и подродов с определениями фитомассы (т/га), возраста, густоты и запаса стволовой древесины по родам (подродам), древесным видам и странам Евразии (Usoltsev, 2020b)

Вид	Систематическое название	Страна	Количество пробных площадей
Подрод <i>Pinus</i> L. (двухвойные сосны)			
Сосна обыкновенная	<i>Pinus sylvestris</i> L.	Россия, Казахстан, Белоруссия, Украина, Финляндия, Швеция, Швейцария, Англия, Чехия, Словакия, Болгария, Китай, Германия, Бельгия, Венгрия, Испания, Литва, Норвегия, Польша, Эстония	2 580
С. китайская	<i>P. tabulaeformis</i> Carr.	Китай	165
С. Массона	<i>P. massoniana</i> Lamb.	Китай	65
С. тайваньская	<i>P. taiwanensis</i> Hayata	Китай	55
С. юннаньская	<i>P. yunnanensis</i> Franchet	Китай	46
С. австрийская	<i>P. nigra</i> Arn.	Англия, Венгрия, Франция, Германия, Нидерланды	33
С. густоцветная	<i>P. densiflora</i> S. et Z.	Япония	23
С. приморская	<i>P. pinaster</i> Aiton	Россия, Франция, Италия	11
С. пицундская	<i>P. pityusa</i> Steven	Россия	10
С. Тунберга	<i>P. thunbergii</i> Parl.	Япония	10
С. ладанная	<i>P. taeda</i> L.	Япония	9
С. Эллиота	<i>P. elliotii</i> Engelm.	Япония	7
С. Сосновского	<i>P. sosnowskyi</i> Nakai	Грузия	3
С. алеппская	<i>P. halepensis</i> Mill.	Ирак	1
С. крымская, или Палласа	<i>P. Pallasiana</i> Lamb.	Россия	1
С. итальянская	<i>P. pinea</i> L.	Франция	1
Итого			3 020
Подрод <i>Harpoxylon</i> (Koehne) Pilg. (пятихвойные сосны)			
Кедр сибирский	<i>Pinus sibirica</i> Du Tour.	Россия	98
К. корейский	<i>P. koraiensis</i> S. et Z.	Россия, Китай, Южная Корея	47
Итого			145

Продолжение таблицы 2.3

Вид	Систематическое название	Страна	Количество пробных площадей
Род <i>Picea</i> A. Dietr.			
Ель европейская	<i>Picea abies</i> (L.) H.Karst.	Австрия, Белоруссия, Бельгия, Болгария, Германия, Дания, Италия, Латвия, Литва, Норвегия, Россия, Словакия, Украина, Финляндия, Франция, Чехия, Швеция, Эстония, Япония	554
Е. аянская	<i>P. jezoensis</i> (S. & Z.) Carrière	Китай, Россия	190
Е. сибирская	<i>P. obovata</i> L.	Россия	144
Е. Шренка	<i>P. schrenkiana</i> F. & C.A.Mey.	Казахстан, Китай	58
Е. ситхинская	<i>P. sitchensis</i> (Bong.) Carrière	Великобритания, Ирландия	12
Е. пурпурная	<i>P. purpurea</i> Masters	Китай	4
Е. восточная	<i>P. orientalis</i> Link	Грузия, Россия	4
Е. корейская	<i>P. koraiensis</i> Nakai	Япония	2
Итого			968
Род <i>Abies</i> Mill.			
Пихта сибирская	<i>Abies sibirica</i> L.	Россия	143
П. китайская колючая	<i>Cunninghamia lanceolata</i> (Lamb.) Hook.	Китай	97
П. европейская	<i>A. alba</i> Mill.	Италия, Румыния, Украина	65
П. Вича	<i>A. veitchii</i> Lindl.	Япония	28
П. белокорая	<i>A. nephrolepis</i> (Trautv.) Maxim.	Россия	12
П. сильная	<i>A. firma</i> Sieb. et Zucc.	Япония	11
П. сахалинская	<i>A. sachalinensis</i> (Schmidt.) Mast.	Япония	8
П. замечательная	<i>A. spectabilis</i> (D.Don) Mirb.	Непал	6
П. кавказская	<i>A. nordmanniana</i> (Steven) Spach.	Россия	5
Итого			375

Продолжение таблицы 2.3

Вид	Систематическое название	Страна	Количество пробных площадей
Род <i>Larix</i> Mill.			
Лиственница европейская	<i>L. decidua</i> Mill.	Центральная Европа	13
Л. Сукачева, Л. сибирская, Л. Гмелина, Л. Чекановского, Л. Каяндера, Л. Комарова, Л. ольгинская	<i>L. sukaczewii</i> N. Dyl., <i>L. sibirica</i> L., <i>L. Gmelinii</i> (Rupr.) Rupr., <i>L. czekanovskii</i> Turcz., <i>L. cajanderi</i> Mayr., <i>L. komarovii</i> Kolesn., <i>L. olgensis</i> A. Henry	Россия	357
Л. сибирская, Л. ольгинская, Л. Принца Рупрехта	<i>L. sibirica</i> L., <i>L. olgensis</i> A. Henry, <i>L. Principis-ruprechtii</i> Mayr	Китай	106
Л. Сукачева	<i>L. sukaczewii</i> N. Dyl.	Казахстан	10
Л. Гмелина, Л. Чекановского	<i>L. Gmelinii</i> (Rupr.) Rupr., <i>L. czekanovskii</i> Turcz.	Монголия	8
Л. японская	<i>L. leptolepis</i> Gord.	Япония	46
Итого			540
Род <i>Betula</i> L.			
Берёза белая	<i>Betula pendula</i> Roth. <i>B. pubescens</i> Ehrh.	Россия, Украина, Казахстан, Великобритания, Белоруссия, Азербайджан, Финляндия, Япония, Швеция, Монголия, Литва, Бельгия, Норвегия, Франция, Дания (Гренландия)	523
Б. полезная	<i>B. utilis</i> D. Don	Китай	127
Б. извилистая	<i>B. tortuosa</i> Ldb.	Россия	9
Б. плосколистная	<i>B. platyphylla</i> Suk.	Китай, Россия, Япония	6
Б. каменная	<i>B. ermanii</i> Cham.	Китай, Япония	4
Б. ребристая	<i>B. costata</i> Trautv.	Россия	4
Б. Максимовича	<i>B. maximowicziana</i> Rgl.	Япония	3
Б. Кузмищева	<i>B. kusmisscheffii</i> (Rgl.) Suk.	Россия	2
Б. граболистная	<i>B. grossa</i> Sieb. et Zucc.	Япония	1
Б. шерстистая	<i>B. lanata</i> (Rgl.) V. Vas.	Россия	1
Б. Гмелина	<i>B. gmelinii</i> Bunge	Россия	1

Продолжение таблицы 2.3

Вид	Систематическое название	Страна	Количество пробных площадей
Б. японская	<i>B. japonica Sieb.</i>	Россия	1
Б. карликовая	<i>B. nana L.</i>	Россия	1
Итого			683
Род <i>Populus L.</i>			
Осина	<i>Populus tremula L.</i>	Россия, Украина, Казахстан, Эстония, Белоруссия	188
Осина Давида	<i>P. davidiana Dode</i>	Китай, Япония	129
Тополь волосисто-плодный	<i>P. trichocarpa Torr. & A.Gray ex Hook.</i>	Франция, Австрия, Великобритания, Бельгия, Нидерланды	37
Тополь лавролистный	<i>P. laurifolia Ledeb.</i>	Россия	12
Тополь белый	<i>P. alba Ledeb</i>	Россия, Казахстан	10
Тополь евроамериканский «Робуста»	<i>Populus × euroamericana</i>	Украина	10
Туранга евфратская	<i>P. euphratica Olivier</i>	Китай	9
Гибрид	<i>Populus hybrid</i>	Япония	8
Тополь дельтовидный	<i>P. deltoides W.Bartram ex Humphry Marshall</i>	Китай	6
Тополь чёрный	<i>P. nigra L.</i>	Россия	2
Тополь Бахелье	<i>Populus × bachelieri Solemacher</i>	Болгария	1
Тополь сизолистный	<i>P. pruinosa Schrenk</i>	Таджикистан	1
Итого			413
Род <i>Quercus L.</i>			
Дуб черешчатый	<i>Quercus robur L.</i>	Россия, Белоруссия, Украина, Бельгия, Великобритания, Дания, Молдавия, Швейцария, Швеция, Испания, Чехия, Франция, Польша, Эстония	388
Дуб острейший	<i>Q. acutissima Carruth.</i>	Китай	188
Дуб скальный	<i>Q. petraea Liebl.</i>	Франция, Болгария, Молдавия, Венгрия, Белоруссия, Бельгия, Великобритания, Нидерланды	35

Окончание таблицы 2.3

Вид	Систематическое название	Страна	Количество пробных площадей
Дуб монгольский	<i>Q. mongolica</i> Fisch. ex Turcz.	Россия	15
Дуб пильчатый	<i>Q. serrata</i> Murray	Китай, Япония	10
Дуб хермесовый	<i>Q. coccifera</i> L.	Испания	8
Дуб каменный	<i>Q. ilex</i> L.	Испания, Италия, Франция	7
Дуб имеретинский	<i>Q. imeretina</i> Stev.	Грузия	6
Дуб красный	<i>Q. rubra</i> L.	Болгария, Великобритания	5
Дуб пушистый	<i>Q. pubescens</i> Willd.	Молдавия, Франция, Румыния	4
Дуб грузинский	<i>Q. iberica</i> Stev.	Грузия, Азербайджан	4
Дуб пиренейский	<i>Q. pyrenaica</i> Willd.	Испания	4
Дуб седой	<i>Q. leucotrichophora</i> A.Camus	Грузия, Пакистан	4
Дуб каштанолистный	<i>Q. castaneifolia</i> C. A. Mey.	Азербайджан	3
Дуб сизый	<i>Q. glauca</i> Thunb.	Япония	3
Дуб филлирееподобный	<i>Q. phillyraeoides</i> Gray.	Япония	3
Дуб курчавый	<i>Q. crispula</i> Blume	Япония	2
Дуб длинноножковый	<i>Q. longipes</i> Stev.	Болгария	2
Дуб пушистый	<i>Q. lanuginosa</i> Thuill.	Пакистан	2
Дуб ножкоцветный	<i>Q. pedunculiflora</i> C.Koch.	Румыния	1
Итого			694

Фактических данных о ЧПП и фитомассе древостоев по сравнению с данными только о фитомассе значительно меньше. Более всего представлены по ЧПП двухвойные сосны и ели, и их распределение по видам и странам показано в таблице 2.4.

Таблица 2.4 – Распределение 1 300 пробных площадей двух основных лесообразующих родов с определениями фитомассы и годичной ЧПП (т/га), возраста, густоты и запаса стволовой древесины по родам (подродам), древесным видам и странам Евразии (Usoltsev, 2020b)

Вид	Систематическое название	Страна	Количество пробных площадей
Подрод <i>Pinus</i> L.			
Сосна обыкновенная	<i>Pinus sylvestris</i> L.	Россия, Казахстан, Белоруссия, Украина, Финляндия, Швеция, Англия, Чехия, Болгария, Франция, Китай, Германия, Бельгия, Испания, Литва, Норвегия	561
С. китайская	<i>P. tabulaeformis</i> Carr.	Китай	162
С. Массона	<i>P. massoniana</i> Lamb.	Китай	65
С. тайваньская	<i>P. taiwanensis</i> Hayata	Китай	55
С. юннаньская	<i>P. yunnanensis</i> Franchet	Китай	46
С. австрийская	<i>P. nigra</i> Arn.	Англия, Германия, Нидерланды	7
С. густоцветная	<i>P. densiflora</i> S. et Z.	Япония	15
С. Тунберга	<i>P. thunbergii</i> Parl.	Япония	6
С. веймутова	<i>P. strobus</i> L.	Япония	2
С. итальянская	<i>P. pinea</i> L.	Франция	1
Итого			920
<i>Picea</i> Dietr. (ель)			
Ель европейская	<i>Picea abies</i> (L.) H.Karst.	Белоруссия, Бельгия, Болгария, Германия, Дания, Италия, Литва, Норвегия, Россия, Украина, Франция, Чехия, Швеция, Эстония, Япония	121
Е. аянская	<i>P. jezoensis</i> (S.&Z.) Carrière	Китай	155
Е. сибирская	<i>P. obovata</i> L.	Россия	75
Е. Шренка	<i>P. schrenkiana</i> F. & C.A.Mey.	Китай	17
Е. ситхинская	<i>P. sitchensis</i> (Bong.) Carrière	Великобритания, Ирландия	8
Е. пурпурная	<i>P. purpurea</i> Masters	Китай	4
Итого			380

Сформированная база данных о квалиметрии деревьев для лесообразующих древесных видов Центральной Евразии (Usoltsev, 2020с) состоит из двух разделов. В первом разделе представлены эмпирические данные о сбегах стволов в коре и без коры, связанные как с таксационными показателями деревьев и древостоев, так и с локальными квалиметрическими показателями, измеренными на разных относительных высотах стволов. Во втором разделе содержатся средние квалиметрические показатели деревьев в сочетании с теми же сопутствующими данными, что и в первом разделе. В обоих разделах приводятся данные о содержании сухого вещества в листве (хвое) и ветвях деревьев (Usoltsev, 2020с; Цепордей, Усольцев, 2021).

Мы вступаем в новую эру, характеризующуюся глобальным стремлением к достижению экономической, социальной и экологической устойчивости, в которой роль древесины становится все более заметной, особенно в контексте формирующейся биоэкономики (Levkoev et al., 2017). Плотность компонентов фитомассы наряду с количественными показателями фитомассы и ЧПП входит в понятие биологической продуктивности лесного покрова планеты как «наиболее надежного источника пропитания всё возрастающего населения» (Дювиньо, Танг, 1968. С. 110). В связи с проблемой изменения климата количественные и квалиметрические показатели лесной фитомассы стали необходимы для корректной оценки углеродного цикла в земной биосфере (Pretzsch et al., 2018). Сформированные базы данных предоставляют возможность выявления закономерностей изменения количественных и квалиметрических показателей фитомассы в климатических градиентах Евразии и могут быть востребованы в будущем лесоустройстве и оценке углеродного пула лесов (Усольцев, Цепордей, 2022в).

Основной массив данных о фитомассе лесов Евразии был получен в период с 1970-х по 2000-е годы, а используемые климатические карты охватывают период конца 1990-х и начала 2000-х годов (Усольцев, Цепордей, 2020в). Некоторое расхождение между двумя периодами времени могло бы привести к искажениям в полученных результатах, но при столь небольшой разнице во времени и взаимном перекрытии двух периодов получения исходных данных (фитомассы и климати-

ческих переменных) включение компенсационных механизмов или фенологических сдвигов в лесных сообществах мало вероятно (Anderegg et al., 2019; DeLeo et al., 2020).

Как было показано в разделе 1.1, в условиях изменения климата большие неопределенности создают неполные и некачественные данные об осадках, имеющие, в частности, недостаточное пространственное наполнение (Dai, 2011; Sheffield et al., 2012; Trenberth et al., 2014; Dai, Zhao, 2017; Sun et al., 2018). Наборы данных об осадках, основанные на плохом пространственном их наполнении, приводят к существенной неопределенности, когда пробелы заполняются данными из разных источников на основе некоторых статистических данных по климатологии (Dai, Zhao, 2017).

Методические основы оценки фитомассы деревьев, а также фитомассы и чистой первичной продукции (ЧПП) древостоев были разработаны в ходе реализации Международной биологической программы в 1960-70-х годах (Программа-минимум..., 1967; Программа..., 1974; Русаленко, Петров, 1975). Были опубликованы обзорные работы, посвященные описанию и анализу названных методов (Уткин, 1975; Усольцев, 2007а). Однако значительная часть данных о фитомассе и ЧПП была получена в ходе инициативных спонтанных исследований, и их количество неравномерно распределено по регионам. Эта неравномерность частично вызвана природными особенностями, обусловленными спецификой местообитаний различных древесных видов, частично – чисто случайными факторами, связанными с наличием или отсутствием соответствующих научных коллективов в конкретных регионах. Кроме того, наибольшая часть фактических данных о фитомассе деревьев и древостоев приурочена к регионам с наибольшей плотностью населения, а районы севера бореальной зоны, и особенно – мало населенные районы северо-востока России – представлены в базах данных редкими исследованиями. Качественный уровень сформированных баз экологических данных имеет особое значение (Лиёпа, 1985; Уткин, 2004; Усольцев, Цепордей, 2021г; Wang et al., 2022; Palma et al., 2022; Persson et al., 2022).

2.2 О качественном уровне сформированных баз данных о биопродуктивности лесов Евразии

Эмпирический материал используемых нами баз данных был получен представителями разных областей лесных наук с различными целевыми установками и соответствующей методологической спецификой. Несмотря на попытки установить некие общие правила определения фитомассы деревьев и древостоев в ходе реализации Международной биологической программы (Программа-минимум..., 1967), какой-либо стандартизации в этой области, по аналогии, например, с стандартизацией в области древесного прироста (Антанайтис, Жадейкис, 1977), не было предложено, хотя отдельные «Руководства» издавались (Tadaki et al., 1962; Гортинский, Карпов, 1973; Уткин, 1974, 1982; Whittaker, Marks, 1975; Satoo, Madgwick, 1982; Aldred, Alemdag, 1988; Snowdon, 2002). В большинстве случаев исследователи шли по пути наименьшего сопротивления, т. е. выбирали наиболее легко определяемые параметры деревьев. При обработке модельных деревьев на пробных площадях исследователи обычно учитывали возраст деревьев, высоту и диаметр ствола на высоте груди, так как при наземной таксации их совокупность объясняла 90-99% изменчивости той или иной фракции фитомассы. Иногда измеряли также расстояние от основания ствола до основания кроны, но редко измеряли ширину (диаметр) кроны (Luck et al., 2020). Кроме того, из-за неправильной формы горизонтальной проекции кроны точность измерения ее диаметра выглядела сомнительной, во всяком случае, в сравнении с точностью измерения диаметра ствола. Считалось, что диаметр кроны не вносит существенного вклада в объяснение изменчивости фитомассы дерева, а основной вклад вносит диаметр ствола.

В силу известной трудоемкости отмывки корней в почвенных горизонтах, не сопоставимой с оценкой надземных фракций (Freschet et al., 2021), доля деревьев с измеренной массой корней, как и с измеренным диаметром кроны, в базах данных очень низка. В результате в имеющихся базах данных доля модельных деревьев с измеренными диаметром кроны и массой корней в их общем количе-

стве у разных древесных видов не превышает 10% (Cannell, 1982; Falster et al., 2015; Schepaschenko et al., 2017).

Отсутствие единой методологии сказалось на качественном уровне данных о биологической продуктивности насаждений. Особенно большие погрешности связаны с получением данных о чистой первичной продукции (ЧПП) древостоев (Усольцев, 2007а, б; 2021). Получаемые данные о фитомассе и соответствующих таксационных показателях деревьев и древостоев могут быть искажены из-за тривиальных ошибок в расчетах как фитомассы при переходе от пробного образца к дереву и древостою, так и в расчетах таксационных показателей при переходе от уровня дерева к уровню древостоя.

Неопределенности в результатах эмпирической оценки продуктивности древостоев могут быть обусловлены также применением некорректных методов закладки пробных площадей и взятия на них модельных деревьев. И. Я. Лиёпа (1985) отмечает такие неточности, как отбор модельных деревьев без учета их ценотического положения в пологе и недостаточная репрезентативность пробных площадей в пределах исследуемого региона. Существует некоторая неопределенность в использовании аллометрических моделей фитомассы, разработанных на основе чистых древостоев, для оценки фитомассы деревьев в смешанных древостоях (и наоборот), что может привести к некоторым смещениям (Dutcă et al., 2018).

Сказанное особенно касается качественного уровня эмпирического материала о фитомассе корней, который также был получен представителями разных областей лесных наук с различными целевыми установками, разнообразием применяемых методик и неравномерной представленностью результатов по регионам (Базилевич, Родин, 1968). Например, доля тонких корней у дуба варьирует от 1,4% (Борискина, 1959) до 39% (Бычваров и др., 1976). В 40-летних древостоях сосны обыкновенной в условиях Ярославской области РФ, Финляндии и в степях Тургайского прогиба доля тонких корней составляет соответственно 15% (Цельникер и др., 1993), 32% (Helmisaari et al., 2002) и 80% (Усольцев, 1997, 2007б). В реальных условиях при определении фитомассы корней их тонкая фракция иссле-

дователями или игнорируется вследствие трудоемкости ее оценки (Поликарпов, 1962; Whittaker, Marks, 1975; Ker, Raalte, 1981; Friend et al., 1991; Le Goff, Ottorini, 2001; Robinson, 2007; Durkaya et al., 2016), или учитывается частично (Аткин, 1978; Schenk, Jackson, 2002; Robinson, 2004) или оценивается путем раскопки и отмывки корней отдельного дерева на глубину их проникновения (Каризуми, 1968; Усольцев, 1997), или оценивается на единице площади древостоя путем отмывки корней, извлеченных из почвенных блоков, но без учета комля, масса которого достигает 50-55% общей массы корней (Орлов, 1967; Рахтеенко, Якушев, 1968; Harris et al., 1977; Верзунов, 1980; Ведрова и др., 2002; Бобкова и др., 2006; Терехов, Усольцев, 2010).

В итоге имеем сводку фактических значений общей массы корней, заниженных на неопределенную величину. При самом тщательном извлечении корней без их отмывки в грунте остаются неучтенными от 23% (Niiyama et al., 2010) до 35% (Friend et al. 1991; Le Goff, Ottorini, 2001) и даже до 80% (Усольцев, 1997) общей фитомассы корней. С другой стороны, в случае определения фитомассы корней в сложных древостоях с развитыми нижними ярусами, общая фитомасса корней древесного вида может быть завышена за счет фитомассы корней нижних ярусов вследствие трудности или невозможности разделения тонких корней разных ярусов в верхнем, наиболее насыщенном корнями почвенном слое (Tang et al., 2015). Названные завышения и занижения формируют методически обусловленную дисперсию массы корней, которая не может быть объяснена никакими независимыми переменными, вводимыми в уравнение фитомассы корней.

Особенно значительные неопределенности связаны с оценкой ЧПП корней. Специальным сравнительным анализом методологии оценки корней в мировой литературе было установлено, что ЧПП корней в результатах, полученных по применяемым до сих пор методикам, в среднем занижена в 2-5 раз за счет игнорирования массооборота, т. е. кумулятивного новообразования и отмирания в течение сезона их тонкой фракции (Усольцев, 2018д). Специальным методическим исследованием ЧПП ветвей установлено, что применяемые до сих пор методики могут давать 6-кратное занижение ЧПП ветвей (Каплина, Лебков, 2000).

Опасность подобных неопределенностей в исходных базах данных очевидна. Рассчитав модель фитомассы, которая включает таксационные показатели дерева или древостоя в качестве независимых переменных, мы получаем остаточную дисперсию, которая объясняется как климатическими (географически обусловленными) переменными, так и методически обусловленными и тривиальными расчетными ошибками или иными неопределенностями. К последним относится неучтенное варьирование ценотического положения дерева в древостое и густоты древостоя, что особенно сказывается на фитомассе кроны. На уровне древостоя смещения могут быть связаны с неучтенной долей примеси других древесных видов. Особенно это сказывается на фитомассе хвои (листвы): она может занижаться у темнохвойных при наличии в их составе лиственных видов и завышаться у лиственных при наличии в их составе хвойных видов.

Эти ошибки и неопределенности могут исказить вклад климатических переменных в объяснение изменчивости фитомассы «с точностью до наоборот». Имеется в виду ситуация, когда преобладающая доля объясненной остаточной дисперсии приходится не на климатические переменные, а на упомянутые неопределенности и ошибки. В подобных случаях экологически обусловленное положительное или отрицательное воздействие климатической переменной на фитомассу «подавляется» влиянием упомянутых неопределенностей и ошибок, и зависимость может показать вместо фактической положительной связи отрицательную и наоборот.

В связи с изложенным, эффективность результатов анализа и синтеза существующих баз данных о надземной и подземной фитомассе деревьев и древостоев с целью выявления климатически обусловленных закономерностей может быть существенно ограничена качественным уровнем исходного материала (Уткин, 2004), особенно, если этот анализ будет иметь сравнительную видоспецифичную направленность. В общем случае проблему связывают «с трудностями при формировании и использовании нестандартизированных наборов данных из различных источников» (Wang et al., 2022. С. 1). Видимо, следует согласиться с мнением Р. Мак-Лоуна (1979), что бессмысленно доводить модель до точности 5%, если

исходные данные получены с точностью 10%. Возможно, поэтому попытка выявить какие-либо закономерности в изменении фитомассы под влиянием комплекса абиотических и биотических факторов на глобальном уровне не увенчалась успехом (Cairns et al., 1997). Тем не менее, нами такая попытка предпринята.

2.3 Обоснование выбора зимней, а не летней или среднегодовой температуры, при разработке моделей фитомассы, чувствительных к изменению климата

В главе 1 были показаны методы и результаты моделирования радиального прироста древесины и продуктивности древостоев в градиентах температур и осадков. Были показаны изменения названных показателей в широтном градиенте под влиянием лимитирующего фактора температуры и в меридиональном градиенте под влиянием лимитирующего фактора влаги, а также явление замещения одного лимитирующего фактора другим в широтном и высотном градиентах радиального прироста и продуктивности древостоев. В этих публикациях анализируются закономерности изменения продукционных показателей деревьев и древостоев от температур и осадков порознь. В редких имеющихся публикациях, посвященных моделированию фитомассы лесов под влиянием одновременного действия температур и осадков, вклад названных переменных в объяснение изменчивости фитомассы, бывает либо несущественным, либо нулевым (Stegen et al., 2011). Это происходит, главным образом, вследствие локального или регионального уровня моделей, ограниченных, например, территорией Западной Европы (Forrester et al., 2017). В подобных случаях диапазон климатических переменных слишком узок, чтобы быть статистически значимым на фоне варьирования структурных переменных деревьев и древостоев (Усольцев, 2004). Поэтому авторы ограничивались лишь констатацией факта замены одного лимитирующего фактора другим (Kira, Shidei, 1967; Балыбина, 2005; Фонти, 2020).

Публикации, посвященные моделированию фитомассы деревьев и древо-

стоев одновременно по двум определяющим факторам, крайне редки, поскольку для получения устойчивых моделей необходимо наличие широких диапазонов варьирования как фитомассы, так и температур с осадками. Наличие названных трех баз данных о биологической продуктивности деревьев и древостоев лесообразующих видов, произрастающих на территории Евразии в широких диапазонах температур и осадков, дает возможность проанализировать изменение названных показателей биопродуктивности в связи с температурой и осадками одновременно. Можно привести, по крайней мере, два исследования, посвященные моделированию продукционных показателей деревьев и древостоев одновременно по двум определяющим факторам, которые дали положительные и вполне корректные результаты. Эти результаты оказались существенно более информативными по сравнению с описанными выше закономерностями изменения продуктивности по температуре и осадкам в отдельности.

Одно из упомянутых исследований посвящено анализу радиального прироста древесины сосны обыкновенной в связи с метеорологическими показателями в двух типах болотных лесов (Литвиненко, 1972; Глебов, Погодина, 1972; Глебов, Литвиненко, 1976). Исследование проведено на постоянных пробных площадях Томского стационара Института леса СО РАН в подзоне южной тайги. Выполнено моделирование ширины годовых колец за 83-летний период (с 1887 по 1969 годы) при одновременном влиянии среднегодовых осадков и годовой суммы температур свыше 10 °С. Установлено, что при годовых осадках 400 мм с ростом суммы температур от 1 600 до 2 200 мм годичный прирост в сосняке чернично-сфагновом снижается с 0,71 до 0,57 мм, но по мере увеличения осадков до 600 мм закономерность сменяется на противоположную, и прирост в том же диапазоне температур увеличивается с 0,65 до 0,74 мм. В лучших условиях произрастания, характеризуемых бруснично-зеленомошным типом леса, показатели прироста существенно выше, но закономерности те же, что и в чернично-сфагновом сосняке. Это означает, что при низком уровне осадков (400 мм) прирост лимитируется повышенной температурой, а при высоком уровне осадков (600 мм) прирост лимитируется дефицитом тепла. Двухфакторная регрессионная модель имела вид:

$$Z = a_0 - b_1 T + b_2 T^2 - b_3 PR + b_4 PR^2 + b_5 T \times PR, \quad (2.1)$$

где Z – радиальный прирост, мм; T – годовая сумма температур свыше 10 °С; PR – годовые осадки, мм.

Поскольку зависимости прироста от температур и осадков имели нелинейный вид, они были описаны полиномом 2-го порядка. Важно отметить, что смена лимитирующего фактора избытка тепла лимитирующим фактором дефицита тепла в модели количественно фиксируется положительным значением коэффициента b_5 при переменной $T \times PR$, отражающей совместный эффект температур и осадков (Глебов, Литвиненко, 1976).

Второе из упомянутых выше двух исследований, где использовалось одновременное воздействие температур и осадков при объяснении изменчивости продукционных показателей древостоев, выполнено в условиях горной экосистемы Западного Саяна. Предпосылкой успешности подобного анализа явилось наличие в этой горной экосистеме широких диапазонов изменчивости как температур, так и осадков (Поликарпов, Чебакова, 1982). Правда, в горной экосистеме Итальянских Альп вклад климатических факторов в объяснение изменчивости радиального прироста деревьев оказался мало значимым «вследствие близких к оптимальным по термическому режиму и увлажнению условий» (Ваганов и др., 2007. С. 43).

На примере хвойных лесобразующих видов (кедра сибирского, пихты, лиственницы и сосны) Западного Саяна установлено, что с увеличением многолетних осадков продуктивность древостоев (выраженная классом бонитета и запасом стволовой древесины) снижается, поскольку растет избыточное увлажнение в условиях, когда его увеличение не обеспечивается теплом. При сокращении количества осадков также происходит снижение продуктивности древостоев вследствие дефицита влаги. Происходит смена лимитирующего фактора: в холодных условиях лимитирующим фактором является избыток осадков, а в обеспеченных теплом условиях лимитирующим фактором становится дефицит осадков (Поликарпов, Чебакова, 1982).

Таким образом, по результатам двух исследований, выполненных в одном

случае на локальном (Глебов, Литвиненко, 1976), а в другом – на региональном (Поликарпов, Чебакова, 1982) уровнях, показано наличие не простой смены одного лимитирующего фактора другим, наблюдаемой при однофакторном анализе (Kira, Shidei, 1967; Фонти, 2020), а наличие смены знака воздействия на продуктивность деревьев и древостоев при рассмотрении одновременного действия температур и осадков, а именно, смены положительного воздействия на отрицательное и наоборот.

В первом из двух приведенных примеров изменчивость радиального прироста объясняется двумя метеорологическими показателями, регистрируемыми в данном местообитании. Такими же метеорологическими условиями объясняется изменчивость структуры годичного кольца, т.е. прямой связью «воздействие – отклик» в данном местообитании (Ваганов и др., 1990; Демаков, 2001; Демаков и др., 2007; Брюханова и др., 2014; Демаков, Андреев, 2014).

Иная ситуация складывается, когда мы выходим на региональный или биомный уровни анализа годичного прироста, когда средние многолетние метеорологические показатели температур или осадков локальных местообитаний, изменяющиеся в зональном (Балыбина, 2005; Фонти, 2020) или меридиональном (Ваганов, Шиятов, 2005) градиентах, могут рассматриваться в качестве климатических показателей (Шашкин, Ваганов, 2000; Heres et al., 2022; Vacek et al., 2022).

Применительно к фитомассе дерева, а тем более – древостоя, анализ ее изменчивости в связи с метеорологическими показателями невозможен, поскольку их компоненты (фракции) формируются в течение длительных периодов, причем, периодов разной длительности: ствол в течение 50-100 и более лет, ветви в течение 30-60 лет, ассимиляционный аппарат в течение 5-8 лет у хвойных видов. Если межгодовые вариации метеофакторов ретроспективно фиксируются в ширине годичного кольца ствола дерева, то в отношении фракций фитомассы дерева, а тем более – древостоя, этого не происходит. Например, на массу листвы дерева чисто теоретически могут влиять метеофакторы текущего и предыдущего годов, но в ретроспективе это учесть невозможно. Таким образом, если ретроспективная связь годичного прироста с метеофакторами может извлекаться из древесно-

кольцевых хронологий и использоваться при прогнозировании прироста в различных сценариях изменения климата, то связь фитомассы дерева и ее фракций с годичной динамикой метеофакторов ретроспективно никак не фиксируется. Если мы не можем заполучить погодичную связь фитомассы с метеофакторами, то не сможем прогнозировать изменение фитомассы при предполагаемых климатических сдвигах. Изменчивость фитомассы деревьев и древостоев может быть объяснена не погодичной изменчивостью метеофакторов, а их средними значениями, зарегистрированными за достаточно продолжительный период, сопоставимый с длительностью жизненного цикла деревьев.

Каждое дерево и каждый древостой при прочих равных условиях характеризуется специфической структурой фитомассы, т. е. соотношением фитомассы стволов, ветвей, хвои, корней, которое формировалось в данном экотопе под влиянием температур и осадков в течение тысячелетий. Эти территориально распределенные показатели температур и осадков также формировались в течение тысячелетий, и одновременно формировалось территориальное биоразнообразие растительного покрова (Mohan et al., 2009), в том числе, разделение того или иного рода на виды (Толмачев, 1962), и это биоразнообразие определяет структурно-функциональную специфику фитомассы растений.

Поэтому предпочтительным является использование алгоритма, позволяющего сопрягать структуру фитомассы деревьев и древостоев не с метеорологическими показателями метеостанций, а с фактическими территориально распределенными показателями температур и осадков на уровне континента, усредненными за десятки лет (рисунки 2.3 и 2.4).

Подобное возможно только при наличии фактических данных о фитомассе на территории не региона, не биома, а всего континента. Такая возможность появилась, как уже упоминалось, после формирования и публикации названных трех баз данных о биологической продуктивности деревьев и древостоев лесобразующих видов, произрастающих на территории Евразии в широких диапазонах температур и осадков.

Соответственно в предполагаемом анализе лимитирующих фитомассу фак-

торов фигурируют не метеоданные июльской или январской температуры и не среднегодовые метеоданные осадков, а многолетние территориально распределенные температуры и осадки, воздействие которых на фитомассу можно экстраполировать на предполагаемые темпоральные градиенты температур и осадков посредством пространственно-временного замещения.

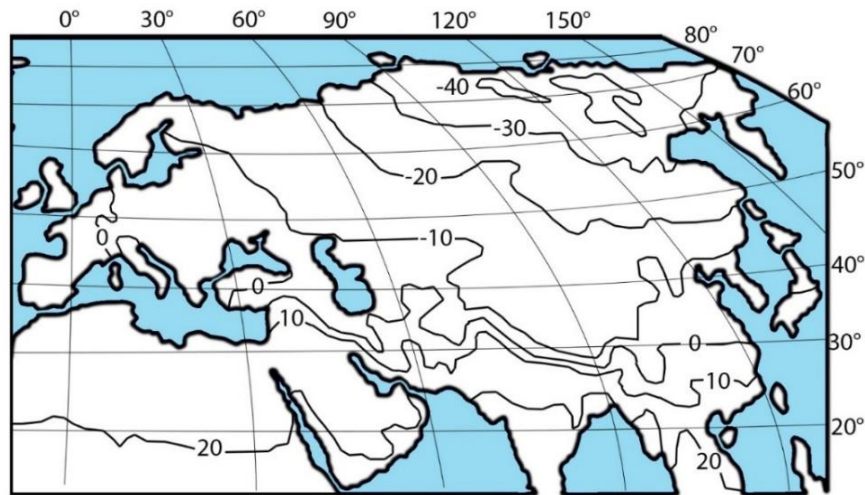


Рисунок 2.3 – Карта-схема распределения средних температур января на территории Евразии (World Weather Maps, 2007)

https://store.mapsofworld.com/image/cache/data/map_2014/currents-and-temperature-jan-enlarge-900x700.jpg

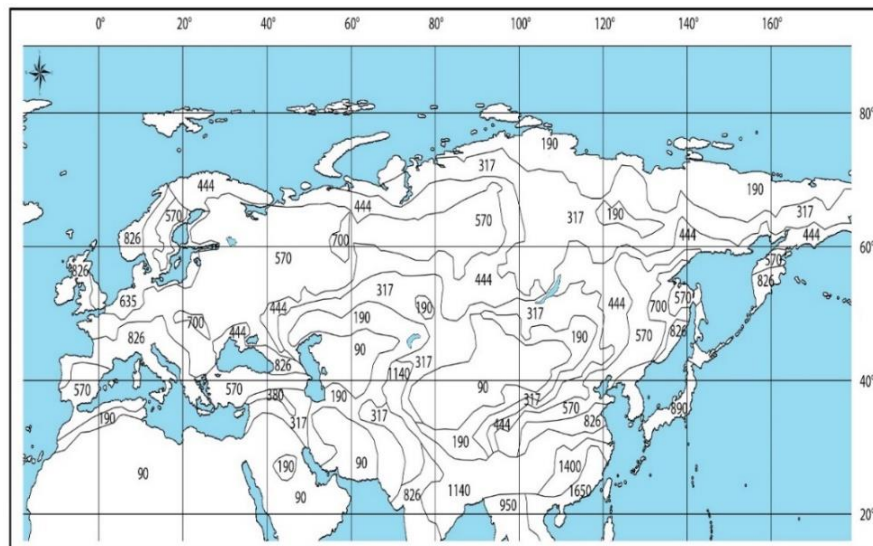


Рисунок 2.4 – Карта-схема распределения средних годовых осадков на территории Евразии (World Weather Maps, 2007)

<https://www.eldoradoweather.com/climate/world-maps/world-annual-precip-map.html>

Известно, что средние январские и среднегодовые температуры в трансконтинентальном градиенте существенно коррелированы вследствие шарообразной

формы планеты и соответствующего наличия широтного градиента ФАР в направлении от экватора к полюсам. Поэтому сопряжение фитомассы деревьев и древостоев могло быть выполнено как со средней годовой, так и со средней январской температурой. Нами была выбрана последняя по следующим соображениям.

Как уже упоминалось, при оценке прироста массы ствола с использованием ширины годичного кольца наибольший вклад в объяснение его изменчивости вносят летняя температура и осадки. В некоторых условиях их действие бывает взаимосвязанным, когда повышение температуры воздуха вызывает дефицит влаги вследствие эвапотранспирации (Restiano et al., 2016; Kharuk et al., 2017a, b). С межгодовым временным шагом преобладающее влияние летней температуры является вполне объяснимым явлением (Levanič et al., 2015; Zubairov et al., 2018; Петров и др., 2019; Бочарников, 2019; Уразгильдин, 2021).

Мы предпочитаем использовать среднюю температуру января (как самого холодного месяца) в качестве одной из климатических переменных. Дж. Морли с соавт. (2017) резюмировали: «Мы обнаружили, что зимние температуры были особенно полезны для объяснения межгодовых различий в распределении видов и фитомассы, хотя направление и величина реакции варьировали среди видов от сильно отрицательных до сильно положительных. У разных видов реакция на зимнюю температуру сильно различалась, и большая часть этих различий объяснялась тепловыми предпочтениями» (С. 2590).

На фоне долгосрочных климатических сдвигов в течение десятилетий именно зимние, а не летние или среднегодовые температуры, более чувствительны к текущим изменениям климата (IPCC, 2007; Голубятников, Денисенко, 2009; Toromani, Wojaxhi, 2010; Vijak, 2010; Morley et al., 2017). Именно зимние температуры в северном полушарии растут быстрее, чем летние (Emanuel et al., 1985; Folland et al., 2001; Lugina et al., 2005; Laing, Binyamin, 2013; Fischlin et al., 2009; Felton et al., 2016; Bjorkman et al., 2018; Simin et al., 2022). В субарктических и субантарктических регионах потепление происходит быстрее, чем на территории низких широт вследствие изменений альбедо, вызванных сокращением площадей

снежного покрова и морских льдов, а также экологическими сдвигами (Bonan et al., 1992; Overpeck et al., 1997; Serreze et al., 2000; Parry et al., 2007; Rogers et al., 2020). Соответственно, прогнозы будущего климата указывают на дальнейшее повышение температуры, в первую очередь, в холодное время года (Groisman et al., 2013). Прогнозируется также рост осадков в северном полушарии за период 2090-2099 годы по отношению к периоду 1980-1999 годы, причем темпы роста зимних осадков будет существенно превышать темпы роста летних (Fischlin et al., 2009).

Исследование годичного прироста лиственницы на Плато Путорана показало, что за период с 1970 по 1990 годы летняя температура объясняла 19% изменчивости ширины годичного кольца, тогда как зимняя существенно больше – 30% (Kharuk et al., 2019). За последние 100 лет наибольшее влияние на ширину годичного кольца пихты серебристой в Европе оказала именно зимняя температура, хотя для прироста сосен черной и обыкновенной наиболее информативными оказались осадки весенне-летнего периода (Heres et al., 2022). Зимние, но не летние, температуры в наибольшей степени влияют на выживаемость подростка, состояние ассимиляционного аппарата и отпад (Kullman, 2007; Riekebusch et al., 2007). Правда, есть и противоположное мнение, что летние, а не зимние температуры, контролируют верхний и полярный пределы лесной растительности (Holtmeier, Broll, 2007; Gehrig-Fasel et al., 2008; MacDonald et al., 2008).

М. Харш с соавторами (Harsch et al. 2009), проведя анализ 166 местообитаний по данным 103 публикаций, посвященных исследованию динамики древесной растительности на высотном и широтном пределах ее произрастания в различных регионах мира, сделали заключение об отсутствии четкой связи между вероятностью высотного или широтного продвижения леса и скоростью повышения среднегодовой или летней температуры. Напротив, экотоны с большей вероятностью продвигались на участках, которые прогрелись в течение зимних месяцев, и была установлена положительная связь вероятности продвижения границы леса со скоростью изменения зимней температуры. При исследовании продвижения верхней границы леса в экотонах Уральских гор установлено, что смещение было сопря-

жено с повышением летних температур на 0,6-1 °С и повышением зимних температур на 1,5-2,5 °С (Моисеев, 2011), что еще раз подтверждает ускоренное повышение зимних температур по отношению к летним.

Выбор зимней температуры имеет также биоэкологическую предпосылку. Известно, что каждый экологический фактор имеет диапазон оптимального воздействия, в котором оно наиболее эффективно и за пределами которого его эффект снижается или даже оказывает подавляющее воздействие (Tranquillini, 1955; Burian, 1970; Лица, 1980; Cárdenas-Pérez et al., 2022). В нашем исследовании предполагается, что наиболее эффективное влияние на фитомассу лесов оказывает зимняя температура, в частности, многолетняя температура января.

Выбор зимней температуры предпочтителен также исходя из специфики эмпирического моделирования. Вследствие многофакторной природы формирования фитомассы деревьев и древостоев, анализ ее изменчивости под влиянием эндо- и экзогенных факторов выполняется на основе математических методов. Именно они дают возможность избежать субъективизма в выборе исходного материала и интерпретации получаемых результатов (Уткин, 1975). Фитомассу деревьев и древостоев сформированных баз данных предполагается сопрягать с территориальными распределениями температур и осадков на картах-схемах (рисунки 2.2 и 2.3) на основе регрессионного анализа. С учетом специфики регрессионного анализа, слабый временной тренд летних температур по сравнению с резко выраженным трендом зимних температур означает меньший наклон регрессии и худшее соотношение остаточной и общей дисперсий, объясняемых этой регрессией. Очевидно, что, принимая среднюю январскую температуру в качестве одной из независимых переменных, мы получаем более надежную зависимость, обладающую более высокой прогностической способностью. Поскольку январские и среднегодовые температуры на длительных временных интервалах тесно коррелированы, закономерности изменения свойств растительного покрова в том и другом градиентах не могут быть противоречивыми.

Чтобы обеспечить максимальную стабильность модели, каждая из независимых климатических переменных должна быть представлена в максимальном

диапазоне их изменчивости (Усольцев, 2003). Этот максимальный диапазон обеспечивается обширностью территории Евразии, и вследствие этой обширности средняя температура января колеблется от $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$ в лесотундре Северо-Восточной Сибири до $+10\text{ }^{\circ}\text{C}$ в субтропиках Китая, а данные об осадках варьируют в диапазоне от 190 мм в районах вечной мерзлоты на северо-востоке Сибири до 1 140 мм на юге Китая.

В работе приводятся модели в основном только с независимыми переменными, значимыми на уровне не ниже $p < 0,05$. Это относится и к моделям для относительных показателей биопродуктивности с сравнительно низкими коэффициентами детерминации.

В построенных моделях приняты следующие обозначения: P_i – фитомасса i -й фракции, т. е. P_s , P_b , P_f , P_a , P_r и P_d – соответственно фитомасса ствола, живых ветвей, хвои, надземная, корней и отмерших ветвей в абсолютно сухом состоянии дерева (кг) или древостоя (т/га); Z_a – надземная годовичная ЧПП древостоев, т/га; DW и DB – соответственно базисная плотность древесины и коры ствола, $\text{кг}/\text{м}^3$; S_i – содержание сухого вещества в i -й фракции фитомассы, т. е. S_w , S_k , S_f и S_b – соответственно в древесине ствола, коре ствола, хвое (листве) и ветвях, %; D_{cr} – диаметр кроны дерева, м; L_{cr} – длина кроны, м; H – высота дерева, м; D – диаметр ствола на высоте груди, см; V – объем ствола, м^3 ; A – возраст дерева или древостоя, лет; M – запас стволовой древесины, $\text{м}^3/\text{га}$; N – густота древостоя, тыс. экз./га; D_{cp} – средний диаметр древостоя, см; H_{cp} – средняя высота, м; G – сумма площадей сечений древостоя, $\text{м}^2/\text{га}$; T – средняя температура января, $^{\circ}\text{C}$; PR – среднегодовые осадки, мм; $[\ln(T+50)] \cdot (\ln PR)$ – комбинированная переменная, характеризующая совместное действие температур и осадков; $\text{adj}R^2$ – коэффициент детерминации, скорректированный на число переменных; SE – стандартная ошибка уравнения. Свободные члены уравнений скорректированы на их логарифмическое преобразование (Baskerville, 1972). Поскольку средняя температура января в высоких широтах имеет отрицательную величину, для ее логарифмирования в моделях она приведена к виду $(T + 50)$.

2.4 Моделирование массы отмерших ветвей растущих деревьев и ее вклад в углеродный пул лесной экосистемы

В условиях изменяющегося климата возросла актуальность оценки полного углеродного бюджета лесных экосистем и углеродного пула всех их компонентов (Курбанов, 2002; Замолодчиков и др., 2005; Бобкова и др., 2006; Романовская и др., 2018), причем не только живой надземной и подземной части, но и подстилки (Santa-Regina et al., 2005; Честных и др., 2007; Демаков и др., 2022), крупных детритов (Замолодчиков, 2009; Harmon, 2021), опада и отпада (Уткин и др., 2003; Бергман и др., 2015), почв (Moraes et al., 1995; Рожков и др., 1997) и др. Имеются многочисленные оценки фитомассы надземной части лесных деревьев и древостоев, как с учетом массы ветвей, отмерших и сохранившихся на стволах деревьев (Смирнов, 1971; Семечкина, 1978; Vyskot, 1981; Габеев, 1990; Бабич и др., 2004; Бобкова и др., 2014), так и без их учета (Казимиров, Морозова, 1973; Молчанов, 1971; 1974; Ватковский, 1976; Курбанов, 2002). В имеющихся базах данных о фитомассе деревьев сведения о массе отмерших ветвей (МОВ) на стволах деревьев отсутствуют (Falster et al., 2015; Schepaschenko et al., 2017; Usoltsev, 2020a; Jucker et al., 2022).

Таким образом, МОВ деревьев и древостоев не входит в расчет как приходной (живая фитомасса), так и расходной (подстилка, валеж, сухостой, почвы) составляющей углеродного цикла. При оценках углеродного баланса лесных экосистем учитываются углеродные пулы надземной и подземной живой фитомассы, детритов, сухостоя, подстилки, почвы, но игнорируется пул отмерших ветвей растущих деревьев (Ведрова и др., 2000; Курбанов, 2002; Коломыц, 2020), и тем самым общий углеродный пул лесного покрова занижается на некоторую неизвестную величину. Как следует из данных таблицы 2.5, доля отмерших ветвей в надземной фитомассе в абсолютно сухом состоянии (далее – относительная масса отмерших ветвей, ОМОВ, %) варьирует у разных видов в диапазоне от 0,1 до 29%, однако попытки выявить факторы, объясняющие столь широкий ее диапазон, довольно редки. В литературе за некоторыми исключениями (см., например,

Семечкина, 1978; Уткин, Ермолова, 1982; Бабич и др., 2004; Бобкова и др., 2014) обычно не исследуются связи МОВ с дендрометрическими показателями деревьев и древостоев.

Таблица 2.5 – Фактические диапазоны варьирования ОМОВ разных древесных видов по литературным данным

№	Вид, его возраст	Страна, регион	Диапазон варьирования ОМОВ, %	Авторы
1	<i>Pinus sylvestris</i> , культуры 58 лет	РФ, Архангельская обл.	0,1 – 9,4	Бабич и др., 2004
2	<i>P. sylvestris</i> , культуры 18 лет	Болгария, Странджа	8,3 – 18,3	Патронов, 1984
3	<i>P. nigra</i> , культуры 18-20 лет	Болгария, Странджа	4,8 – 26,0	Патронов, 1984
4	<i>P. banksiana</i> , культуры 25 лет	Канада, Великие озера	9,0 – 13,0	Zavitkovski et al., 1981
5	<i>P. sylvestris</i> , естественные древостой 25-122 лет	РФ, Томская обл.	0,3 – 4,5	Габеев, 1990
6	<i>P. sylvestris</i> , естественные древостой 20-77 лет	РФ, Красноярская лесостепь	1,2 – 28,8	Семечкина, 1978
7	<i>P. sylvestris</i> , естественные древостой 10-65 лет	Литва	3,0	Mikšys et al., 2007
8	<i>Picea abies</i> , естественные древостой 18-130 лет	РФ, Вологодская обл.	2,2 – 7,9	Смирнов, 1971
9	<i>Picea abies</i> , естественные древостой 16-20 лет	Чешская Республика, Богемия	1,2 – 5,1	Vyskot, 1981
10	<i>Pseudotsuga taxifolia</i> , культуры 18 лет	Болгария, Странджа	8,2 – 16,8	Патронов, 1984
11	<i>Quercus robur</i> , культуры 24 года	Болгария, Странджа	1,1 – 9,2	Патронов, 1984
12	<i>Quercus robur</i> , порослевой, 20 лет	Болгария, Велико-Тырново	1,1 – 2,3	Мешинев, Николов, 1990
13	<i>Q. rubra</i> и <i>Q. robur</i> , 14 и 29 лет	Словакия, Нитра	0,5 – 7,0	Токар, 1980, 1987
14	<i>Castanea sativa</i> , 13 лет	Словакия, Нитра	4,0 – 11,0	Токар, 1980, 1983
15	Акация белая, культуры 5-50 лет	Словакия. Ипельский Соколец	1,8 – 7,3	Bençat, 1990
16	<i>Juglans nigra</i> , 34 года	Словакия, Нитра, Сикеница	2,4 - 4,2	Токар, 1986а,б
17	<i>Tilia cordata</i> , 22 года	Словакия, Нитра	7,1	Токар, 1986 б
18	<i>Larix decidua</i> , естественные древостой 36-140 лет	Чешская Республика, Моравия	0,5 – 3,4	Vyskot, 1982

Как отмечалось выше в разделе 1.2.1, аллометрическая модель как линейная зависимость массы организма от его размера в логарифмических координатах, широко применяемая в биологических исследованиях (Huxley, 1932; Кофман,

1986), позднее получила биологическую интерпретацию в лесной экологии в виде теории метаболического масштабирования (West et al., 1997) и сегодня предпочтительно используется при моделировании фитомассы деревьев по диаметру ствола и оценках углеродного пула лесных экосистем (Ali et al., 2020; Avalos et al., 2022).

В американской таксационной литературе принято считать таблицы объемов стволов местными, если в качестве входа в таблицу применен диаметр ствола, и стандартными, если они включают диаметр ствола и высоту дерева (Husch et al., 1982). По аналогии, уравнение для фитомассы дерева можно считать всеобщим, если она оценивается по двум переменным – диаметру ствола и высоте дерева (Alban, Laidly, 1982). Поскольку деревья в последнем случае взяты в широком диапазоне возрастов и условий произрастания, введение в уравнение высоты дерева дополнительно к диаметру ствола снизило стандартную ошибку оценки у сосны красной с 9,6 до 3,1% (Alban, Laidly, 1982). Кроме того, показано, что при оценке фитомассы сосны обыкновенной по диаметру ствола ошибка возрастает с 11 до 26% по мере расширения области применения модели, но при оценке двухфакторной моделью ошибка становится независимой от уровня обобщения и фиксируется на уровне 12% (Усольцев, 2016б).

Целью настоящего поискового исследования было:

- выполнить анализ парных связей массы отмерших ветвей (МОВ) с дендрометрическими показателями деревьев сосны обыкновенной;
- разработать аллометрические модели для оценки МОВ растущих деревьев по измеренным диаметру ствола и высоте дерева в связи с происхождением древостоев сосны обыкновенной в Тургайском прогибе и совместить их с имеющимися таблицами фитомассы (Усольцев, 2016б);
- разработать аллометрические модели и таблицы, предназначенные для оценки МОВ растущих деревьев сосны обыкновенной естественного происхождения в Тургайской степи и красноярской лесостепи;
- выполнить расчет МОВ на единице площади древостоев сосны естественного и искусственного происхождений;

Продолжение таблицы 2.6

Обозначение статистик	Анализируемые показатели								
	<i>A</i>	<i>D</i>	<i>H</i>	<i>Lcr</i>	<i>Ps</i>	<i>Pb</i>	<i>Pf</i>	<i>Pa</i>	<i>Pd</i>
Естественные сосняки островных боров Тургайской степи (52°20'-53°10' с.ш., 64° в.д.)									
Mean	49	10,9	11,3	4,8	41,6	4,8	2,1	48,5	1,8
Min	13	1,0	2,0	0,7	0,09	0,002	0,01	0,11	0,002
Max	110	34,5	26,1	13,3	436,2	48,6	13,3	483,2	23,3
SD	26,6	7,5	5,2	2,6	61,9	8,4	3,0	71,9	3,3
CV, %	54,1	69,3	46,4	53,5	148,7	176,4	139,1	148,2	181,2
n	216	215	216	210	216	216	216	216	216
Естественные сосняки Красноярско-Канской лесостепи (Семечкина, 1978) (56°20' с. ш., 95°45' в. д.)									
Mean	46	18,5	15,9	8,0	154,5	26,8	8,2	189,4	7,4
Min	19	2,4	4,6	1,6	0,6	0,03	0,04	0,7	0,02
Max	77	47,9	26,8	19,9	642,1	256,4	60,3	872,3	45,1
SD	22,0	13,1	7,8	4,9	173,7	40,3	10,8	219,8	10,2
CV, %	48,0	71,1	49,2	60,6	112,5	150,6	133,1	116,1	138,6
n	256	256	256	256	256	256	256	256	254
Березняк порослевого происхождения Казахского мелкосопочника (53°00' с.ш., 70°10' в.д.)									
Mean	50	14,4	14,1	8,2	61,7	13,5	3,2	78,5	1,9
Min	50	5,6	5,8	2,4	4,7	0,6	0,2	6,2	0,05
Max	50	28,0	18,3	14,4	235,6	92,6	13,7	304,3	11,3
SD	-	5,4	2,5	2,4	49,4	17,0	2,9	67,9	2,5
CV, %	-	37,2	17,8	29,3	80,0	125,5	89,0	86,5	128,3
n	104	104	104	104	104	104	104	104	104

С целью анализа информативности дендрометрических переменных, объясняющих изменчивость МОВ, были рассчитаны парные зависимости МОВ от названных переменных согласно аллометрической модели:

$$\ln P_d = a_0 + a_1 (\ln X), \quad (2.2)$$

где P_d = МОВ в абсолютно сухом состоянии, кг; $X = D$ (диаметр ствола на высоте груди, см), H (высота дерева, м), A (возраст дерева, лет) или Lcr (длина кроны, м).

Характеристика рассчитанных моделей (2.2) дана в таблице 2.7. Все построенные модели действительны в диапазонах независимых переменных, показанных в таблице 2.6.

Таблица 2.7 – Характеристика моделей (2.2)

Зависимая переменная	Независимая переменная	Регрессионные коэффициенты		$adjR^2$	SE
		a_0	a_1		
Культуры сосны Тургайской степи					
$\ln P_d$	$\ln D$	-5,7325	2,6559	0,873	0,70
	$\ln H$	-7,8113	3,6082	0,880	0,68
	$\ln Lcr$	-6,1542	4,0193	0,630	1,20
	$\ln A$	-12,2291	3,9393	0,588	1,26
Естественные сосняки Тургайской степи					
$\ln P_d$	$\ln D$	-5,3851	2,2828	0,881	0,70
	$\ln H$	-8,1758	3,3570	0,813	0,88
	$\ln Lcr$	-4,3330	2,8612	0,692	1,13
	$\ln A$	-7,8556	2,2221	0,341	1,64
Естественные сосняки Красноярско-Канской лесостепи					
$\ln P_d$	$\ln D$	-5,6710	2,4115	0,918	0,65
	$\ln H$	-8,9194	3,6763	0,859	0,85
	$\ln Lcr$	-5,3449	3,1871	0,870	0,81
	$\ln A$	-11,9331	3,5183	0,728	1,17
Березняк порослевого происхождения Казахского мелкосопочника (сплошная рубка)					
$\ln P_d$	$\ln D$	-7,2570	2,8576	0,724	0,66
	$\ln H$	-12,427	4,8405	0,597	0,80
	$\ln Lcr$	-5,3004	2,7517	0,476	0,91

Все регрессионные коэффициенты в моделях (2.2) достоверны на уровне $p < 0,001$. Наиболее тесные связи МОВ наблюдаются с диаметром ствола и высотой дерева и наименее тесные – с возрастом дерева. Графическая интерпретация моделей (2.2) на фоне экспериментальных данных показывает степень их согласованности с расчетными данными (рисунок 2.5).

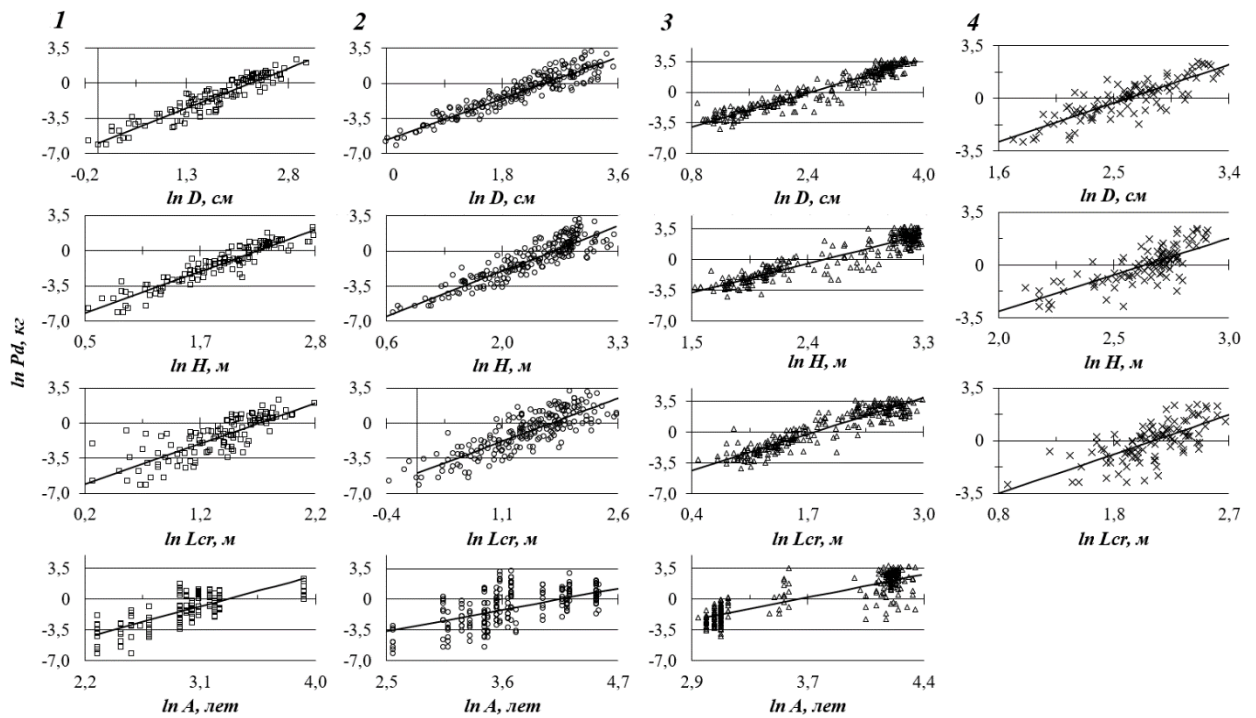


Рисунок 2.5 – Зависимость МОВ от диаметра ствола (D), высоты дерева (H), длины кроны (Lcr) и возраста (A) в культурах сосны Тургайской степи (1), естественных сосняках Тургайской степи (2), естественных сосняках Красноярско-Канской лесостепи (3) и в спелом березовом древостое Казахского мелкосопочника (4) в логарифмических координатах

Линейная зависимость фитомассы от диаметра ствола (1) применена нами для сравнительной оценки МОВ и ОМОВ деревьев в естественных древостоях и культурах Тургайского прогиба. Для этой цели дополнительно к аллометрическим моделям для МОВ (см. таблицу 2.7) рассчитаны модели надземной фитомассы:

– для культур:

$$\ln P_a = -1,9696 + 2,1211 (\ln D); R^2 = 0,979; SE = 0,21; \quad (2.3)$$

– для естественных древостоев:

$$\ln P_a = -2,3549 + 2,35751 (\ln D), R^2 = 0,993; SE = 0,16. \quad (2.4)$$

Путем табулирования моделей (2.3) и (2.4) и соответствующих моделей для МОВ (см. таблицу 2.7) получено количественное соотношение ОМОВ в естественных сосняках и культурах Тургайского прогиба (таблица 2.8).

Из таблицы 2.8 следует, что при увеличении диаметра ствола с 6 до 26 см МОВ в культурах повышается с 0,4 до 19 кг и в естественных древостоях с 0,3 до 8 кг. Соответственно ОМОВ в Тургайской степи в культурах повышается с 6 до 13%, а в естественных сосняках остается стабильной на уровне 4%.

Таблица 2.8 – Соотношение надземной фитомассы, МОВ и ОМОВ в естественных сосняках и культурах Тургайской степи по ступеням толщины стволов

Показатель фитомассы	Диаметр ствола на высоте груди, см					
	6	10	14	18	22	26
Культуры сосны Тургайской степи						
Надземная, кг	6,24	18,44	37,64	64,15	98,18	139,9
МОВ, кг	0,38	1,47	3,58	6,99	11,91	18,55
ОМОВ, %	6,1	8,0	9,5	10,9	12,1	13,3
Естественные сосняки Тургайской степи						
Надземная, кг	6,48	21,62	47,78	86,42	138,7	205,6
МОВ, кг	0,27	0,88	1,90	3,36	5,32	7,79
ОМОВ, %	4,2	4,1	4,0	3,9	3,8	3,8

С целью дополнить опубликованные таблицы фракционного состава фитомассы деревьев естественных сосняков (Усольцев, 2016б) и культур (Усольцев, 2016б) Тургайского прогиба данными о МОВ нами принята структура двухфакторной аллометрической модели и рассчитано уравнение:

$$\ln P_d = -6,5879 + 1,6766 (\ln D) + 1,0801 (\ln H) + 0,6115 B; R^2 = 0,876; SE = 0,71, (2.5)$$

где B – бинарная переменная (Дрейпер, Смит, 1973), кодирующая происхождение деревьев: $B = 0$ для естественных древостоев и $B = 1$ для культур. Результаты табулирования модели (2.5) по макету упомянутых таблиц (Усольцев, 2016) показаны в таблице 2.9.

Таблица 2.9 – Зависимость МОВ деревьев (кг) в культурах (верхняя строка) и в естественных древостоях (нижняя строка) Тургайского прогиба от диаметра ствола и высоты дерева

Высота дерева, м	Происхождение	Диаметр ствола на высоте груди, см					
		6	10	14	18	22	26
6	Культуры	0,35	0,83	1,47	2,24	3,13	4,14
	Естественное	0,19	0,45	0,80	1,21	1,70	2,25
10	Культуры	0,62	1,45	2,55	3,88	5,44	7,19
	Естественное	0,33	0,79	1,38	2,11	2,95	3,90

Продолжение таблицы 2.9

Высота дерева, м	Происхождение	Диаметр ствола на высоте груди, см					
		6	10	14	18	22	26
14	Культуры	0,89	2,08	3,66	5,58	7,82	10,35
	Естественное	0,48	1,13	1,99	3,03	4,24	5,61
18	Культуры	1,16	2,73	4,81	7,33	10,26	13,57
	Естественное	0,63	1,48	2,61	3,97	5,56	7,36
22	Культуры	1,44	3,40	5,97	9,10	12,74	16,86
	Естественное	0,78	1,84	3,24	4,94	6,91	9,15

Анализ соотношений МОВ в культурах и естественных древостоях (таблица 2.9) свидетельствует о превышении МОВ в культурах по отношению к естественным древостоям в 1,8 раза.

Для сравнительной оценки МОВ деревьев, произрастающих в Тургайской степи и Красноярско-Канской лесостепи, были проанализированы 2-факторные модели в двух вариантах. В первом из них дополнительно к диаметру ствола была включена высота дерева, но она оказалась статистически не значима на уровне $p < 0,05$. По второму варианту получены аллометрические модели:

$$\ln P_d = -3,6792 + 2,7335 (\ln D) - 0,7156 (\ln A) - 0,1858 X; R^2 = 0,918; SE = 0,64, (2.6)$$

$$\ln P_a = -2,9193 + 2,3510 (\ln D) + 0,1547 (\ln A) + 0,0413 X; R^2 = 0,9993; SE = 0,18, (2.7)$$

где X – бинарная переменная, кодирующая географические регионы: $X = 0$ для Тургайского прогиба и $X = 1$ для Красноярско-Канской лесостепи. Результаты табулирования моделей (2.6) и (2.7) показаны в таблице 2.10.

Судя по данным таблицы 2.10, в молодняках естественных древостоев двух регионов величина ОМОВ варьирует от 10 до 19%, а в приспевающих насаждениях – от 2 до 4%. Необходимо отметить, что вклад возраста дерева в объяснение изменчивости МОВ в модели (2.6) значим на уровне $p < 0,01$ ($t = 2,67 > t_{99} = 2,58$) и в объяснение изменчивости надземной фитомассы в модели (2.7) – на уровне $p < 0,05$ ($t = 2,08 > t_{95} = 1,96$). Однако в процентном отношении он существенно ниже (соответственно 13 и 4%) по сравнению с вкладом диаметра ствола (соот-

ветственно 82 и 94%), но несколько выше вклада бинарной переменной (соответственно 5 и 2%).

Таблица 2.10 – Расчетные значения надземной фитомассы (кг) (верхняя строка), МОВ (кг) (средняя строка) и ОМОВ (%) (нижняя строка) в зависимости от диаметра ствола и возраста дерева в естественных древостоях Тургайской степи и Красноярско-Канской лесостепи

Возраст дерева, лет	Диаметр ствола на высоте груди, см					
	6	10	14	18	22	26
Тургайская степь						
10	5,20	17,29	38,14	68,87	-	-
	0,65	2,63	6,60	13,12		
	12,5	15,2	17,3	19,0		
40	6,45	21,43	47,27	85,3	136,8	-
	0,24	0,98	2,45	4,86	8,42	
	3,7	4,6	5,2	5,7	6,2	
70	-	23,37	51,54	93,1	149,1	220,9
		0,65	1,64	3,26	5,64	8,90
		2,8	3,2	3,5	3,8	4,0
Красноярско-Канская лесостепь						
10	5,42	18,02	39,75	71,77	-	-
	0,54	2,18	5,48	10,89		
	10,0	12,1	13,8	15,2		
40	6,72	22,33	49,26	88,9	142,5	-
	0,20	0,81	2,03	4,04	6,99	
	3,0	3,6	4,1	4,5	4,9	
70	-	24,35	53,71	97,0	155,4	230,2
		0,54	1,36	2,71	4,68	7,39
		2,2	2,5	2,8	3,0	3,2

Вследствие низкого вклада возраста в объяснение изменчивости фитомассы, для целей ориентировочных расчетов мы сочли возможным исключить возраст из структуры моделей (2.6) и (2.7). Исключение возраста дерева из структуры моде-

лей привело к тому, что бинарная переменная оказалась не значимой как для МОВ ($t = 0,96 < t_{95} = 1,96$), так и для надземной фитомассы ($t = 0,49 < t_{95} = 1,96$). Поэтому для естественных сосняков двух регионов для ориентировочных расчетов предложены общие модели:

$$\ln P_d = -5,5197 + 2,3564 (\ln D); R^2 = 0,907; SE = 0,68, \quad (2.8)$$

$$\ln P_a = -2,5091 + 2,4309 (\ln D); R^2 = 0,993; SE = 0,19. \quad (2.9)$$

Результаты табулирования моделей (2.8) и (2.9) показывают (таблица 2.11), что с увеличением диаметра ствола 6 до 26 см МОВ деревьев в естественных сосняках двух регионов изменяется с 0,3 до 9 кг, а ОМОВ остается стабильным на уровне 4%.

Таблица 2.11 – Расчетные значения надземной фитомассы (кг) (верхняя строка), МОВ (кг) (средняя строка) и ОМОВ (%) (нижняя строка) в зависимости от диаметра ствола в естественных древостоях Тургайской степи и Красноярско-Канской лесостепи

Показатель фитомассы	Диаметр ствола на высоте груди, см					
	6	10	14	18	22	26
Надземная, кг	6,34	21,94	49,71	91,57	149,1	223,0
МОВ, кг	0,27	0,91	2,01	3,64	5,84	8,65
ОМОВ, %	4,3	4,1	4,0	4,0	3,9	3,9

Для оценки МОВ и надземной фитомассы на единице площади естественных сосняков, культур сосны и естественного березняка для каждой пробной площади рассчитаны аллометрические модели (2.2), в которых в качестве независимой переменной входит диаметр ствола на высоте груди. Все полученные модели характеризуются достаточной степенью адекватности. Коэффициенты детерминации моделей (2.2) для P_d и P_a у березы составили 0,72 и 0,98, у сосны естественного происхождения 0,41-0,90 и 0,96-0,99, у культур 0,38-0,98 и 0,93-0,99, все на уровне значимости $p < 0,05$ и выше.

По материалам перечета деревьев на пробных площадях рассчитаны показатели МОВ, надземной фитомассы (т/га) и ОМОВ (%) (таблица 2.12). Для единственной пробной площади спелого березняка значения названных показателей

составили соответственно 1,32 т/га, 51,6 т/га и 2,5%. В культурах показатель МОВ варьировал соответственно от 0,2 до 13 т/га, надземной фитомассы от 13 до 130 т/га и ОМОВ от 1,3 до 11%, в естественных сосняках Тургайской степи соответственно от 0,9 до 17 т/га, от 33 до 228 т/га и от 0,7 до 13%, а в Красноярской лесостепи соответственно от 2,6 до 11,1 т/га, от 65 до 191 т/га и от 2 до 8%. Полученные расчетные значения фитомассы совместно с таксационными показателями пробных площадей показаны в таблице 2.12.

Таблица 2.12 – Таксационная характеристика древостоев и расчетные значения фитомассы пробных площадей

Таксационные показатели древостоев пробных площадей							Фитомасса, т/га		(Pd/Pa) , %
А, лет	N, тыс. экз/га	D _{ср} , см	H _{ср} , м	M, м ³ /га	Класс бонитета	Число модельных деревьев	Pd	Pa	
Культуры сосны островных боров Тургайской степи									
9	11,532	2,5	2,6	16	III	5	0,18	13,07	1,4
10	18,875	3,3	4,0	50	I	10	0,92	27,42	3,4
12	19,266	3,5	3,4	51	III	10	0,49	38,86	1,3
13	9,203	4,4	4,3	44	II	9	1,15	27,26	4,2
15	8,438	4,1	3,7	41	III	10	0,69	22,28	3,1
19	4,446	7,9	6,1	88	III	10	1,46	51,82	2,8
19	7,002	9,0	9,5	233	Ia	10	11,64	110,7	10,5
20	6,333	7,0	7,0	100	II	9	4,57	47,51	9,6
21	3,238	7,7	5,5	54	III	9	1,03	32,12	3,2
22	3,846	10,8	9,0	182	I	5	6,68	93,14	7,2
22	4,244	9,6	9,2	166	I	9	6,36	85,28	7,5
24	5,340	10,5	11,4	295	Ia	9	12,87	130,6	9,9
25	8,637	7,0	7,5	149	III	10	5,37	76,74	7,0
26	6,085	8,8	9,9	192	I	11	7,90	84,21	9,4
50	1,810	16,0	16,4	262	I	10	8,16	111,6	7,3
Естественные сосняки островных боров Тургайской степи									
13	82,40	1,7	2,7	63	IV	10	0,90	33,21	2,7
21	6,050	7,0	6,6	130	III	10	2,32	52,06	4,5

Продолжение таблицы 2.12

Таксационные показатели древостоев пробных площадей							Фитомасса, т/га		(Pd/Pa), %
А, лет	N, тыс. экз/га	D _{ср} , см	H _{ср} , м	M, м ³ /га	Класс бонитета	Число модельных деревьев	Pd	Pa	
22	43,81	3,3	5,6	142	III	8	1,39	71,21	2,0
25	19,28	4,3	6,8	123	III	10	4,01	56,61	7,1
27	37,7	3,2	5,7	113	IV	10	2,70	58,42	4,6
31	12,80	6,9	9,5	247	III	10	10,20	105,3	9,7
31	26,25	4,0	7,8	163	III	10	2,10	73,49	2,9
32	19,91	5,1	7,6	199	IV	10	1,98	88,58	2,2
35	9,12	7,7	10,4	255	III	10	5,84	110,5	5,3
35	6,95	9,0	11,8	276	II	10	5,19	111,3	4,7
36	2,049	15,2	14,2	277	I	10	16,62	127,4	13,0
39	9,621	8,3	12,8	370	II	10	2,81	161,0	1,7
40	3,197	12,6	13,8	241	II	9	12,13	110,8	10,9
40	2,271	17,0	17,8	423	Ia	10	16,29	177,5	9,2
54	2,39	12,8	15,3	232	III	10	5,76	108,5	5,3
65	2,14	13,3	14,8	202	III	10	2,51	90,38	2,8
68	3,95	11,6	14,3	315	IV	10	3,41	126,5	2,7
70	0,874	22,4	21,6	339	I	10	3,89	149,6	2,6
110	1,350	22,0	21,4	558	III	10	1,62	228,5	0,7
Естественные сосняки Красноярской лесостепи (Семечкина, 1978)									
33	2,474	14,2	15,0	318	I	17	11,06	143,8	7,7
66	0,505	30,4	24,5	389	I	101	6,99	184,8	3,8
22	10,50	6,1	7,9	149	II	105	2,60	65,36	4,0
65	0,269	35,6	21,8	265	I	7	5,16	121,8	4,2
65	0,288	30,4	21,9	252	I	7	3,86	105,5	3,7
73	2,033	18,1	18,8	441	II	7	3,80	191,1	2,0
66	1,138	22,2	21,7	431	I	6	8,14	189,4	4,3
64	0,446	28,0	20,0	238	I	6	3,26	112,5	2,9
Березняк порослевого происхождения Казахского мелкосопочника									
50	0,650	15,4	15,3	134	III	104	1,32	51,62	2,5

Далее построены зависимости МОВ и ОМОВ сосняков от возраста и средней высоты древостоя (густота и средний диаметр древостоя оказались статистически не значимыми). Ввод в модель бинарной переменной, кодирующей происхождение древостоев, показал ее значимость на уровне $p < 0,001$, а ее вклад в объяснение изменчивости МОВ и ОМОВ составил 29%. Вследствие столь большой разницы отмеченных вкладов, регрессионные модели зависимости МОВ и ОМОВ от возраста и средней высоты древостоя рассчитаны для естественных сосняков и культур отдельно. Получены модели:

– для естественных сосняков:

$$P_d = 3,8309 - 2,6573 \ln A + 3,1077 \ln H_{ср}; \text{adj}R^2 = 0,729; SE = 0,44; \quad (2.10)$$

$$P_d/P_a = 5,8124 - 2,6843 \ln A + 2,3247 \ln H_{ср}; \text{adj}R^2 = 0,598; SE = 0,46; \quad (2.11)$$

– для культур:

$$P_d = -1,2099 - 1,5262 \ln A + 3,5731 \ln H_{ср}; \text{adj}R^2 = 0,920; SE = 0,37; \quad (2.12)$$

$$P_d/P_a = 0,9011 - 0,9227 \ln A + 1,8505 \ln H_{ср}; \text{adj}R^2 = 0,748; SE = 0,35, \quad (2.13)$$

где P_d – МОВ, т/га; P_d/P_a – ОМОВ.

Аналогичным образом выполнено сравнение моделей для МОВ и ОМОВ для естественных древостоев Тургайской степи и Красноярско-Канской лесостепи путем ввода в модель бинарной переменной, кодирующей региональную принадлежность древостоев. Расчет показал ее значимость на уровне $p < 0,05$, а вклад в объяснение изменчивости МОВ и ОМОВ составил 16%. Поэтому для Красноярско-Канской лесостепи МОВ и ОМОВ рассчитаны отдельно согласно моделей (2.14) и (2.15):

$$P_d = 1,8453 - 2,2185 \ln A + 2,9865 \ln H_{ср}; \text{adj}R^2 = 0,479; SE = 0,36; \quad (2.14)$$

$$P_d/P_a = 3,6563 - 2,2593 \ln A + 2,3036 \ln H_{ср}; \text{adj}R^2 = 0,850; SE = 0,15. \quad (2.15)$$

Все регрессионные коэффициенты в (2.10)–(2.15) достоверны на уровне $p < 0,001$. Модели (2.10), (2.12) и (2.14) могут быть применены для оценки МОВ по данным таксации древостоев пробных площадей.

Для оценки возрастной динамики МОВ и ОМОВ модели (2.11), (2.13) и (2.15) протабулированы по значениям A , $H_{ср}$ и P_a таблиц хода роста по фитомассе культур и древостоев естественного происхождения Тургайского прогиба, а также

– естественных древостоев Красноярской лесостепи (Усольцев, 2002), и результаты приведены в таблице 2.13. Данные таблицы 2.13 могут быть переведены на показатели углеродного пула по коэффициенту 0,5 (Кобак, 1988).

Таблица 2.13 – Таблицы возрастной динамики МОВ (т/га) и ОМОВ (%), совмещенные с ТХР по надземной фитомассе сосняков Тургайской степи и Красноярско-Канской лесостепи (Усольцев, 2002)

А, лет	H _{ср} , м	D _{ср} , см	G, м ² /га	N, тыс. экз/га	M, м ³ /га	Фитомасса, т/га					(P _d /P _a), %
						P _s	P _f	P _b	P _a	P _d	
Культуры сосны островных боров Тургайского прогиба (Усольцев, 2002, С. 463)											
Класс бонитета Ib											
10	4,0	4,6	11,4	6,829	32	11,3	5,96	3,9	21,2	0,81	3,8
20	8,5	10,9	26,3	2,813	121	41,8	8,81	8,7	59,3	4,83	8,1
30	12,7	15,2	35,0	1,927	210	74,2	8,95	10,4	93,5	11,0	11,8
40	16,5	17,4	39,1	1,646	293	106,5	8,55	10,7	125,7	18,4	14,7
Класс бонитета Ia											
10	3,6	4,2	10,6	7,646	30	10,6	6,17	3,9	20,7	0,65	3,1
20	7,6	9,5	24,5	3,475	104	36,4	8,23	7,7	52,3	3,46	6,6
30	11,3	13,5	32,6	2,281	179	63,9	8,42	9,4	81,7	7,75	9,5
40	14,7	15,6	36,5	1,912	252	92,4	8,14	9,8	110,3	13,1	11,8
Класс бонитета I											
10	3,1	3,8	9,8	8,677	26	9,2	6,19	3,8	19,2	0,46	2,4
20	6,7	8,2	22,8	4,308	89	31,5	7,77	6,9	46,2	2,42	5,2
30	10,0	12,0	30,3	2,680	153	55,1	8,01	8,6	71,7	5,43	7,6
40	13,0	13,6	33,9	2,334	214	79,4	7,63	8,8	95,8	9,03	9,4
Сомкнутые сосняки островных боров Тургайского прогиба (Усольцев, 2002, С. 406)											
Класс бонитета I											
20	5,1	4,2	16,9	12,20	56	24,5	4,98	4,3	33,8	1,61	4,8
40	13,5	12,9	30,6	2,341	208	90,6	6,15	10,0	106,8	7,59	7,1
60	20,4	21,0	37,9	1,094	364	159,2	6,59	14,2	180,0	11,2	6,2
80	25,3	28,5	42,6	0,668	495	217,7	6,93	18,0	242,6	11,5	4,8
100	28,8	35,5	46,0	0,465	601	266,0	7,21	21,4	294,6	10,4	3,5
120	31,3	42,0	48,6	0,351	680	302,8	7,37	24,4	334,6	8,80	2,6

Продолжение таблицы 2.13

A, лет	H _{ср} , м	D _{ср} , см	G, м ² /га	N, тыс. экз/га	M, м ³ /га	Фитомасса, т/га					(P _d /P _a), %
						P _s	P _f	P _b	P _a	P _d	
Класс бонитета II											
20	4,4	3,5	15,3	15,90	47	20,7	4,76	3,8	29,3	0,99	3,4
40	11,7	10,7	27,8	3,092	169	74,1	5,63	8,3	88,0	4,48	5,1
60	17,8	17,4	34,4	1,446	291	128,2	5,88	11,5	145,6	6,63	4,6
80	21,9	23,7	38,8	0,880	397	176,0	6,28	14,9	197,2	6,71	3,4
100	24,9	29,5	41,8	0,612	479	213,6	6,50	17,7	237,8	5,99	2,5
120	27,0	34,9	44,2	0,462	544	244,1	6,69	20,2	271,0	5,05	1,9
Класс бонитета III											
20	3,7	2,9	13,8	20,91	38	16,9	4,51	3,3	24,7	0,56	2,3
40	9,9	8,8	25,1	4,127	133	58,8	5,14	6,9	70,8	2,45	3,5
60	14,9	14,4	31,1	1,909	229	101,7	5,46	9,8	117,0	3,52	3,0
80	18,6	19,5	35,0	1,172	311	139,0	5,68	12,2	156,9	3,65	2,3
100	21,1	24,3	37,7	0,839	373	167,8	5,82	14,4	188,0	3,22	1,7
120	22,9	28,8	39,9	0,612	424	191,9	6,04	16,6	214,5	2,73	1,3
Класс бонитета IV											
20	3,0	2,3	12,3	29,66	31	13,9	4,45	2,9	21,3	0,29	1,4
40	8,1	7,0	22,4	5,816	102	45,5	4,71	5,7	55,9	1,21	2,2
60	12,2	11,4	27,7	2,713	173	77,6	4,92	7,9	90,4	1,71	1,9
80	15,1	15,5	31,2	1,652	232	104,7	5,12	9,9	119,7	1,72	1,4
100	17,2	19,3	33,7	1,150	280	127,2	5,28	11,7	144,2	1,54	1,1
120	18,7	22,9	35,6	0,863	317	144,9	5,42	13,4	163,7	1,30	0,8
Нормальные сосняки Красноярской лесостепи (Усольцев, 2002, С. 435)											
Класс бонитета II											
20	7,2	9,9	26,8	3,482	106	42,7	8,69	12,3	63,7	2,68	4,2
40	13,1	16,0	33,2	1,653	215	87,9	7,66	14,6	110,2	3,84	3,5
60	18,0	21,2	37,3	1,056	311	128,5	7,12	16,2	151,8	4,40	2,9
80	22,2	25,8	40,3	0,784	399	166,2	6,78	17,5	190,5	4,67	2,5
100	24,7	29,6	42,5	0,818	464	194,7	6,30	17,9	218,9	4,15	1,9
120	26,5	33,1	44,1	0,512	512	216,3	6,69	20,5	243,5	3,59	1,5

Окончание таблицы 2.13

А, лет	Hcp, м	Dcp, см	G, м ² /га	N, тыс. экз/га	M, м ³ /га	Фитомасса, т/га					(P _d /P _a), %
						P _s	P _f	P _b	P _a	P _d	
Класс бонитета III											
20	6,0	5,4	19,4	8,472	75	30,6	6,27	6,4	43,3	1,20	2,8
40	10,5	9,2	28,0	4,242	163	67,3	6,15	8,8	82,3	1,72	2,1
60	14,5	13,5	32,2	2,249	233	97,2	5,88	10,6	113,7	2,00	1,8
80	18,3	17,4	34,7	1,458	296	124,5	5,57	11,7	141,8	2,23	1,6
100	20,8	20,9	36,5	1,064	343	145,4	5,47	12,9	163,8	2,09	1,3
120	22,5	24,2	38,0	0,827	380	162,2	5,47	14,2	181,9	1,84	1,0

Полученные закономерности показывают (таблица 2.13), что в культурах сосны в возрастном диапазоне от 10 до 40 лет происходит монотонное увеличение МОВ и ОМОВ, с максимальными значениями в возрасте 40 лет в Ib, Ia и I классах бонитета по показателю МОВ 24,0; 15,9 и 10,2 т/га и ОМОВ 14,7; 11,8 и 9,4% соответственно. В естественных сосняках Тургайской степи I класса бонитета МОВ в возрастном диапазоне от 20 до 120 лет вначале увеличивается, достигая максимума в 80 лет (11,5 т/га), а к возрасту 120 лет снижается до 8,8 т/га. В древостоях II, III и IV класса бонитета происходит снижение МОВ соответственно на 35, 43 и 45% по отношению к I классу. Аналогичный колоколообразный тренд в естественных древостоях Тургайской степи наблюдается и для ОМОВ с максимумом в возрасте 40 лет, и эти максимальные значения по классам бонитета составляют соответственно 7,1; 5,1; 3,5 и 2,2% (таблица 2.13).

В естественных сосняках Красноярской лесостепи возрастные закономерности МОВ те же, что в Тургайской степи, но значения МОВ в Красноярской лесостепи во II и III классах бонитета соответственно на 30 и 39% ниже.

Величина ОМОВ спелого березняка на уровне 2,5% и древостоев сосны в некоторых возрастах и классах бонитета на уровне 1-2% (таблицы 2.12 и 2.13), конечно, невелика, и может возникнуть вопрос о целесообразности учета МОВ в подобных случаях. Как известно, в статистическом оценивании различают две ос-

новные разновидности ошибок – случайные и систематические. Если случайная ошибка может быть скорректирована, например, увеличением числа наблюдений, то систематическую ошибку снизить увеличением числа наблюдений нельзя, и в расчетах углеродных пулов в лесах степной зоны необходимо вносить поправки на величину МОВ.

Таким образом, можно заключить:

1. Анализ парных связей МОВ с диаметром ствола, высотой дерева, длиной кроны и возрастом дерева показал, что диаметр ствола объясняет от 87 до 92% и высота дерева от 81 до 88% изменчивости МОВ. Длина кроны и возраст дерева вносят меньший вклад в объяснение изменчивости МОВ – соответственно от 63 до 87% и от 34 до 73%.

2. При увеличении диаметра ствола с 6 до 26 см отношение МОВ к надземной фитомассе (ОМОВ) в Тургайской степи в культурах повышается с 6 до 13%, а в естественных сосняках остается стабильным на уровне 4%. В целом, МОВ деревьев в культурах по сравнению с естественными древостоями выше в 1,8 раза.

3. При сравнительном анализе МОВ деревьев в естественных сосняках Тургайской степи и Красноярско-Канской лесостепи дополнительно к диаметру ствола был включен возраст дерева, и установлено, что вклад возраста в объяснение изменчивости МОВ составляет 4-13%. В молодняках естественных древостоев двух регионов величина ОМОВ варьирует от 10 до 19%, а в приспевающих насаждениях – от 2 до 4%.

4. В среднем по естественным соснякам двух регионов при увеличении диаметра ствола 6 до 26 см МОВ изменяется с 0,3 до 9 кг, а ОМОВ остается стабильным на уровне 4%.

5. В расчете на единицу площади в березняке МОВ составила 1,32 т/га и ОМОВ 2,5%, в естественных сосняках соответственно от 0,9 до 17 т/га и от 0,7 до 13%, а в культурах соответственно от 0,2 до 13 т/га и от 1,3 до 11%.

6. Построенные зависимости МОВ и ОМОВ на единице площади сосняков от возраста и средней высоты древостоя характеризуются коэффициентами детерминации в диапазоне от 0,60 до 0,92, и все достоверны на уровне $p < 0,001$. Модели, построенные для МОВ, могут быть применены для оценки МОВ по данным таксации древостоев пробных площадей.

7. Зависимости, построенные для ОМОВ, совмещены с таблицами хода роста по надземной фитомассе древостоев естественного происхождения и культур Тургайского прогиба. Установлено, что в культурах ОМОВ монотонно увеличивается с возрастом, достигая в 40 лет в Iб классе бонитета значения около 15%.

8. В естественных сосняках Тургайской степи I класса бонитета МОВ в возрастном диапазоне от 20 до 120 лет вначале увеличивается, достигая максимума в 80 лет (11,5 т/га), а к возрасту 120 лет снижается до 8,8 т/га. В древостоях II, III и IV класса бонитета происходит снижение МОВ соответственно на 35, 43 и 45% по отношению к I классу. Аналогичный колоколообразный тренд в естественных древостоях Тургайской степи наблюдается и для ОМОВ с максимумом в возрасте 40 лет, и эти максимальные значения по классам бонитета составляют соответственно 7,1; 5,1; 3,5 и 2,2%.

9. В естественных сосняках Красноярской лесостепи возрастные закономерности МОВ те же, что в Тургайской степи, но значения МОВ в Красноярской лесостепи во II и III классах бонитета соответственно на 30 и 39% ниже.

10. Предложенные аллометрические модели и таксационные таблицы могут быть использованы при оценках МОВ и ОМОВ сосны обыкновенной. При расчетах углеродных пулов в лесах степной и лесостепной зон необходимо применять повышающий коэффициент на пул МОВ в сосняках на величину от 1 до 15% и в спелых березовых лесах – на 2,5%.

2.5 Сравнительный анализ некоторых структур регрессионных моделей с целью выбора наиболее приемлемой для реализации цели нашего исследования

2.5.1 Увеличение вклада климатических переменных в объяснение изменчивости фитомассы деревьев в связи с отклонением модели от аллометрии (на примере рода *Quercus* L.)

Цель поискового методического исследования состояла в том, чтобы на примере фитомассы рода *Quercus* L. показать важность учета максимального количества таксационных показателей деревьев, объясняющих изменчивость их фитомассы. Рабочая гипотеза: чем большая часть общей изменчивости фитомассы будет объяснена таксационными показателями деревьев, тем выше вероятность того, что остаточная дисперсия модели будет приходиться на климатические независимые переменные. Последнее необходимо для вычленения «чистого» вклада климатических переменных в объяснение общей изменчивости фитомассы деревьев (Усольцев, Ковязин, Цепордей, 2020б).

В процессе исследования была использована база данных о фитомассе лесобразующих видов Евразии (Usoltsev, 2020a). Для анализа было отобрано 500 деревьев восьми викарирующих видов рода *Quercus* L. (Усольцев, Ковязин, Цепордей, 2020б).

Выполнен сравнительный анализ четырех вариантов регрессионной модели в порядке усложнения их структуры:

$$\ln P_i = a_{0i} + a_{1i} (\ln D) + a_{2i} [\ln(T + 20)] + a_{3i} (\ln PR) + a_{4i} [\ln(T + 20)] (\ln PR), \quad (2.16)$$

$$\begin{aligned} \ln P_i = a_{0i} + a_{1i} (\ln D) + a_{2i} (\ln H) + a_{3i} [\ln(T+20)] + a_{4i} (\ln PR) + \\ + a_{5i} [\ln(T+20)] (\ln PR), \end{aligned} \quad (2.17)$$

$$\begin{aligned} \ln P_i = a_{0i} + a_{1i} (\ln D) + a_{2i} (\ln H) + a_{3i} (\ln D) (\ln H) + a_{4i} [\ln(T+20)] + \\ + a_{5i} (\ln PR) + a_{6i} [\ln(T+20)] (\ln PR), \end{aligned} \quad (2.18)$$

$$\begin{aligned} \ln P_i = a_{0i} + a_{1i} (\ln A) + a_{2i} (\ln D) + a_{3i} (\ln H) + a_{4i} (\ln D) (\ln H) + a_{5i} [\ln(T+20)] + \\ + a_{6i} (\ln PR) + a_{7i} [\ln(T+20)] (\ln PR). \end{aligned} \quad (2.19)$$

Как отмечалось выше, диаметр ствола на высоте груди является основным предиктором, в наибольшей степени объясняющим варьирование фитомассы деревьев, а взаимосвязь фитомассы с диаметром, как наиболее распространенная и биологически обоснованная, описывается аллометрической функцией (Snell, 1892; Dubois, 1897; Huxley, 1932; Gould, 1966; Zar, 1968; Ищенко, 1969; Мина, Клевезаль, 1976; Кофман, 1986; Гелашвили и др., 2013). Однако при расчете эмпирических аллометрических моделей фитомассы всегда имеется остаточная дисперсия. В терминах статической аллометрии (Мина, Клевезаль, 1976; Воробейчик, 2001) диаметр ствола отражает ценотическое положение дерева в пологе, что представлено моделью (2.16). В древостоях разных классов бонитета при одном и том же диаметре ствола высота дерева опосредует эдафический фактор, и включение двух таксационных показателей, опосредующих ценотический (D) и эдафический (H) факторы в качестве независимых переменных, представлено в модели (2.17) (Усольцев, Ковязин, Цепордей, 2020б).

Деревья в базе данных представлены в широком диапазоне значений диаметра ствола и высоты дерева. При включении в модель (2.17) экспериментальных данных названного диапазона диаметров и высот (при минимальном значении высоты, равном 1,4 м) происходит нарушение аллометрии. Причина нарушения в том, что у мелких деревьев диаметр на высоте груди смещается к вершине, что приводит к корреляции остатков, и остаточная дисперсия становится неоднородной: у мелких и крупных деревьев оценки фитомассы занижаются, а у средних деревьев – завышаются. Введение синергизма, или произведения $(\ln D)(\ln H)$, корректирует классическую аллометрию и при этом устраняет корреляцию остатков (Usoltsev et al., 2019). Исходя из сказанного, структура модели (2.17) модифицирована и приведена к виду (2.18) (Усольцев, Ковязин, Цепордей, 2020б).

Структура фитомассы дерева зависит также от его возраста, который, в качестве онтогенетического фактора, помимо диаметра и высоты также подлежит введению в модель в качестве еще одной независимой переменной (Усольцев, 1972; Vanninen et al., 1996; Carrer, Urbinati, 2004; Yu et al., 2008; Genet et al., 2011; Ochał et al., 2013; Qiu et al., 2018). Учитывая это обстоятельство, структура урав-

нения (2.18) модифицирована и приведена к виду (2.19) (Усольцев, Ковязин, Цепордей, 2020б).

После расчета моделей (2.16)–(2.19) мы оценили вклад структурных и климатических переменных в объяснение изменчивости фракций фитомассы, и результаты представлены в таблице 2.14 (Усольцев, Ковязин, Цепордей, 2020б).

Как видно из таблицы 2.14, по мере пополнения модели дополнительными независимыми переменными последовательно от (2.16) к (2.18) вклад структурных переменных в объясненную изменчивость уменьшается, а вклад климатических соответственно повышается в последовательности: 11,3; 22,9 и 27,6% (таблица 2.14).

Включение возраста дерева в качестве дополнительной независимой переменной в модель (2.19) не повысило вклада климатических переменных в объяснение изменчивости фитомассы, а даже несколько снизило его ($25,2\% < 27,6\%$), возможно, вследствие взаимной корреляции возраста и высоты дерева (Усольцев, Ковязин, Цепордей, 2020б).

Таким образом, мы установили, в какой степени отклонение от классической аллометрической модели, вызванное включением дополнительных независимых структурных переменных, может увеличить вклад климатических переменных в объяснение изменчивости фитомассы дерева. Модель (2.18) показывает «чистый» вклад климатических переменных, когда в качестве независимых структурных переменных в модель включены диаметр ствола, высота дерева и их совокупный эффект (Усольцев, Ковязин, Цепордей, 2020б).

2.5.2 О базисной плотности ствола в качестве одной из независимых переменных в модели фитомассы дерева

Как было отмечено в главе 1, показатель базисной плотности древесины, используемый при преобразовании данных о запасе стволовой древесины в показатели фитомассы, является ключевым фактором, влияющим на точность оценки депонирования углерода в фитомассе стволов и в надземной фитомассе в целом (Fearnside, 1997; Yeboah et al., 2014; Páscoa et al., 2020).

Таблица 2.14 – Вклад независимых переменных моделей (2.16)–(2.19) в объяснение изменчивости зависимых переменных, %

$\ln(Y)^1$	Независимые переменные								
	Структурные переменные					Климатические переменные			
	$\ln A$ (I)	$\ln D$ (II)	$\ln H$ (III)	$(\ln D) \cdot (\ln H)$ (IV)	I+II+III+IV	$\ln(T+20)$ (V)	$\ln PR$ (VI)	$[\ln(T+20)] \cdot (\ln PR)$ (VII)	V+VI+VII
Модель (2.16)									
$\ln(P_f)$	-	87,0	-	-	87,0	4,3	4,7	4,0	13,0
$\ln(P_b)$	-	89,1	-	-	89,1	3,2	4,6	3,1	10,9
$\ln(P_s)$	-	90,0	-	-	90,0	3,3	3,5	3,2	10,0
$\ln(P_a)$	-	88,7	-	-	88,7	3,7	4,0	3,6	11,3
$X \pm \sigma^2$	-	$88,7 \pm 1,3$	-	-	$88,7 \pm 1,3$	$3,6 \pm 0,5$	$4,2 \pm 0,6$	$3,5 \pm 0,4$	$11,3 \pm 1,3$
Модель (2.17)									
$\ln(P_f)$	-	52,8	16,1	-	68,9	10,4	10,9	9,8	31,1
$\ln(P_b)$	-	60,1	11,4	-	71,5	8,8	11,2	8,5	28,5
$\ln(P_s)$	-	63,9	25,1	-	89,0	3,4	4,3	3,3	11,0
$\ln(P_a)$	-	65,5	13,7	-	79,2	6,6	7,8	6,4	20,8
$X \pm \sigma$	-	$60,6 \pm 5,7$	$16,6 \pm 6$	-	$77,2 \pm 9$	$7,3 \pm 3$	$8,6 \pm 3,2$	$7 \pm 2,8$	$22,9 \pm 9$

Продолжение таблицы 2.14

$\ln(Y)^1$	Независимые переменные								
	Структурные переменные					Климатические переменные			
	$\ln A$ (I)	$\ln D$ (II)	$\ln H$ (III)	$(\ln D) \cdot (\ln H)$ (IV)	I+II+III+IV	$\ln(T+20)$ (V)	$\ln PR$ (VI)	$[\ln(T+20)] \cdot (\ln PR)$ (VII)	V+VI+VII
Модель (2.18)									
$\ln(Pf)$	-	45,3	15,9	0,2	61,4	12,9	13,5	12,2	38,6
$\ln(Pb)$	-	48,4	13,6	3,8	65,8	10,5	13,4	10,3	34,2
$\ln(Ps)$	-	52,1	18,4	17,6	88,1	3,6	4,7	3,6	11,9
$\ln(Pa)$	-	53,1	6,0	15,1	74,2	8,2	9,6	8,0	25,8
$X \pm \sigma$	-	$49,7 \pm 3,6$	$13,5 \pm 5,4$	$9,2 \pm 8,5$	$72,4 \pm 11,8$	$8,8 \pm 4$	$10,3 \pm 4,2$	$8,5 \pm 3,7$	$27,6 \pm 11,8$
Модель (2.19)									
$\ln(Pf)$	12,7	40,3	13,4	4,9	71,3	9,5	9,9	9,3	28,7
$\ln(Pb)$	3,9	46,8	12,9	5,1	68,7	9,5	12,3	9,5	31,3
$\ln(Ps)$	4,2	50,4	17,0	14,5	86,1	4,3	5,4	4,2	13,9
$\ln(Pa)$	1,9	52,3	5,6	13,5	73,3	8,5	9,9	8,3	26,7
$X \pm \sigma$	$5,7 \pm 4,8$	$47,5 \pm 5,3$	$12,2 \pm 4,8$	$9,5 \pm 5,2$	$74,9 \pm 7,7$	$8 \pm 2,5$	$9,4 \pm 2,9$	$7,8 \pm 2,5$	$25,2 \pm 7,7$

Примечание: ¹ Зависимые переменные; ² $X \pm \sigma$ – среднее значение \pm стандартное отклонение.

В многовидовых тропических лесах базисная плотность древесины в качестве одной из независимых переменных в аллометрических уравнениях наземной фитомассы вносит существенный вклад в объяснение ее изменчивости. Это служит основой для разработки так называемых пантропических моделей, т. е. всеобщих моделей, в которых видовая изменчивость наземной фитомассы объясняется видовой изменчивостью базисной плотности (Sagang et al., 2018). Кроме того, базисная плотность древесины имеет важное значение при анализе и прогнозировании реакции фитомассы деревьев на климатические изменения (Vieira et al., 2020; Stangler et al., 2021; Pandey, 2021).

На основе фактических данных о фитомассе и базисной плотности 1 483 стволов двухвойных сосен были рассчитаны многофакторные модели для обоих показателей, включающих в качестве независимых переменных структурные характеристики деревьев и показатели температур и осадков в пределах Евразии. Было установлено, что реакция фитомассы стволов и их базисной плотности на изменения температур и осадков в территориальных градиентах Евразии оказалась идентичной, однонаправленной (Усольцев, Цепордей, 2021б). Поскольку объемы стволов во всех регионах предполагаются неизменными, такая картина может быть связана только с изменением базисной плотности древесины в тех же градиентах (Zhang et al., 2012a). Поэтому включение базисной плотности в модели фитомассы деревьев, чувствительных к изменению климата, в качестве одной из независимых переменных может существенно повысить их адекватность фактическим данным.

2.5.3 О выборе структуры регрессионной модели фитомассы и ЧПП древостоев

Известно, что структура фитомассы древостоев определяется главным образом таксационными показателями древостоев. В.К. Мякушко с соавторами (1989) считают, что при выборе структуры регрессионной зависимости фитомассы от таксационных показателей «наиболее приемлемым является использование комбинированного подхода, опирающегося на закономерности таксационного строе-

ния древостоев в сопряжении с многофакторным регрессионным анализом различных зависимостей фитомассы, полученных на фактической основе достаточно большого числа пробных площадей» (с. 189). Позднее В. А. Усольцевым (2007а) была сформулирована концепция, согласно которой существует только один определенный вариант структуры фитомассы древостоя, соответствующий данной структуре его таксационных показателей. На уровне древостоя исходная структура модели включает в себя такие показатели, как возраст древостоя, запас стволовой древесины, густота, средний диаметр и средняя высота (Усольцев, 1988).

Однако названные таксационные показатели древостоев обычно взаимосвязаны. Поэтому при эмпирическом моделировании фитомассы возникает проблема мультиколлинеарности. Одним из решений проблемы является гармонизация системы зависимостей путем построения рекурсивных (связанных) уравнений, в которых зависимая переменная предыдущего уравнения включается в качестве одной из независимых переменных последующего (Дрейпер, Смит, 1973; Usoltsev, 1990; Zhao et al., 2022). Этот подход, как один из способов гармонизации моделей (Jacobs, Cunia, 1980), обеспечивает многомерную взаимную обусловленность факторов, которая обеспечивает гибкость и универсальность регрессионной системы, описывающей динамику фитомассы древостоев. В таком случае независимые переменные не «конкурируют» по вкладам в объяснение общей изменчивости фитомассы, а происходит последовательное наложение объяснительной способности каждой предыдущей независимой переменной на последующие, формируя результирующую рекурсивную систему взаимосвязей.

Чтобы учесть географический эффект в этой рекурсивной системе, каждое уравнение системы должно быть дополнено соответствующими регрессорами. Одним из возможных вариантов, отмеченных в предыдущей главе, является введение фиктивных переменных (Дрейпер, Смит, 1973), которые кодируют региональную привязку данных о фитомассе (Fu et al., 2016; Zeng, 2017) в качестве одного из методов согласования моделей (Jacobs, Cunia, 1980). Подобные модели учитывают только географические сдвиги искомых переменных на величину сво-

бодного члена уравнения. Предполагается, что коэффициенты регрессии в таких случаях не изменяются в зависимости от региона, что не соответствует действительности, и это является недостатком подобных уравнений.

Второй вариант заключался в использовании индексов естественной зональности и континентальности климата в качестве независимых переменных в уравнениях фитомассы (Usoltsev et al., 2019), исходя из того, что изменения растительного покрова происходят как в широтном направлении вследствие изменений ФАР (Будыко, 1977), так и в меридиональном направлении из-за изменения континентальности климата (Комаров, 1921). Поэтому были разработаны модели фитомассы деревьев и насаждений, включающие в качестве независимых переменных как массообразующие показатели, так и индексы естественной зональности и континентальности климата (Усольцев, 2016а, б).

Однако такие модели не давали ответа на вопрос о том, в каком направлении структура фитомассы того или иного древесного вида может измениться в связи с ожидаемым изменением температуры или годового количества осадков. Использование эвапотранспирации в качестве комбинированного показателя при оценке продуктивности деревьев не перспективно, поскольку оно объясняет только 24% его изменчивости по сравнению с 42%, которые обеспечивает связь со среднегодовым количеством осадков, и по сравнению с 31%, которые обеспечивает связь со среднегодовой температурой (Ni et al., 2001). При этом предполагалось, что орография, водный баланс почвы, ФАР и континентальность климата косвенно отражаются на территориальных особенностях температур и осадков. Сказанное определило наш выбор температур и осадков в качестве климатических показателей, объясняющих изменчивость фитомассы древостоев Евразии и возможность прогнозирования изменений фитомассы вследствие предполагаемых климатических сдвигов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ ПО ГЛАВЕ 2

1. Впервые сформированные трансевразийские базы данных предоставляют возможность выявления закономерностей изменения количественных и качественных показателей фитомассы в климатических градиентах Евразии и их прогнозирования в условиях изменяющегося климата.

2. Сформированные базы данных имеют существенные методически обусловленные и тривиальные расчетные ошибки и иные неопределенности. Эти ошибки и неопределенности могут исказить вклад климатических переменных в объяснение изменчивости фитомассы, и тогда преобладающая доля объясненной остаточной дисперсии может приходиться не на климатические переменные, а на упомянутые неопределенности и ошибки. Поэтому эффективность результатов анализа и синтеза существующих баз данных о наземной и подземной фитомассе деревьев и древостоев с целью выявления климатически обусловленных закономерностей может быть существенно ограничена качественным уровнем исходного материала.

3. В условиях изменяющегося климата всё более актуальны оценки полного углеродного пула всех компонентов лесных экосистем, в том числе массы отмерших ветвей (МОВ) растущих деревьев. В опубликованных данных о фитомассе деревьев отношение МОВ к наземной фитомассе (ОМОВ) варьирует в диапазоне от 0,3 до 29%, однако попытки выявить факторы, объясняющие столь широкий его диапазон, довольно редки. Предложенные аллометрические модели и таксационные таблицы могут быть использованы при оценках МОВ и ОМОВ сосны обыкновенной. При расчетах углеродных пулов в лесах степной и лесостепной зон необходимо применять повышающий коэффициент на пул МОВ в сосняках на величину от 1 до 15% и в спелых березовых лесах – на 2,5%.

4. Выявленные парные зависимости ширины годичного кольца от того или иного метеорологического показателя свидетельствуют о наличии его лимитирующих значений, а именно, как избыточных, так и недостаточных для продукционного процесса, а также о возможной смене лимитирующего фактора в том или

ином климатическом градиенте. В подобных случаях независимая переменная часто представлена температурой одного из летних месяцев как фактором, находящимся в диапазоне оптимального воздействия. Зимняя температура здесь является фактором, находящимся в диапазоне минимального воздействия.

5. Применительно к фитомассе дерева, а тем более – древостоя, анализ ее погодичной изменчивости в связи с метеорологическими показателями невозможен, поскольку она представляет конечный результат роста за период до 100 и более лет. Если ретроспективная связь годичного прироста ствола с метеофакторами может извлекаться из древесно-кольцевых хронологий и использоваться при прогнозировании прироста в различных сценариях изменения климата, то связь фитомассы дерева и ее фракций с погодичной динамикой метеофакторов ретроспективно никак не фиксируется. Изменчивость фитомассы деревьев и древостоев может быть объяснена не погодичной изменчивостью метеофакторов, а их средними значениями, зарегистрированными за достаточно продолжительный период, сопоставимый с длительностью жизненного цикла деревьев.

6. Поэтому предпочтительным является использование алгоритма, позволяющего сопрягать структуру фитомассы деревьев и древостоев не с метеорологическими показателями метеостанций, а с фактическими территориально распределенными показателями температур и осадков на уровне континента, усредненными за десятки лет. Подобное возможно только при наличии фактических данных о фитомассе на территории не региона и не биома, а всего континента. Такую возможность предоставляют сформированные три базы данных о биопродуктивности деревьев и древостоев на обширной территории Евразии, где средняя температура января колеблется от $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$ в лесотундре Северо-Восточной Сибири до $+10\text{ }^{\circ}\text{C}$ в субтропиках Китая, а данные об осадках варьируют в диапазоне от 190 мм в районах вечной мерзлоты на северо-востоке Сибири до 1 140 мм на юге Китая.

7. Поскольку средние зимние и среднегодовые температуры в трансконтинентальном градиенте существенно коррелированы, названное сопряжение фитомассы деревьев и древостоев может быть выполнено как со среднегодовой, так и

со средней январской температурой. Выбор средней январской температуры в качестве одной из независимых переменных, объясняющих изменчивость фитомассы, более предпочтителен, поскольку наиболее эффективное влияние на фитомассу лесов на континентальном уровне оказывает зимняя температура, в частности, многолетняя температура января, как фактор, находящийся в диапазоне оптимального воздействия.

8. При рассмотрении одновременного действия температур и осадков на продукционный показатель дерева или древостоя на региональном уровне, происходит не простая смена одного лимитирующего фактора другим, наблюдаемая при однофакторном анализе, а смена знака воздействия на продуктивность деревьев и древостоев, т. е. смена положительного воздействия на отрицательное и наоборот.

9. Чем бóльшая часть общей изменчивости фитомассы будет объяснена таксационными показателями деревьев, тем выше вероятность того, что остаточная дисперсия модели будет приходиться на климатические независимые переменные, и тем самым будет вычленяться «чистый» вклад климатических переменных в объяснение общей изменчивости фитомассы деревьев. Это достигается, когда в качестве независимых структурных переменных в модель включены диаметр ствола, высота дерева, их совокупный эффект, а также базисная плотность ствола.

10. При моделировании фитомассы деревьев и древостоев с использованием таксационных показателей, объясняющих ее варьирование, проявляется нежелательный эффект мультиколлинеарности. Для его исключения градиенты независимых переменных должны были максимально приближены к ортогональной схеме. Сформированные базы данных о фитомассе лесообразующих древесных видов Евразии, варьирующей в широких диапазонах определяющих факторов, дают возможность построения если не ортогональных, то приближенных к ней схем.

11. При многофакторном моделировании фитомассы древостоев с целью исключения «конкуренции» независимых структурных переменных (таксацион-

ных показателей древостоев) за вклад в объяснение ее изменчивости, одним из возможных вариантов является гармонизация системы зависимостей путем построения рекурсивных (связанных) уравнений, в которых зависимая переменная предыдущего уравнения включается в качестве одной из независимых переменных последующего. В таком случае происходит последовательное наложение объяснительной способности каждой предыдущей независимой переменной на последующие, формируя результирующую рекурсивную систему взаимосвязей.

ГЛАВА 3. ВСЕОБЩИЕ ВИДОСПЕЦИФИЧНЫЕ АЛЛОМЕТРИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ ФИТОМАССЫ ДЕРЕВЬЕВ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ РОДОВ ЕВРАЗИИ

3.1 Всеобщие аллометрические модели фитомассы для наземной таксации

В главе 1 были приведены многочисленные свидетельства разных авторов в пользу всеобщих аллометрических моделей, обеспечивающих «экономически эффективное прогнозирование фитомассы в широком диапазоне насаждений» (Paul et al., 2016. С. 2107). Аллометрическая модель представляет степенную зависимость фитомассы дерева от диаметра ствола на высоте груди:

$$P_i = a D^b, \quad (3.1)$$

где параметр a – аллометрическая константа и параметр b – экспонента масштабирования (угловой наклон регрессии в логарифмических координатах).

При одном и том же диаметре ствола фитомасса дерева зависит от его высоты, которая по сравнению с диаметром ствола труднее поддается массовым измерениям. В модели (3.1) диаметр ствола отражает ценогическое положение дерева в пологе, а высота дерева в древостоях разных классов бонитета опосредует эдафический фактор. В разделе 2.4.2 специальным сравнительным анализом выявлена оптимальная структура модели, включающая в качестве независимых переменных диаметр ствола, высоту дерева и их совместный эффект:

$$\ln P_i = a_0 + b_1(\ln D) + b_2(\ln H) + b_3(\ln D)(\ln H). \quad (3.2)$$

В общем случае, диаметр ствола на высоте груди и высота дерева являются широко используемыми и надежными предикторами фитомассы деревьев (Dong et al., 2014; Wang et al., 2017).

Для моделирования фитомассы деревьев привлекаются в качестве дополнительных предикторов такие относительно легко определяемые показатели дерева, как длина и диаметр кроны, повышающие прогностическую способность модели (Lines et al., 2012; Zeng, 2015; Kralicek et al., 2017; Dong et al., 2018; Lau et al.,

2019), однако вклад их в объяснение изменчивости фитомассы деревьев обычно не анализируется (Горбатенко, Протопопов, 1971; Семечкина, 1978).

Целью исследований в настоящем разделе было:

- рассчитать эмпирические модели фитомассы деревьев лесобразующих видов Евразии в зависимости от диаметра ствола, сопоставить результаты с теоретической моделью Г. Веста и выполнить ранжирование видов по показателю фитомассы равновеликих деревьев;
- рассчитать эмпирические модели фитомассы деревьев лесобразующих видов Евразии в зависимости от диаметра ствола и высоты дерева, сопоставить результаты с однофакторной моделью и выполнить ранжирование видов по показателю фитомассы равновеликих деревьев;
- оценить вклад длины кроны в объяснение изменчивости фитомассы деревьев лесобразующих древесных видов (родов) Евразии на примере всеобщих аллометрических моделей.

Вклад диаметра кроны в объяснение изменчивости фитомассы рассматривается в специальном разделе, посвященном оценке фитомассы путем лазерного бортового зондирования.

3.1.1 Оценка фитомассы деревьев по диаметру ствола на высоте груди

Для разработки аллометрических моделей фитомассы использована база экспериментальных данных, показанная в таблице 2.1. Статистическая характеристика исходных данных, предназначенных для моделирования фитомассы деревьев 19 лесобразующих видов (родов) Евразии, приведена в таблице 3.1.

Таблица 3.1 – Статистики показателей 11 056 модельных деревьев, включенных в регрессионный анализ

Обозначение статистик	Анализируемые показатели							
	<i>A</i>	<i>D</i>	<i>H</i>	<i>Pf</i>	<i>Pb</i>	<i>Ps</i>	<i>Pa</i>	<i>Pr</i>
<i>Pinus L.</i>								
Mean	49	14,2	13,4	4,5	11,4	96,2	112,1	11,8
Min	3	0,4	1,5	0,002	0,003	0,03	0,04	0,02
Max	430	65,6	36,6	63,2	256,4	1781,0	2044,9	259,2

Продолжение таблицы 3.1

Обозначение статистик	Анализируемые показатели							
	<i>A</i>	<i>D</i>	<i>H</i>	<i>Pf</i>	<i>Pb</i>	<i>Ps</i>	<i>Pa</i>	<i>Pr</i>
SD	37,6	10,0	7,3	6,1	23,8	186,0	211,4	29,5
CV,%	77,0	70,4	54,5	136,6	208,7	193,4	188,7	249,6
n	3 343	3 666	3 665	3 666	3 666	3 666	3 666	665
<i>Picea L.</i>								
Mean	52	15,7	13,8	12,6	20,4	136,6	167,5	24,9
Min	8	0,5	0,4	0,004	0,001	0,01	0,01	0,003
Max	250	98,2	44,8	305,0	1259,6	4122,0	5089,0	444,6
SD	33,1	13,0	9,3	26,1	59,3	337,9	409,4	58,3
CV,%	64,1	82,8	67,5	206,8	290,9	247,4	244,5	234,4
n	1170	1500	1370	1500	1500	1325	1322	402
<i>Abies Mill.</i>								
Mean	60	17,7	14,5	17,9	28,1	167,0	219,8	36,2
Min	8	0,5	0,5	0,01	0,004	0,009	0,03	0,16
Max	180	65,5	32,7	117,0	465,4	2133,0	2468,4	315,3
SD	37,7	12,3	8,2	21,1	53,1	253,6	319,7	57,5
CV,%	62,6	69,3	56,7	118,4	189,0	151,9	145,4	159,1
n	322	369	372	354	354	372	354	55
<i>Larix Mill.</i>								
Mean	74	14,7	11,5	5,0	18,0	132,6	155,7	41,3
Min	9	0,3	1,4	0,004	0,004	0,01	0,02	0,003
Max	424	72,9	34,0	76,6	448,3	3386,0	3877,3	768,4
SD	70,0	10,9	6,0	10,2	45,9	325,4	377,6	88,4
CV,%	94,2	74,2	51,9	203,0	254,8	245,3	242,5	214,0
n	410	520	415	522	522	522	522	162
<i>Pinus sibirica, P. koraiensis</i> (subgenus <i>Haploxyton</i> , или <i>Strobus</i>)								
Mean	43	11,2	7,2	4,1	8,4	44,0	56,5	0,31
Min	7	1,0	0,2	0,001	0,0001	0,001	0,003	0,16
Max	205	53,6	26,8	47,7	135,5	724,5	904,2	0,45

Продолжение таблицы 3.1

Обозначение статистик	Анализируемые показатели							
	<i>A</i>	<i>D</i>	<i>H</i>	<i>Pf</i>	<i>Pb</i>	<i>Ps</i>	<i>Pa</i>	<i>Pr</i>
SD	51,2	9,8	7,0	8,3	20,6	114,0	141,7	0,21
CV,%	118,4	88,0	97,6	201,0	245,9	258,9	250,6	67,5
n	107	107	108	170	170	170	170	2
<i>Cryptomeria japonica</i> D.Don.								
Mean	51	23,2	15,3	16,0	20,0	193,5	229,3	23,6
Min	2	0,5	1,0	0,04	0,03	0,11	0,18	0,13
Max	215	76,0	42,3	87,4	173,6	2232,0	2395,9	146,4
SD	33,2	13,1	7,8	17,4	29,5	317,0	356,0	26,0
CV,%	65,2	56,6	51,0	108,6	147,5	163,9	155,2	110,2
n	190	206	206	206	206	206	206	62
<i>Chamaecyparis</i> Spach.								
Mean	27	11,5	9,9	5,3	4,9	37,2	47,4	11,4
Min	10	3,5	4,2	0,14	0,11	1,15	1,67	0,59
Max	59	29,3	20,1	46,3	50,5	302,0	398,8	67,8
SD	11,0	6,3	3,9	7,0	7,6	52,9	67,0	12,7
CV,%	40,4	54,6	39,2	131,5	153,7	142,3	141,3	111,6
n	90	90	90	90	90	90	90	57
<i>Betula</i> L.								
Mean	40	13,4	14,6	2,56	15,6	87,9	106,2	9,8
Min	3	0,2	0,7	0,003	0,003	0,02	0,03	0,03
Max	195	48,0	34,5	29,5	230,2	739,5	950,2	60,5
SD	21,8	8,1	6,2	3,3	27,7	113,9	141,3	13,2
CV,%	54,5	60,0	42,5	129,6	177,7	129,6	133,1	134,9
n	1 700	1 700	1 700	1 700	1 700	1 700	1 700	66
<i>Populus</i> L.								
Mean	33	14,1	13,7	2,5	16,8	96,5	118,8	6,1
Min	6	0,7	2,2	0,01	0,01	0,06	0,08	0,02
Max	103	45,7	28,8	18,0	347,2	524,6	830,4	51,0

Продолжение таблицы 3.1

Обозначение статистик	Анализируемые показатели							
	<i>A</i>	<i>D</i>	<i>H</i>	<i>Pf</i>	<i>Pb</i>	<i>Ps</i>	<i>Pa</i>	<i>Pr</i>
SD	15,8	9,0	6,0	3,0	30,3	111,0	140,6	11,2
CV,%	48,2	64,1	43,7	121,3	180,9	115,0	118,4	184,5
n	465	510	465	513	513	441	439	35
<i>Quercus L.</i>								
Mean	36	14,0	12,5	3,6	26,5	114,4	143,9	62,1
Min	4	0,4	1,6	0,01	0,01	0,07	0,12	0,70
Max	183	72,0	33,6	141,0	1091,8	3147,1	4291,3	843,5
SD	23,8	10,1	6,7	7,0	74,7	218,0	287,4	130,4
CV,%	65,5	72,4	53,2	195,8	281,5	190,5	199,7	210,0
n	720	720	720	720	720	720	720	79
<i>Tilia L.</i>								
Mean	50	16,4	15,6	2,0	12,6	93,8	108,3	20,3
Min	10	1,6	3,4	0,01	0,04	0,23	0,28	0,38
Max	141	38,9	24,8	14,1	112,9	531,6	572,5	87,7
SD	23,6	7,9	4,8	2,4	17,2	100,8	117,6	26,2
CV,%	47,2	48,4	30,5	121,5	136,6	107,5	108,6	128,8
n	393	395	393	395	395	395	395	11
<i>Fagus sylvatica L.</i>								
Mean	49	14,9	14,3	4,0	44,9	193,5	250,3	48,8
Min	8	0,3	1,3	0,004	0,01	0,04	0,05	0,08
Max	233	83,5	39,3	87,9	1636,7	3442,0	4741,2	452,0
SD	38,8	13,6	7,8	8,1	125,7	444,5	568,0	87,3
CV,%	79,2	91,0	54,5	203,7	279,9	229,7	226,9	179,0
n	350	350	350	350	350	350	348	54
<i>Fraxinus L.</i>								
Mean	41	16,4	16,4	4,6	64,1	234,6	303,3	227,2
Min	5	1,7	2,5	0,02	0,02	0,22	0,3	50,5
Max	119	57,6	36,0	29,1	601,8	2 306,6	2 916,9	407,9

Продолжение таблицы 3.1

Обозначение статистик	Анализируемые показатели							
	<i>A</i>	<i>D</i>	<i>H</i>	<i>Pf</i>	<i>Pb</i>	<i>Ps</i>	<i>Pa</i>	<i>Pr</i>
SD	26,9	12,3	8,3	5,8	122,3	408,3	515,5	140,0
CV,%	65,7	74,7	50,4	128,4	190,8	174,0	170,0	61,6
n	92	92	92	92	92	92	92	6
<i>Alnus Gaertn.</i>								
Mean	36	15,8	16,8	2,2	9,3	114,2	125,6	9,4
Min	6	1,9	4,2	0,02	0,05	0,48	0,61	0,50
Max	95	42,1	27,8	11,1	70,0	676,0	737,8	76,2
SD	19,5	8,2	5,4	2,01	11,6	143,0	154,5	20,4
CV,%	54,7	52,0	32,1	92,9	124,5	125,3	123,0	217,4
n	470	470	470	470	470	470	470	13
<i>Carpinus betulus L.</i>								
Mean	42	12,9	14,9	3,1	30,1	91,0	126,9	3,3
Min	5	1,7	2,5	0,06	0,09	0,5	0,92	1,2
Max	140	30,0	24,5	20,1	263,2	448,0	652,6	8,2
SD	25,9	6,6	5,3	3,4	45,1	97,9	140,9	3,3
CV,%	62,4	51,1	35,5	110,9	149,6	107,6	111,0	99,5
n	108	130	112	130	130	130	130	4
<i>Salix L.</i>								
Mean	17	8,6	8,2	1,1	4,4	18,0	23,9	1,4
Min	3	0,5	2,5	0,01	0,02	0,09	0,12	0,03
Max	79	23,7	17,7	4,4	27,8	74,6	102,1	5,9
SD	15,6	5,8	3,9	1,3	6,5	22,3	29,6	2,0
CV,%	93,6	67,3	47,7	112,3	148,6	123,9	123,8	146,2
n	22	40	22	40	40	40	40	8
<i>Acer L.</i>								
Mean	71	12,8	11,9	2,2	25,5	81,1	100,3	5,9
Min	12	2,0	4,4	0,07	0,05	0,53	0,65	1,77
Max	183	38,5	21,2	13,1	312,7	444,8	763,8	14,9

Окончание таблицы 3.1

Обозначение статистик	Анализируемые показатели							
	<i>A</i>	<i>D</i>	<i>H</i>	<i>Pf</i>	<i>Pb</i>	<i>Ps</i>	<i>Pa</i>	<i>Pr</i>
SD	45,2	9,1	5,1	2,93	51,0	118,6	162,6	5,6
CV,%	63,9	71,4	42,6	133,5	200,4	146,2	162,1	94,8
n	35	48	48	48	48	48	48	5
<i>Chosenia arbutifolia</i> (Pall.) A. Scvorts.								
Mean	18	10,6	11,0	1,8	8,5	118,7	136,1	-
Min	3	0,7	0,7	0,01	0,01	8,03	9,0	-
Max	53	33,0	27,3	10,6	70,4	472,5	553,5	-
SD	16,4	9,8	9,2	2,8	17,5	151,5	172,8	-
CV,%	91,3	93,0	83,9	158,5	205,6	127,6	127,0	-
n	17	17	17	17	17	10	10	-
<i>Robinia pseudoacacia</i> L.								
Mean	34	16,5	16,3	3,4	25,4	128,1	156,9	50,2
Min	3	2,7	3,7	0,08	0,06	0,66	1,15	0,44
Max	89	40,0	34,8	13,4	225,2	754,4	968,7	175,9
SD	20,5	8,9	7,0	3,0	42,3	164,4	205,6	54,0
CV,%	60,1	53,9	42,8	88,5	166,7	128,3	131,0	107,4
n	66	73	66	73	73	73	73	18

Для фракций фитомассы каждого вида (рода) рассчитаны модели (3.1), которые в логарифмированной форме сведены в таблице 3.2.

Таблица 3.2 – Результаты расчета аллометрических моделей (3.1)

Обозначение параметров и статистик	Зависимые переменные				
	$\ln P_s$	$\ln P_f$	$\ln P_b$	$\ln P_a$	$\ln P_r$
<i>Pinus</i> L.					
a_0	-2,7690	-3,4457	-4,2578	-2,3129	-4,0334
$\ln D$	2,4878	1,7911	2,2939	2,3915	2,4399
$adjR^2$	0,972	0,828	0,892	0,978	0,894
SE	0,33	0,63	0,62	0,28	0,53

Продолжение таблицы 3.2

Обозначение параметров и статистик	Зависимые переменные				
	$\ln P_s$	$\ln P_f$	$\ln P_b$	$\ln P_a$	$\ln P_r$
<i>Picea</i> L.					
a_0	-2,4829	-2,0909	-2,4215	-1,4833	-2,9302
$\ln D$	2,3894	1,5672	1,7621	2,1469	2,1349
$adjR^2$	0,957	0,859	0,861	0,958	0,942
SE	0,46	0,57	0,64	0,41	0,50
<i>Abies</i> Mill.					
a_0	-2,4364	-2,0098	-2,7649	-1,4209	-3,3373
$\ln D$	2,4050	1,6208	1,9292	2,1688	2,2882
$adjR^2$	0,969	0,868	0,902	0,963	0,953
SE	0,39	0,56	0,56	0,38	0,42
<i>Larix</i> Mill.					
a_0	-2,4126	-3,7787	-3,2628	-1,9445	-3,3857
$\ln D$	2,3995	1,8478	2,0560	2,3027	2,3383
$adjR^2$	0,961	0,782	0,859	0,965	0,921
SE	0,39	0,78	0,67	0,35	0,53
<i>Pinus sibirica</i> , <i>P. koraiensis</i> (subgenus <i>Haploxyton</i> , или <i>Strobus</i>)					
a_0	-3,0129	-2,8041	-3,1759	-2,0855	-
$\ln D$	2,4816	1,6952	2,0434	2,2710	-
$adjR^2$	0,963	0,864	0,901	0,964	-
SE	0,40	0,55	0,55	0,36	-
<i>Cryptomeria japonica</i> D.Don.					
a_0	-2,6991	-2,8313	-3,8415	-2,0907	-3,4726
$\ln D$	2,4027	1,7467	2,0787	2,2750	2,2965
$adjR^2$	0,945	0,863	0,883	0,958	0,943
SE	0,37	0,44	0,48	0,30	0,21
<i>Chamaecyparis</i> Spach.					
a_0	-2,7374	-3,5736	-5,0103	-2,3421	-3,5305
$\ln D$	2,4005	2,0355	2,4933	2,3485	2,2736

Продолжение таблицы 3.2

Обозначение параметров и статистик	Зависимые переменные				
	$\ln P_s$	$\ln P_f$	$\ln P_b$	$\ln P_a$	$\ln P_r$
$adjR^2$	0,970	0,858	0,914	0,970	0,935
SE	0,24	0,46	0,43	0,23	0,30
<i>Betula L.</i>					
a_0	-2,3081	-4,0299	-4,2627	-2,0307	-3,3767
$\ln D$	2,4248	1,8216	2,4603	2,3929	2,2977
$adjR^2$	0,962	0,822	0,902	0,964	0,973
SE	0,36	0,63	0,60	0,34	0,29
<i>Populus L.</i>					
a_0	-2,4381	-4,2601	-4,2907	-2,1530	-3,6921
$\ln D$	2,4070	1,8508	2,4368	2,3720	2,3822
$adjR^2$	0,981	0,888	0,939	0,986	0,950
SE	0,26	0,53	0,49	0,22	0,46
<i>Quercus L.</i>					
a_0	-2,2617	-3,3920	-3,4267	-1,8627	-4,9776
$\ln D$	2,4082	1,6739	2,2716	2,3472	2,8268
$adjR^2$	0,981	0,797	0,887	0,982	0,916
SE	0,27	0,69	0,66	0,26	0,55
<i>Tilia L.</i>					
a_0	-2,6906	-4,8212	-3,2046	-2,1981	-1,9652
$\ln D$	2,4705	1,9016	1,9785	2,3492	1,8838
$adjR^2$	0,947	0,723	0,641	0,945	0,919
SE	0,32	0,65	0,82	0,31	0,50
<i>Fagus sylvatica L.</i>					
a_0	-2,1217	-3,7248	-3,7143	-1,8615	-3,1496
$\ln D$	2,4152	1,7057	2,4273	2,3991	2,2869
$adjR^2$	0,980	0,910	0,943	0,986	0,987
SE	0,29	0,48	0,53	0,24	0,28

Продолжение таблицы 3.2

Обозначение параметров и статистик	Зависимые переменные				
	$\ln P_s$	$\ln P_f$	$\ln P_b$	$\ln P_a$	$\ln P_r$
<i>Fraxinus L.</i>					
a_0	-2,3463	-3,0943	-3,7494	-1,9608	-2,2076
$\ln D$	2,5293	1,6194	2,5984	2,4998	2,0364
$adjR^2$	0,990	0,812	0,909	0,984	0,931
SE	0,22	0,68	0,71	0,28	0,23
<i>Alnus Gaertn.</i>					
a_0	-2,6932	-3,7651	-4,3758	-2,4293	-3,2971
$\ln D$	2,5331	1,6211	2,2861	2,4800	2,2363
$adjR^2$	0,981	0,697	0,867	0,984	0,971
SE	0,20	0,60	0,50	0,18	0,21
<i>Carpinus betulus L.</i>					
a_0	-2,0688	-3,9188	-3,5769	-1,7162	-2,7241
$\ln D$	2,4201	1,8603	2,5288	2,3951	2,0326
$adjR^2$	0,961	0,838	0,840	0,961	0,709
SE	0,31	0,53	0,70	0,31	0,45
<i>Salix L.</i>					
a_0	-1,6625	-3,8509	-3,3757	-1,3990	-3,7120
$\ln D$	1,9754	1,7666	2,0532	1,9674	2,5004
$adjR^2$	0,922	0,903	0,868	0,935	0,965
SE	0,48	0,48	0,67	0,44	0,32
<i>Acer L.</i>					
a_0	-2,1165	-3,8513	-4,5591	-1,9476	-1,3346
$\ln D$	2,3615	1,7356	2,7575	2,3986	1,4602
$adjR^2$	0,985	0,804	0,961	0,988	0,901
$SE^{(3)}$	0,21	0,63	0,41	0,20	0,29
<i>Chosenia arbutifolia (Pall.) A. Scvorts.</i>					
a_0	-2,7191	-4,8848	-4,5730	-2,5010	-
$\ln D$	2,5225	2,0606	2,4596	2,4961	-

Окончание таблицы 3.2

Обозначение параметров и статистик	Зависимые переменные				
	$\ln P_s$	$\ln P_f$	$\ln P_b$	$\ln P_a$	$\ln P_r$
$adjR^2$	0,976	0,974	0,948	0,991	-
SE	0,22	0,39	0,66	0,12	-
<i>Robinia pseudoacacia</i> L.					
a_0	-2,9026	-2,9002	-3,7266	-2,2252	-3,1642
$\ln D$	2,6024	1,4665	2,3445	2,4433	2,2859
$adjR^2$	0,965	0,681	0,831	0,967	0,979
SE	0,30	0,61	0,65	0,28	0,27
Среднее значение b	2,42	1,76	2,28	2,34	2,24
Средний $adjR^2$	0,967	0,830	0,881	0,970	0,929
Средняя SE	0,32	0,57	0,60	0,29	0,37

При анализе таблицы 3.2 становится очевидным, что изменчивость фитомассы стволов и надземной объясняется величиной диаметра ствола в значительно большей степени (97%) по сравнению с изменчивостью фитомассы кроны (83-88%). Из фракций фитомассы кроны фитомасса ветвей более надежно прогнозируется величиной диаметра ствола (88%) по сравнению с фитомассой листвы или хвои (83%).

Специальным исследованием изменчивости различных фракций фитомассы на примере сосны обыкновенной, выполненным М. Г. Семечкиной (1978), установлено, что коэффициент изменчивости массы ствола, ветвей, хвои и надземной составляет соответственно $14,1 \pm 7,4$; $30,4 \pm 10,3$; $33,4 \pm 12,6$ и $15,7 \pm 7,0\%$. Таким образом, чем большей изменчивостью характеризуется фракция фитомассы, тем в меньшей степени эта изменчивость объясняется таксационными показателями деревьев.

Мы видим в таблице 3.2, что угловой коэффициент b является специфичным для каждой фракции фитомассы. Что касается его величины для надземной фитомассы, то повторился результат, полученный В. А. Усольцевым с соавторами

(2012) для сосны обыкновенной по материалам 1 260 модельных деревьев сосны обыкновенной, полученных в лесах Северной Евразии, т. е. $b = 2,34$. Одно и то же значение углового коэффициента аллометрической модели, полученное в одном случае по данным 1 260 модельных деревьев лишь по одному древесному виду, а в другом случае – по данным 11 056 модельных деревьев 19 лесообразующих родов Евразии, по-видимому, не случайно. Скорее всего, это совпадение означает, что $b = 2,34$ является характерным значением аллометрических моделей фитомассы на евразийском уровне.

При практическом использовании комплекта разработанных моделей важно знать, насколько различается структура фитомассы различных видов при равенстве их морфологических показателей. Для этого мы взяли из таблицы 3.1 среднее для всех родов значение диаметра ствола, которое составило $14,5 \pm 3,1$ см и по нему протабулировали все модели таблицы 3.2. Затем расчетные значения фитомассы, приведенные к единой морфоструктуре деревьев, для каждой фракции фитомассы были ранжированы в убывающей их последовательности (рисунок 3.1).

Мы видим, что по показателям массы ствола, ветвей, корней и надземной у равновеликих деревьев ряд распределения начинается криптомерией (соответственно 81, 24, 25 и 110 кг) и заканчивается разными видами: масса ствола и надземная – ивой (соответственно 38 и 48 кг), масса ветвей – кипарисовиком (5 кг), масса корней – двухвойными соснами (12 кг). Ряд распределения родов по фитомассе листвы (хвои) начинается пихтой (10 кг) и заканчивается липой (3 кг).

Столь большие различия по фитомассе ствола между крайними видами, скорее всего, объясняются разными высотами при одном и том же диаметре ствола и разной плотностью древесины. Различия по массе хвои и листвы характерны, прежде всего, для хвойных и лиственных видов и объясняются как разной насыщенностью пространства кроны ассимилирующим аппаратом, так и разной протяженностью крон.

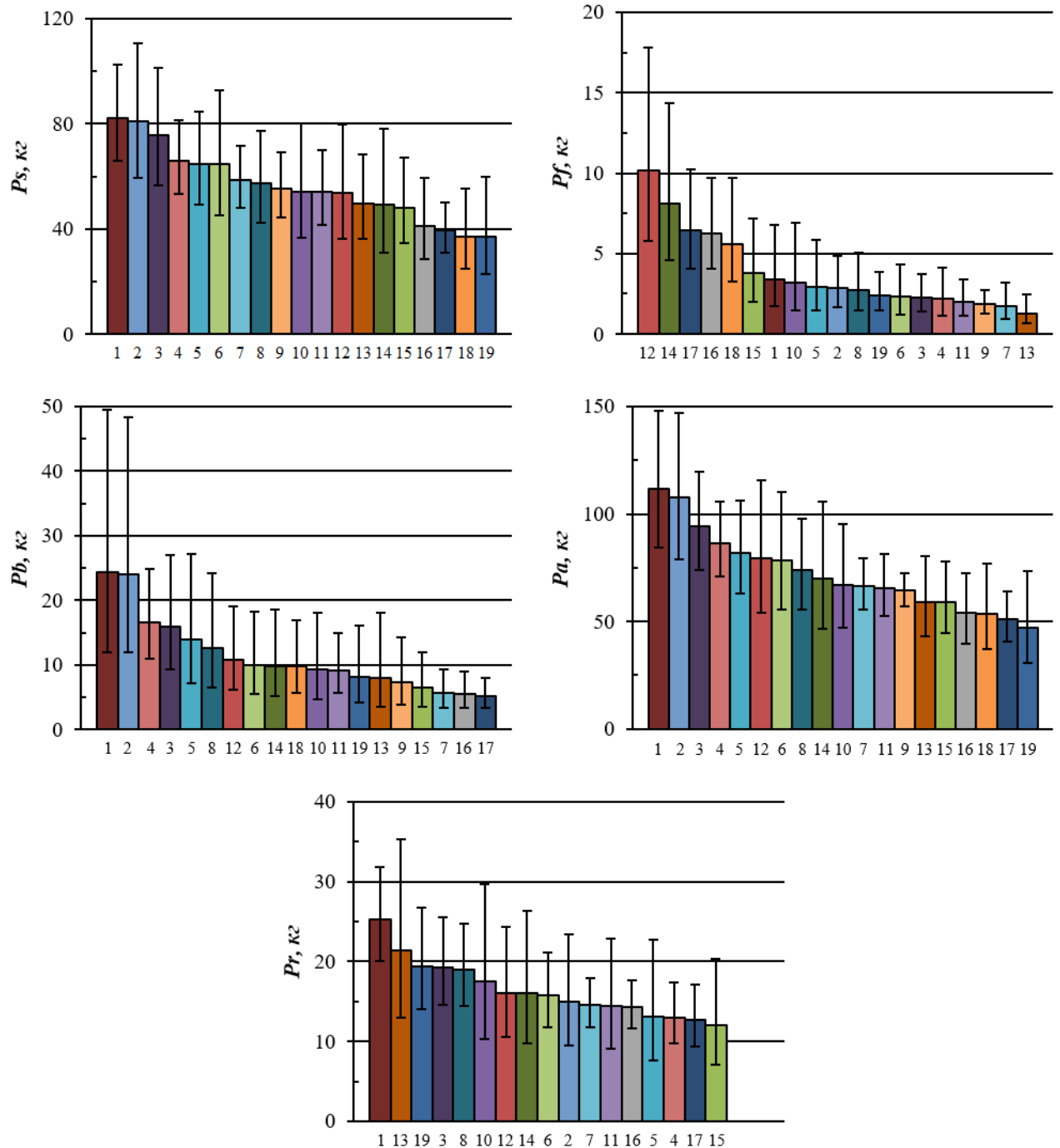


Рисунок 3.1 – Фитомасса деревьев 19 лесобразующих родов Евразии, имеющих диаметр ствола 14,5 м, в ее убывающей последовательности
 Здесь и далее: Обозначения фракций фитомассы см. «Примечания» к таблице 3.1.
 Обозначения видов (родов) по оси абсцисс: 1 – *Fraxinus* L.; 2 – *Carpinus betulus* L.; 3 – *Fagus sylvatica* L.; 4 – *Acer* L.; 5 – *Quercus* L.; 6 – *Betula* L.; 7 – *Alnus* Gaertn.; 8 – *Robinia pseudoacacia* L.; 9 – *Chosenia arbutifolia* (Pall.) A. Scvorts.; 10 – *Larix* Mill.; 11 – *Populus* L.; 12 – *Abies* Mill.; 13 – *Tilia* L.; 14 – *Picea* L.; 15 – *Pinus* L.; 16 – *Cryptomeria japonica* D. Don.; 17 – *Chamaecyparis* Spach.; 18 – *Pinus sibirica*, *P. koraiensis* (subgenus *Haploxylon*, или *Strobus*); 19 – *Salix* L

3.1.2 Оценка фитомассы деревьев по диаметру ствола и высоте дерева

Используя ту же исходную базу данных, что и в предыдущем разделе, для фракций фитомассы каждого вида (рода) рассчитаны модели (3.2), которые сведены в таблице 3.3.

Таблица 3.3 – Результаты расчета уравнений (3.2)

Обозначение параметров и статистик	Зависимые переменные				
	$\ln P_s$	$\ln P_f$	$\ln P_b$	$\ln P_a$	$\ln P_r$
<i>Pinus L.</i>					
a_0	-2,6831	-2,6475	-2,9211	-1,8341	-2,7239
$\ln D$	1,4521	2,8328	2,8942	1,7212	1,1609
$\ln H$	0,5722	-1,3673	-1,5162	0,0313	-0,2044
$(\ln D)(\ln H)$	0,1567	-0,0056	0,1365	0,1666	0,3808
$adjR^2$	0,987	0,874	0,917	0,984	0,913
SE	0,22	0,54	0,54	0,24	0,47
<i>Picea L.</i>					
a_0	-1,6221	-0,8925	-0,9812	-0,3061	-1,5363
$\ln D$	0,8529	1,7982	1,8697	1,0981	1,3398
$\ln H$	0,2422	-1,3418	-1,5152	-0,4007	-0,9037
$(\ln D)(\ln H)$	0,3460	0,2196	0,2901	0,3554	0,4244
$adjR^2$	0,988	0,873	0,875	0,983	0,965
SE	0,24	0,52	0,58	0,25	0,42
<i>Abies Mill.</i>					
a_0	-1,6755	-0,8653	-1,1764	-0,3508	-2,8230
$\ln D$	0,9395	1,7319	1,9496	1,0854	2,4072
$\ln H$	0,3325	-1,1914	-1,5675	-0,2631	-0,7073
$(\ln D)(\ln H)$	0,3070	0,2140	0,3139	0,3325	0,1241
$adjR^2$	0,990	0,888	0,930	0,981	0,959
SE	0,22	0,52	0,48	0,27	0,39
<i>Larix Mill.</i>					
a_0	-2,3546	-2,3697	-1,5982	-1,5490	-3,1331
$\ln D$	1,4300	1,9889	2,1818	1,5432	2,2014
$\ln H$	0,5194	-1,3499	-1,5569	0,0949	-0,1721

Продолжение таблицы 3.3

Обозначение параметров и статистик	Зависимые переменные				
	$\ln P_s$	$\ln P_f$	$\ln P_b$	$\ln P_a$	$\ln P_r$
$(\ln D)(\ln H)$	0,1624	0,1791	0,2560	0,1857	0,0889
$adjR^2$	0,986	0,823	0,882	0,987	0,940
SE	0,22	0,61	0,57	0,21	0,48
<i>Pinus sibirica, P. koraiensis</i> (subgenus <i>Haploxyylon</i> , или <i>Strobus</i>)					
a_0	-2,3365	-1,8970	-2,6017	-1,2239	-
$\ln D$	1,1635	2,1053	2,0117	1,4311	-
$\ln H$	0,5255	-1,5668	-0,6630	-0,1768	-
$(\ln D)(\ln H)$	0,2270	0,2579	0,1637	0,2644	-
$adjR^2$	0,984	0,897	0,905	0,977	-
SE	0,26	0,48	0,54	0,29	-
<i>Cryptomeria japonica</i> D.Don.					
a_0	-2,0616	-2,0181	-1,9922	-1,2159	-1,9686
$\ln D$	1,0480	2,1326	2,1352	1,2476	1,2782
$\ln H$	0,6928	-1,0644	-1,6510	0,1994	-0,1592
$(\ln D)(\ln H)$	0,1849	0,1035	0,2843	0,1989	0,2410
$adjR^2$	0,976	0,881	0,913	0,977	0,951
SE	0,24	0,41	0,41	0,22	0,19
<i>Chamaecyparis</i> Spach.					
a_0	-2,2314	-3,9890	-1,8711	-1,6189	-2,6272
$\ln D$	0,9819	2,3228	1,3177	1,2133	1,4049
$\ln H$	0,5332	0,1322	-1,6517	0,1852	-0,1102
$(\ln D)(\ln H)$	0,2919	-0,1011	0,6079	0,2758	0,2511
$adjR^2$	0,990	0,855	0,921	0,981	0,928
SE	0,14	0,47	0,41	0,18	0,31
<i>Betula</i> L.					
a_0	-2,7602	-3,1241	-2,8226	-2,0973	-2,4488
$\ln D$	1,1392	1,2015	1,3250	1,1196	2,1474
$\ln H$	0,8256	-0,3935	-0,5683	0,5406	-0,7492
$(\ln D)(\ln H)$	0,2085	0,2429	0,4168	0,2560	0,2142

Продолжение таблицы 3.3

Обозначение параметров и статистик	Зависимые переменные				
	$\ln P_s$	$\ln P_f$	$\ln P_b$	$\ln P_a$	$\ln P_r$
$adjR^2$	0,992	0,830	0,918	0,989	0,971
SE	0,16	0,61	0,55	0,19	0,32
<i>Populus L.</i>					
a_0	-2,5956	-2,5049	-1,9761	-1,7949	-2,7661
$\ln D$	1,2913	2,2373	2,9175	1,5462	2,2608
$\ln H$	0,5435	-1,4630	-1,8929	0,0679	-0,4964
$(\ln D)(\ln H)$	0,2155	0,1508	0,1975	0,2174	0,1104
$adjR^2$	0,994	0,903	0,956	0,993	0,983
SE	0,14	0,49	0,42	0,16	0,25
<i>Quercus L.</i>					
a_0	-2,2142	-1,9012	-1,5397	-1,3547	-7,9537
$\ln D$	1,5552	2,0350	2,4071	1,7011	2,5529
$\ln H$	0,4388	-1,3961	-1,5782	-0,0332	2,3301
$(\ln D)(\ln H)$	0,1499	0,1565	0,2502	0,1800	-0,3061
$adjR^2$	0,990	0,819	0,902	0,986	0,935
SE	0,20	0,65	0,61	0,22	0,48
<i>Fagus sylvatica L.</i>					
a_0	-2,1829	-3,1302	-2,3020	-1,6288	-2,1953
$\ln D$	1,3630	2,1184	2,7119	1,6088	1,9390
$\ln H$	0,4973	-0,6019	-1,1377	0,1912	-0,5092
$(\ln D)(\ln H)$	0,1969	-0,0089	0,1182	0,1774	0,1750
$adjR^2$	0,992	0,917	0,953	0,992	0,989
SE	0,18	0,46	0,48	0,17	0,25
<i>Alnus Gaertn.</i>					
a_0	-2,9316	-4,1428	-3,6509	-2,4119	-1,1818
$\ln D$	1,3200	2,7634	3,2623	1,4520	-0,3113
$\ln H$	0,7036	-0,3218	-0,8888	0,4698	-0,3162
$(\ln D)(\ln H)$	0,1962	-0,2331	-0,1123	0,1842	0,7785
$adjR^2$	0,993	0,709	0,878	0,992	0,984

Окончание таблицы 3.3

Обозначение параметров и статистик	Зависимые переменные				
	$\ln P_s$	$\ln P_f$	$\ln P_b$	$\ln P_a$	$\ln P_r$
SE	0,12	0,58	0,48	0,13	0,16
Средний $adjR^2$	0,989	0,856	0,913	0,985	0,956
Средняя SE	0,20	0,53	0,51	0,21	0,34

Сопоставление средних значений коэффициентов детерминации моделей (3.1) и (3.2) показывает, что включение в модель фитомассы дерева его высоты и совместного эффекта высоты дерева и диаметра ствола повысило объяснительную способность модели (3.2) по сравнению с (3.1) по фитомассе ствола на 2,2%, по фитомассе хвои и листвы на 2,6%, по фитомассе ветвей на 3,2%, по фитомассе корней на 2,7%, по надземной на 1,5%, и в среднем по всем фракциям – на 2,7%. Наименьшее различие (1,5%) по надземной фитомассе объясняется разнонаправленностью вклада высоты дерева в объяснение изменчивости фитомассы крон и стволов: в надземной фитомассе эти два противоположных влияния частично компенсируются.

Казалось бы, столь незначительной «добавкой» в объяснение изменчивости фитомассы благодаря учету высоты дерева, можно пренебречь. Но оценка вкладов диаметра ствола и высоты дерева в объяснение изменчивости фитомассы деревьев показала, что названные вклады составляют соответственно 69% и 31% (таблица 3.4). Поэтому игнорирование этого 31%-ного вклада в объясненную изменчивость может привести к существенным смещениям оценок фитомассы деревьев и древостоев. Вклад высоты дерева в объяснение изменчивости надземной фитомассы (24%) оказался наименьшим относительно остальных фракций надземной фитомассы (31-37%), поскольку высота дерева влияет на фитомассу кроны и ствола разнонаправленно, с разным знаком. Поэтому эти противоположные влияния при оценке надземной фитомассы отчасти взаимно компенсируются.

Таблица 3.4 – Вклад независимых переменных модели $\ln D$ и $\ln H$ в объяснение изменчивости структуры фитомассы деревьев, %

Древесный вид	$\ln(Y)$	Независимые переменные	
		$\ln D$	$\ln H$
<i>Pinus</i>	$\ln(Pf)$	70,0	30,0
	$\ln(Pb)$	66,7	33,3
	$\ln(Ps)$	69,5	30,5
	$\ln(Pa)$	87,5	12,5
	$\ln(Pr)$	70,5	29,5
<i>Picea</i>	$\ln(Pf)$	59,5	40,5
	$\ln(Pb)$	57,6	42,4
	$\ln(Ps)$	64,0	36,0
	$\ln(Pa)$	64,2	35,8
	$\ln(Pr)$	60,8	39,2
<i>Abies</i>	$\ln(Pf)$	59,1	40,9
	$\ln(Pb)$	55,9	44,1
	$\ln(Ps)$	63,4	36,6
	$\ln(Pa)$	66,3	33,7
	$\ln(Pr)$	71,4	28,6
<i>Larix</i>	$\ln(Pf)$	64,8	35,2
	$\ln(Pb)$	63,3	36,7
	$\ln(Ps)$	73,3	26,7
	$\ln(Pa)$	84,4	15,6
	$\ln(Pr)$	90,2	9,8
<i>Pinus sibirica,</i> <i>P. koraiensis</i>	$\ln(Pf)$	59,6	40,4
	$\ln(Pb)$	73,9	26,1
	$\ln(Ps)$	65,7	34,3
	$\ln(Pa)$	76,3	23,7
	$\ln(Pr)$	-	-
<i>Cryptomeria japonica</i>	$\ln(Pf)$	69,7	30,3
	$\ln(Pb)$	59,7	40,3
	$\ln(Ps)$	61,5	38,5
	$\ln(Pa)$	76,2	23,8
	$\ln(Pr)$	76,4	23,6
<i>Chamaecyparis</i>	$\ln(Pf)$	90,9	9,1
	$\ln(Pb)$	49,2	50,8
	$\ln(Ps)$	62,6	37,4
	$\ln(Pa)$	76,2	23,8
	$\ln(Pr)$	81,0	19,0

Продолжение таблицы 3.4

Древесный вид	ln(Y)	Независимые переменные	
		lnD	lnH
<i>Betula</i>	ln(Pf)	67,8	32,2
	ln(Pb)	62,4	37,6
	ln(Ps)	56,5	43,5
	ln(Pa)	62,3	37,7
	ln(Pr)	76,8	23,2
<i>Populus</i>	ln(Pf)	60,4	39,6
	ln(Pb)	60,1	39,9
	ln(Ps)	65,2	34,8
	ln(Pa)	82,3	17,7
	ln(Pr)	82,6	17,4
<i>Quercus</i>	ln(Pf)	63,5	36,5
	ln(Pb)	63,9	36,1
	ln(Ps)	76,4	23,6
	ln(Pa)	88,0	12,0
	ln(Pr)	56,1	43,9
<i>Fagus sylvatica</i>	ln(Pf)	78,1	21,9
	ln(Pb)	69,2	30,8
	ln(Ps)	67,3	32,7
	ln(Pa)	79,5	20,5
	ln(Pr)	71,7	28,3
<i>Alnus</i>	ln(Pf)	81,8	18,2
	ln(Pb)	75,9	24,1
	ln(Ps)	61,2	38,8
	ln(Pa)	69,3	30,7
	ln(Pr)	44,0	56,0
В среднем по видам	ln(Pf)	68,8 ± 10,1	31,2 ± 10,1
	ln(Pb)	63,2 ± 7,6	36,9 ± 7,6
	ln(Ps)	65,6 ± 5,5	34,5 ± 5,5
	ln(Pa)	76,0 ± 8,9	24,0 ± 8,9
	ln(Pr)	71,0 ± 13,1	29,0 ± 13,1
В среднем по видам и фракциям	-	68,9 ± 9,0	31,1 ± 9,0

Для сравнения структуры фитомассы различных видов при равенстве их морфологических показателей мы рассчитали средние для всех видов значения диаметра ствола и высоты дерева, которые составили соответственно $15,0 \pm 3,1$ см

и $13,1 \pm 2,6$ м, и по ним протабулировали все модели таблицы 3.3. Затем расчетные значения фитомассы каждой фракции были ранжированы в убывающей последовательности (рисунок 3.2).

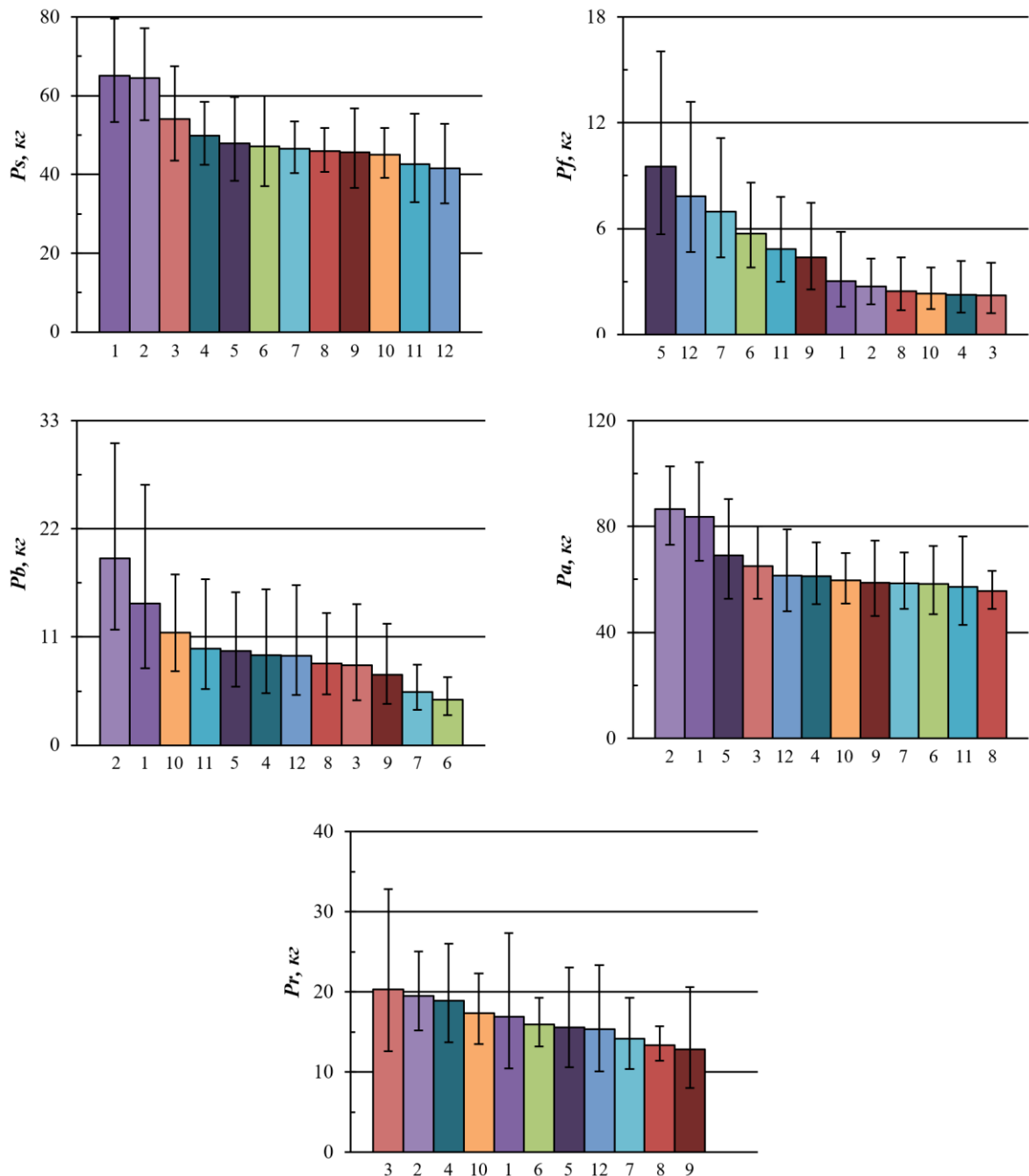


Рисунок 3.2 – Фитомасса деревьев 12 лесообразующих родов Евразии, имеющих диаметр ствола 15,0 см и высоту ствола 13,1 м, в ее убывающей последовательности

Обозначения родов по оси абсцисс: 1 – *Quercus* L.; 2 – *Fagus sylvatica* L.; 3 – *Larix* Mill.; 4 – *Betula* L.; 5 – *Abies* Mill.; 6 – *Cryptomeria japonica* D. Don.; 7 – *Chamaecyparis* Spach.; 8 – *Alnus* Gaertn.; 9 – *Pinus* L.; 10 – *Populus* L.; 11 – *Pinus sibirica*, *P. koraiensis* (subgenus *Haploxylon*, or *Strobus*); 12 – *Picea* L.

При сравнении рисунков 3.1 и 3.2 обращает на себя внимание совершенно разные последовательности видов (родов) по величине фитомассы деревьев. Существенно снизилось различие между крайними значениями фитомассы стволов (как и надземной массы), поскольку на рисунке 3.2 было исключено влияние высоты дерева, и определяющими названное различие факторами стали базисная плотность и полнодревесность ствола. Причем, полнодревесность, как показатель, характеризующийся наименьшей изменчивостью по отношению к остальным параметрам дерева, играет в этом различии меньшую роль, а основная причина – в разной плотности древесины. Это очевидно, поскольку ряд начинается дубом и буком и заканчивается кедром и елью, обладающими, как известно, диаметрально разными значениями базисной плотности. Ряд по фитомассе ассимиляционного аппарата начинается с теневыносливой пихты (7 кг) и заканчивается светолюбивой лиственницей (2,5 кг). Иные последовательности видов наблюдаются в порядке снижения фитомассы ветвей и корней равновеликих деревьев.

3.1.3 Вклад длины кроны в объяснение изменчивости фитомассы деревьев посредством аллометрических моделей

В разделе 1.3.4.4 было отмечено, что при оценке надземной фитомассы дерева аллометрической моделью, включающей в качестве независимых переменных диаметр ствола и высоту дерева, объяснительная способность модели составила 76%. При включении в двухфакторную аллометрическую модель длины кроны в качестве третьей независимой переменной объяснительная способность модели повысилась с 78 до 84%, т. е. на 6% (Ubuy et al., 2018). Наличие евразийской базы данных о фитомассе деревьев дало возможность выявить вклад длины кроны в объяснительную способность модели фитомассы на более высоком уровне, а именно, не только на уровне надземной фитомассы, но и на уровне отдельных фракций, а также на уровне лесообразующих видов, произрастающих на территории Евразии.

Для решения поставленной цели из имеющихся 10 847 модельных деревьев (см. таблицу 2.1) только 7 120 (66%) имеют необходимые для анализа морфомет-

Продолжение таблицы 3.5

Обозначение статистик	Анализируемые показатели						
	<i>D</i>	<i>H</i>	<i>Lcr</i>	<i>Pf</i>	<i>Pb</i>	<i>Ps</i>	<i>Pa</i>
<i>Larix Mill.</i>							
Mean	14,7	11,5	7,0	5,0	18,0	132,6	155,7
Min	0,3	1,4	0,8	0,004	0,004	0,01	0,02
Max	72,9	34,0	21,8	76,6	448,3	3 386,0	3 877,3
SD	10,9	6,0	3,5	10,2	45,9	325,4	377,6
CV, %	74,2	51,9	49,8	203,0	254,8	245,3	242,5
n	270	270	270	270	270	270	270
<i>Pinus sibirica, P. koraiensis</i> (subgenus <i>Haploxylon</i> , или <i>Strobis</i>)							
Mean	11,2	7,2	5,0	4,1	8,4	44,0	56,5
Min	1,0	0,2	0,1	0,001	0,0001	0,001	0,003
Max	53,6	26,8	20,0	47,7	135,5	724,5	904,2
SD	9,8	7,0	4,4	8,3	20,6	114,0	141,7
CV, %	88,0	97,6	86,9	201,0	245,9	258,9	250,6
n	98	98	98	98	98	98	98
<i>Cryptomeria japonica</i> D. Don.							
Mean	23,2	15,3	6,8	16,0	20,0	193,5	229,3
Min	0,5	1,0	0,6	0,04	0,03	0,11	0,18
Max	76,0	42,3	21,7	87,4	173,6	2 232,0	2 395,9
SD	13,1	7,8	3,4	17,4	29,5	317,0	356,0
CV,%	56,6	51,0	50,7	108,6	147,5	163,9	155,2
n	176	176	176	176	176	176	176
<i>Chamaecyparis</i> Spach.							
Mean	11,5	9,9	4,5	5,3	4,9	37,2	47,4
Min	3,5	4,2	1,9	0,14	0,11	1,2	1,7
Max	29,3	20,1	9,5	46,3	50,5	302,0	398,8
SD	6,3	3,9	1,5	7,0	7,6	52,9	67,0
CV, %	54,6	39,2	34,3	131,5	153,7	142,3	141,3
n	90	90	90	90	90	90	90

Окончание таблицы 3.5

Обозначение статистик	Анализируемые показатели						
	<i>D</i>	<i>H</i>	<i>Lcr</i>	<i>Pf</i>	<i>Pb</i>	<i>Ps</i>	<i>Pa</i>
<i>Alnus Gaertn.</i>							
Mean	15,8	16,8	6,9	2,2	9,3	114,2	125,6
Min	1,9	4,2	0,9	0,02	0,05	0,5	0,6
Max	42,1	27,8	18,0	11,1	70,0	676,0	737,8
SD	8,2	5,4	2,8	2,0	11,6	143,0	154,5
CV, %	52,0	32,1	40,3	92,9	124,5	125,3	123,0
n	416	416	416	416	416	416	416

Рассчитаны регрессионные модели следующей структурной формы:

$$\ln P_i = a_0 + a_1 (\ln D) + a_2 (\ln H) + a_3 (\ln D)(\ln H) + a_4 \ln(Lcr). \quad (3.3)$$

Характеристика полученных моделей дана в таблице 3.6.

При анализе таблицы 3.6 становится очевидным, что изменчивость фитомассы стволов, ветвей и надземной объясняется включенными в структуру модели регрессорами в значительно большей степени (91-99%) по сравнению с фитомассой хвои и листвы (87%). Мы также можем видеть в таблице 3.6, что фитомасса листвы и ветвей у равновеликих деревьев всех исследуемых древесных видов и родов положительно коррелирует с длиной кроны в большинстве случаев на уровне $p < 0,001$, и лишь у пятихвойных кедров на уровне $p < 0,05$. Это закономерное явление, поскольку удлинение кроны при прочих равных условиях связано с увеличением степени открытости лесных сообществ, т.е. со снижением густоты. По мере снижения густоты происходит перераспределение количества ассимилятов, и чем больше их поступает в крону, тем меньше их достается стволу (Усольцев, 1976). Поэтому фитомасса стволов равновеликих деревьев имеет негативную связь с длиной кроны. Это объясняется снижением полндревесности стволов, но поскольку изменчивость формы и полндревесности стволов очень слабая по сравнению с изменчивостью фитомассы листвы и ветвей, эта отрицательная связь у большинства древесных видов и родов статистически не значима.

Таблица 3.6 – Результаты расчета моделей (3.3)

$\ln(Y)$	a_0	$\ln D$	$\ln H$	$(\ln D) \times (\ln H)$	$\ln(Lcr)$	Уровень значимости переменной $[\ln(Lcr)]$ по Стьюденту ($t_{факт}$)	adjR ²	SE
<i>Pinus L.</i>								
$\ln(Pf)$	-2,2023	1,5037	-0,7604	0,1705	0,1650	4,6	0,766	0,76
$\ln(Pb)$	-2,4138	1,7664	-1,0367	0,2736	0,2172	5,6	0,822	0,82
$\ln(Ps)$	-2,5016	1,4789	0,3859	0,1887	-0,0064	0,6 ^(a)	0,987	0,23
$\ln(Pa)$	-1,6078	0,7379	0,7583	0,2709	-0,0891	3,1	0,900	0,61
<i>Picea L.</i>								
$\ln(Pf)$	-0,6951	1,5148	-1,9242	0,2679	0,8288	11,9	0,891	0,48
$\ln(Pb)$	-1,1247	1,6564	-1,4990	0,2801	0,3954	5,6	0,912	0,50
$\ln(Ps)$	-1,6165	0,7757	0,3765	0,3596	-0,1428	4,5	0,990	0,22
$\ln(Pa)$	-0,1791	1,0753	-0,4942	0,3698	0,0295	0,8 ^(a)	0,984	0,25
<i>Abies Mill.</i>								
$\ln(Pf)$	-0,7275	1,2221	-1,4972	0,2702	0,7273	6,8	0,875	0,50
$\ln(Pb)$	-0,4083	1,5709	-2,0422	0,4322	0,2616	3,1	0,942	0,39
$\ln(Ps)$	-1,5376	0,9036	0,3813	0,3204	-0,1348	2,7	0,986	0,23
$\ln(Pa)$	-0,0374	0,9660	-0,4091	0,3741	0,0240	0,4 ^(a)	0,981	0,25
<i>Larix Mill.</i>								
$\ln(Pf)$	-2,7501	1,4802	-1,4928	0,2106	0,8784	8,7	0,891	0,47
$\ln(Pb)$	-2,0256	1,8410	-1,5596	0,2627	0,6135	6,0	0,919	0,48

Продолжение таблицы 3.6

$\ln(Y)$	a_0	$\ln D$	$\ln H$	$(\ln D) \times (\ln H)$	$\ln(Lcr)$	Уровень значимости переменной [$\ln(Lcr)$] по Стьюденту ($t_{факт}$)	adjR ²	SE
$\ln(Ps)$	-2,7773	1,2500	0,8259	0,1505	0,0936	2,3	0,990	0,19
$\ln(Pa)$	-1,9569	1,3203	0,3609	0,1828	0,1599	4,2	0,990	0,18
<i>Pinus sibirica, P. koraiensis</i> (subgenus <i>Haploxylon</i> , или <i>Strobis</i>)								
$\ln(Pf)$	-1,4721	1,9012	-2,4183	0,3622	0,7292	2,6	0,916	0,42
$\ln(Pb)$	-2,1672	1,8915	-1,4853	0,2521	0,6291	1,9	0,914	0,50
$\ln(Ps)$	-2,2607	1,3543	0,4119	0,2586	-0,2600	1,8 ^(a)	0,989	0,22
$\ln(Pa)$	-1,0691	1,5114	-0,3704	0,2786	0,0228	0,1 ^(a)	0,981	0,25
<i>Cryptomeria japonica</i> D. Don.								
$\ln(Pf)$	-1,9933	1,6839	-0,9834	0,1485	0,4093	3,3	0,887	0,40
$\ln(Pb)$	-2,1323	1,8098	-1,5107	0,2818	0,4134	3,5	0,918	0,40
$\ln(Ps)$	-2,0858	1,1756	0,5793	0,1990	-0,1033	1,7 ^(a)	0,984	0,19
$\ln(Pa)$	-1,2862	1,2925	0,1516	0,2019	0,0103	0,2 ^(a)	0,985	0,17
<i>Chamaecyparis</i> Spach.								
$\ln(Pf)$	-4,1985	2,2303	-0,0511	-0,1174	0,6164	3,0	0,857	0,46
$\ln(Pb)$	-1,4114	1,0910	-2,1314	0,6905	0,4385	2,4	0,914	0,42
$\ln(Ps)$	-2,2665	1,0123	0,5709	0,2841	-0,0475	0,7 ^(a)	0,987	0,15
$\ln(Pa)$	-1,6123	1,2055	0,1396	0,2766	0,0746	0,8 ^(a)	0,976	0,20

Продолжение таблицы 3.6

$\ln(Y)$	a_0	$\ln D$	$\ln H$	$(\ln D) \times (\ln H)$	$\ln(Lcr)$	Уровень значимости переменной [$\ln(Lcr)$] по Стьюденту ($t_{факт}$)	adjR ²	SE
<i>Betula L.</i>								
$\ln(Pf)$	-3,1551	0,7102	-0,6192	0,2634	0,8597	12,4	0,822	0,61
$\ln(Pb)$	-2,9280	0,8413	-0,6230	0,4344	0,6705	10,4	0,906	0,57
$\ln(Ps)$	-2,7969	1,0795	0,8699	0,2150	0,0056	0,3 ^(a)	0,990	0,17
$\ln(Pa)$	-2,1918	1,0207	0,5846	0,2571	0,1043	4,5	0,986	0,21
<i>Populus L.</i>								
$\ln(Pf)$	-3,8045	2,0734	-1,0481	0,0087	0,8343	5,4	0,927	0,44
$\ln(Pb)$	-2,6554	2,5833	-1,7688	0,1594	0,7711	6,0	0,969	0,36
$\ln(Ps)$	-2,9244	1,4644	0,6884	0,1490	-0,0014	0,03 ^(a)	0,994	0,11
$\ln(Pa)$	-2,1961	1,6081	0,2214	0,1665	0,1142	1,8 ^(a)	0,991	0,14
<i>Quercus L.</i>								
$\ln(Pf)$	-2,2800	2,2799	-1,3545	0,0564	0,1796	3,1	0,846	0,55
$\ln(Pb)$	-2,0118	2,7231	-1,5609	0,1205	0,3036	4,7	0,893	0,62
$\ln(Ps)$	-2,2855	1,4494	0,5048	0,1712	-0,0029	0,2 ^(a)	0,991	0,18
$\ln(Pa)$	-1,5017	1,6724	0,0353	0,1714	0,0492	2,4	0,989	0,19
<i>Fagus sylvatica L.</i>								
$\ln(Pf)$	-3,0449	1,8847	-0,7750	0,0131	0,4121	4,0	0,920	0,43
$\ln(Pb)$	-2,2534	2,3726	-1,4078	0,1480	0,6645	6,2	0,955	0,45

Окончание таблицы 3.6

$\ln(Y)$	a_0	$\ln D$	$\ln H$	$(\ln D) \times (\ln H)$	$\ln(Lcr)$	Уровень значимости переменной [$\ln(Lcr)$] по Стьюденту ($t_{факт}$)	adjR ²	SE
$\ln(Ps)$	-2,4337	1,5007	0,6444	0,1584	-0,1098	2,7	0,992	0,17
$\ln(Pa)$	-1,8106	1,6606	0,2554	0,1522	0,0307	0,7 ^(a)	0,992	0,17
<i>Alnus Gaertn.</i>								
$\ln(Pf)$	-3,8556	2,9725	-0,7109	-0,2795	0,3416	4,8	0,792	0,47
$\ln(Pb)$	-2,9008	2,8075	-1,3825	-0,0015	0,5292	8,2	0,903	0,43
$\ln(Ps)$	-3,0784	1,3441	0,7925	0,1843	-0,0405	2,3	0,993	0,12
$\ln(Pa)$	-2,4269	1,4319	0,4774	0,1856	0,0211	1,1 ^(a)	0,992	0,13
В среднем по всем видам и родам								
$\ln(Pf)$	-	-	-	-	-	-	0,866	0,50
$\ln(Pb)$	-	-	-	-	-	-	0,914	0,50
$\ln(Ps)$	-	-	-	-	-	-	0,989	0,18
$\ln(Pa)$	-	-	-	-	-	-	0,979	0,23

Примечание: ^(a) – регрессионные коэффициенты, не значимые на уровне $p < 0,05$.

Таким образом, связь фитомассы кроны с длиной кроны у равновеликих деревьев положительная, а связь фитомассы ствола с длиной кроны отрицательная. Эти две противоположные зависимости приводят к тому, что в надземной фитомассе они взаимно компенсируются, и связь надземной фитомассы деревьев с длиной кроны в большинстве случаев становится статистически не значимой. Взаимная компенсация двух трендов приводит также к тому, что в большинстве случаев коэффициент детерминации в модели для надземной фитомассы оказывается ниже, чем для фитомассы ствола. Это является еще одним подтверждением необходимости оценивать надземную фитомассу деревьев не одним общим уравнением, а отдельными для каждой фракции моделями.

Для нас представляет интерес не только характер связи компонентов фитомассы равновеликих деревьев с разными предикторами, в том числе с длиной кроны, но и сравнительный вклад длины кроны по отношению к вкладу диаметра ствола и высоты дерева, в объяснение изменчивости фитомассы разных компонентов. Программа Statgraphics предоставляет нам такую возможность. Результаты сравнительного вклада разных регрессоров в объяснение изменчивости компонентов фитомассы приведены в таблице 3.7.

Таблица 3.7 – Вклад независимых переменных модели (3.3) в объяснение изменчивости структуры фитомассы деревьев, %

ln(Y)	Независимые переменные				
	lnD (I)	lnH (II)	(lnD)×(lnH) (III)	I+II+III	ln(Lcr)
<i>Pinus L.</i>					
ln(Pf)	55,7	20,2	15,2	91,1	8,9
ln(Pb)	50,7	21,3	18,9	90,9	9,1
ln(Ps)	64,6	12,7	22,2	99,5	0,5
ln(Pa)	35,8	26,2	31,7	93,7	6,3
<i>Picea L.</i>					
ln(Pf)	27,5	29,4	22,7	79,6	20,4
ln(Pb)	34,9	26,4	27,4	88,7	11,3
ln(Ps)	26,2	10,7	56,6	93,5	6,5
ln(Pa)	33,1	12,8	52,9	98,8	1,2

Продолжение таблицы 3.7

ln(Y)	Независимые переменные				
	lnD (I)	lnH (II)	(lnD)×(lnH) (III)	I+II+III	ln(Lcr)
<i>Abies</i> Mill.					
ln(Pf)	26,5	28,3	21,7	76,5	23,5
ln(Pb)	29,5	33,2	30,0	92,7	7,3
ln(Ps)	34,5	12,7	45,2	92,4	7,6
ln(Pa)	35,4	12,9	50,3	98,6	1,4
<i>Larix</i> Mill.					
ln(Pf)	33,7	24,8	15,2	73,7	26,3
ln(Pb)	40,1	24,6	18,0	82,7	17,3
ln(Ps)	51,2	24,4	19,4	95,0	5,0
ln(Pa)	55,8	11,0	24,5	91,3	8,7
<i>Pinus sibirica</i> , <i>P. koraiensis</i> (subgenus <i>Haploxylo</i> , или <i>Strobus</i>)					
ln(Pf)	33,5	32,2	23,4	89,1	10,9
ln(Pb)	42,5	25,0	20,6	88,1	11,9
ln(Ps)	47,6	11,0	33,6	92,2	7,8
ln(Pa)	53,1	9,9	36,2	99,2	0,8
<i>Cryptomeria japonica</i> D. Don.					
ln(Pf)	45,5	21,9	15,1	82,5	17,5
ln(Pb)	37,9	26,3	22,1	86,3	13,7
ln(Ps)	45,9	18,6	29,0	93,5	6,5
ln(Pa)	59,1	5,7	34,3	99,1	0,9
<i>Chamaecyparis</i> Spach.					
ln(Pf)	52,6	0,9	6,6	60,1	39,9
ln(Pb)	18,8	31,4	28,7	78,9	21,1
ln(Ps)	43,6	20,9	29,8	94,3	5,7
ln(Pa)	55,0	5,3	30,3	90,6	9,4
<i>Betula</i> L.					
ln(Pf)	20,6	19,7	23,8	64,1	35,9
ln(Pb)	21,8	17,7	35,2	74,7	25,3

Окончание таблицы 3.7

ln(Y)	Независимые переменные				
	lnD (I)	lnH (II)	(lnD)×(lnH) (III)	I+II+III	ln(Lcr)
ln(Ps)	39,9	35,2	24,6	99,7	0,3
ln(Pa)	39,2	24,5	30,5	94,2	5,8
<i>Populus L.</i>					
ln(Pf)	46,5	26,0	0,6	73,1	26,9
ln(Pb)	41,8	31,9	8,4	82,1	17,9
ln(Ps)	55,0	28,2	16,4	99,6	0,4
ln(Pa)	64,0	9,7	19,5	93,2	6,8
<i>Quercus L.</i>					
ln(Pf)	53,1	30,2	4,0	87,3	12,7
ln(Pb)	48,9	27,3	6,7	82,9	17,1
ln(Ps)	58,5	19,7	21,3	99,5	0,5
ln(Pa)	70,3	1,5	22,0	93,8	6,2
<i>Fagus sylvatica L.</i>					
ln(Pf)	57,3	24,7	1,3	83,3	16,7
ln(Pb)	45,1	28,1	9,6	82,8	17,2
ln(Ps)	52,0	24,3	17,8	94,1	5,9
ln(Pa)	67,1	11,1	19,9	98,1	1,9
<i>Alnus Gaertn.</i>					
ln(Pf)	50,2	12,4	15,2	77,8	22,2
ln(Pb)	44,6	22,9	0,1	67,6	32,4
ln(Ps)	46,1	28,2	20,4	94,7	5,3
ln(Pa)	54,8	18,9	23,2	96,9	3,1
Средние по всем видам и родам					
ln(Pf)	41,9 ± 12,8	22,6 ± 8,7	13,7 ± 8,6	78,2 ± 9,5	21,8 ± 9,5
ln(Pb)	38,1 ± 10,1	26,3 ± 4,5	18,8 ± 10,7	83,2 ± 7,1	16,8 ± 7,1
ln(Ps)	47,1 ± 10,5	20,6 ± 7,8	28,0 ± 12,1	95,7 ± 3,0	4,3 ± 3,0
ln(Pa)	51,9 ± 13,0	12,5 ± 7,5	31,3 ± 11,0	95,6 ± 3,2	4,4 ± 3,2
В целом по всем видам и родам					
	44,7 ± 12,5	20,5 ± 8,7	23,0 ± 12,5	88,2 ± 9,9	11,8 ± 9,9

Из таблицы 3.7 можно сделать вывод, что длина кроны объясняет 22% изменчивости фитомассы листвы (хвои), 17% – ветвей, 4,3% – ствола и 4,4% надземной фитомассы. В среднем по всем фракциям фитомассы вклад длины кроны в объяснение ее изменчивости составляет $11,8 \pm 9,9\%$, а на диаметр ствола и высоту дерева приходятся остальные $88,2 \pm 9,9\%$.

Таким образом, установлено, что изменчивость фитомассы стволов и надземной объясняется включенными в структуру модели регрессорами в большей степени по сравнению с фитомассой ветвей, а фитомассы ветвей в большей степени по сравнению с фитомассой листвы. Фитомасса листвы и ветвей у равновеликих деревьев всех исследуемых древесных видов и родов имеет положительную связь с длиной кроны, а для фитомассы ствола эта связь негативная. Включение длины кроны в модель в качестве третьего массобразующего фактора повышает адекватность оценки массы листвы, определяющей продукционный потенциал лесной экосистемы, на 22% в сравнении с традиционными моделями, игнорирующими длину кроны.

Предложенные аллометрические модели, описывающие связь фитомассы разных фракций дерева с диаметром ствола, высотой дерева и длиной кроны, могут быть полезны при расчетах углерод депонирующей способности лесных экосистем Евразии.

3.2 Всеобщие аллометрические модели, предназначенные для оценки фитомассы по данным лазерного зондирования

После публикации первого варианта базы данных о лесообразующих видах Евразии (Усольцев, 2016б), для основных видов были разработаны двухфакторные аллометрические модели (Усольцев, 2016б):

$$\ln P_i = a_0 + b_1 \ln H + b_2 \ln Dcr. \quad (3.4)$$

Все полученные модели были значимы на уровне $p < 0,05$. Спустя четыре года был опубликован второй, существенно дополненный вариант базы данных

(Usoltsev, 2020a), объем которой более чем вдвое превышал объем базы данных первоначального варианта (Усольцев, 2016б). В этой связи появилась возможность разработать обновленные аллометрические модели вида (3.4) (Усольцев, Цепордей, 2021в).

Для реализации поставленной цели исследования из упомянутой продвинутой базы данных (Usoltsev, 2020a) отобраны 6221 модельных деревьев 19 лесобразующих видов и родов Евразии (см. таблицу 2.2). Статистики выборок анализируемых показателей деревьев показаны в таблице 3.8 (Усольцев, Цепордей, 2021в).

Таблица 3.8 – Статистики показателей модельных деревьев, включенных в регрессионный анализ

Обозначение статистик	Анализируемые показатели						
	<i>H</i>	<i>Dcr</i>	<i>Ps</i>	<i>Pb</i>	<i>Pf</i>	<i>Pa</i>	<i>Pr</i>
<i>Pinus L.</i>							
Mean	12,9	2,3	86,1	11,1	4,3	102,0	15,83
Min	0,7	0,2	0,02	0,003	0,002	0,04	0,02
Max	36,6	13,9	1 653,0	256,4	63,2	1 785,2	259,20
SD	7,1	1,3	158,6	22,3	5,8	183,5	33,78
CV, %	55,4	56,9	184,2	201,2	134,3	179,8	213,4
n	2130	2 130	2 130	2 130	2 130	2 130	291
<i>Picea L.</i>							
Mean	13,8	2,7	136,6	20,4	12,6	167,5	24,9
Min	0,4	0,3	0,01	0,001	0,004	0,01	0,003
Max	44,8	10,9	4122,0	1259,6	305,0	5089,0	444,6
SD	9,3	1,5	337,9	59,3	26,1	409,4	58,3
CV, %	67,5	55,8	247,4	290,9	206,8	244,5	234,4
n	965	965	965	965	965	965	402
<i>Abies Mill.</i>							
Mean	12,7	3,0	138,4	24,0	14,5	180,6	32,8
Min	0,1	0,3	0,0002	0,00001	0,0004	0,001	0,16
Max	32,7	9,3	2133,0	465,4	117,0	2468,4	315,3

Продолжение таблицы 3.8

Обозначение статистик	Анализируемые показатели						
	<i>H</i>	<i>Dcr</i>	<i>Ps</i>	<i>Pb</i>	<i>Pf</i>	<i>Pa</i>	<i>Pr</i>
SD	8,3	1,8	230,3	48,3	19,2	290,2	55,5
CV, %	65,4	58,5	166,5	201,7	132,4	160,7	169,0
n	300	300	300	300	300	300	61
<i>Larix Mill.</i>							
Mean	12,6	3,2	86,9	11,7	2,4	101,1	65,7
Min	1,4	0,3	0,01	0,004	0,004	0,02	1,66
Max	34,0	13,0	1 964,6	448,3	35,1	2 447,9	768,4
SD	5,7	2,0	169,4	29,9	3,5	199,6	124,0
CV, %	44,9	60,7	194,8	256,0	141,6	197,5	188,7
n	140	140	140	140	140	140	75
<i>Pinus sibirica, P. koraiensis</i> (subgenus <i>Haploxyton</i> , или <i>Strobus</i>)							
Mean	7,9	2,4	49,2	10,3	4,9	64,5	-
Min	1,5	0,35	0,24	0,09	0,03	0,73	-
Max	26,8	7,7	724,5	135,5	47,7	904,2	-
SD	6,4	1,5	129,9	23,9	9,4	162,2	-
CV, %	80,7	60,9	263,8	231,7	191,6	251,6	-
n	93	93	93	93	93	93	-
<i>Cryptomeria japonica D.Don.</i>							
Mean	15,3	2,6	193,5	20,0	16,0	229,3	23,6
Min	1,0	1,7	0,11	0,03	0,04	0,18	0,13
Max	42,3	4,3	2 232,0	173,6	87,4	2 395,9	146,4
SD	7,8	0,8	317,0	29,5	17,4	356,0	26,0
CV, %	51,0	28,7	163,9	147,5	108,6	155,2	110,2
n	30	30	30	30	30	30	30
<i>Chamaecyparis Spach.</i>							
Mean	9,9	2,8	36,8	4,9	5,24	46,9	11,2
Min	4,2	1,3	1,2	0,11	0,09	1,7	0,59
Max	20,1	6,2	302,0	50,5	46,3	398,8	67,8

Продолжение таблицы 3.8

Обозначение статистик	Анализируемые показатели						
	<i>H</i>	<i>Dcr</i>	<i>Ps</i>	<i>Pb</i>	<i>Pf</i>	<i>Pa</i>	<i>Pr</i>
SD	3,9	1,2	52,7	7,6	7,0	66,8	12,6
CV, %	39,4	42,5	143,4	154,8	132,6	142,3	113,1
n	30	30	30	30	30	30	30
<i>Betula L.</i>							
Mean	15,6	2,9	98,6	16,2	2,47	117,3	47,6
Min	1,5	0,3	0,02	0,003	0,004	0,03	0,06
Max	27,8	13,4	984,8	267,2	29,5	1279,1	458,8
SD	6,4	1,9	130,6	29,8	3,5	159,7	105,0
CV, %	40,7	64,7	132,4	183,7	142,5	136,1	220,5
n	750	750	750	750	750	750	20
<i>Populus L.</i>							
Mean	15,4	3,1	102,3	22,4	3,5	128,2	-
Min	2,1	0,4	0,10	0,001	0,001	0,12	-
Max	28,8	11,0	955,0	354,4	38,6	1 091,1	-
SD	6,6	1,9	161,9	48,9	6,0	210,6	-
CV, %	43,1	59,9	158,2	218,2	170,9	164,2	-
n	300	300	300	300	300	300	-
<i>Quercus L.</i>							
Mean	12,5	4,2	114,4	26,5	3,6	143,9	62,1
Min	1,6	0,6	0,07	0,01	0,01	0,12	0,70
Max	33,6	15,5	3 147,1	1 091,8	141,0	4 291,3	843,5
SD	6,7	2,6	218,0	74,7	7,0	287,4	130,4
CV, %	53,2	62,1	190,5	281,5	195,8	199,7	210,0
n	395	395	395	395	395	395	79
<i>Tilia L.</i>							
Mean	15,6	3,9	93,8	12,6	2,0	108,3	20,3
Min	3,4	0,5	0,23	0,04	0,01	0,28	0,38
Max	24,8	9,2	531,6	112,9	14,1	572,5	87,7
SD	4,8	2,0	100,8	17,2	2,4	117,6	26,2

Продолжение таблицы 3.8

Обозначение статистик	Анализируемые показатели						
	<i>H</i>	<i>Dcr</i>	<i>Ps</i>	<i>Pb</i>	<i>Pf</i>	<i>Pa</i>	<i>Pr</i>
CV, %	30,5	49,7	107,5	136,6	121,5	108,6	128,8
n	138	138	138	138	138	138	11
<i>Fagus sylvatica</i> L.							
Mean	15,0	3,4	132,5	23,8	3,2	158,6	25,4
Min	3,1	0,7	0,64	0,05	0,05	0,83	0,20
Max	39,3	17,6	3442,0	493,9	62,5	3967,4	452,0
SD	7,0	2,6	366,5	67,8	6,4	433,1	84,5
CV, %	46,5	76,5	276,7	285,3	198,4	273,1	332,6
n	250	250	250	250	250	250	30
<i>Fraxinus</i> L.							
Mean	18,6	4,1	290,6	79,6	5,5	375,7	227,2
Min	2,5	0,6	0,62	0,02	0,07	0,71	50,5
Max	36,0	10,4	2 306,6	601,8	29,1	2916,9	407,9
SD	7,6	2,1	440,6	132,7	6,1	555,1	140,0
CV, %	40,9	52,1	151,6	166,7	110,7	147,7	61,6
n	75	75	75	75	75	75	6
<i>Alnus Gaertn.</i>							
Mean	16,6	2,7	112,0	9,1	2,2	123,2	3,5
Min	3,2	0,5	0,44	0,02	0,02	0,56	0,50
Max	27,8	8,4	704,0	93,1	11,4	740,1	15,5
SD	5,5	1,3	143,2	11,5	2,03	154,3	4,9
CV, %	33,4	48,2	127,9	126,6	94,4	125,3	142,3
n	425	425	425	425	425	425	8
<i>Carpinus betulus</i> L.							
Mean	14,9	3,5	91,0	30,1	3,05	124,1	3,3
Min	2,5	0,5	0,50	0,09	0,06	0,19	1,2
Max	24,5	8,8	448,0	263,2	20,1	652,6	8,20
SD	5,3	1,6	97,9	45,1	3,4	140,5	3,3
CV, %	35,5	46,7	107,6	149,6	110,9	113,2	99,5

Продолжение таблицы 3.8

Обозначение статистик	Анализируемые показатели						
	<i>H</i>	<i>Dcr</i>	<i>Ps</i>	<i>Pb</i>	<i>Pf</i>	<i>Pa</i>	<i>Pr</i>
n	100	100	100	100	100	100	4
<i>Salix L.</i>							
Mean	8,2	3,2	14,3	4,5	1,1	20,5	1,4
Min	2,5	1,2	0,09	0,02	0,02	0,12	0,03
Max	17,7	6,0	74,6	27,8	4,4	102,1	5,9
SD	3,9	1,9	23,6	7,6	1,3	32,1	2,0
CV, %	47,7	58,9	165,1	168,0	118,6	157,0	146,2
n	10	10	10	10	10	10	8
<i>Acer L.</i>							
Mean	11,9	6,8	81,1	25,5	2,2	100,3	5,9
Min	4,4	3,2	0,53	0,05	0,07	0,65	1,77
Max	21,2	9,7	444,8	312,7	13,1	763,8	14,9
SD	5,1	2,1	118,6	51,04	2,93	162,6	5,6
CV, %	42,6	31,2	146,2	200,4	133,5	162,1	94,8
n	15	15	15	15	15	15	5
<i>Chosenia arbutifolia (Pall.) A. Scvorts.,</i>							
Mean	11,0	3,4	118,7	8,5	1,8	136,1	-
Min	0,7	0,7	8,0	0,01	0,01	9,0	-
Max	27,3	6,8	472,5	70,4	10,6	553,5	-
SD	9,2	1,9	151,5	17,5	2,8	172,8	-
CV, %	83,9	55,4	127,6	205,6	158,5	127,0	-
n	15	15	15	15	15	15	-
<i>Robinia pseudoacacia L.</i>							
Mean	16,3	3,5	128,11	25,37	3,41	156,89	50,2
Min	3,7	1,3	0,66	0,06	0,08	1,15	0,44
Max	34,8	8,4	754,40	225,20	13,36	968,71	175,9
SD	7,0	1,8	164,39	42,29	3,02	205,58	54,0
CV, %	42,8	52,7	128,3	166,7	88,5	131,0	107,4
n	65	65	65	65	65	65	65

Результаты расчета моделей (3.4) показаны в таблице 3.9. Модели (3.4) действительны в пределах фактических данных независимых переменных, показанных в таблице 3.8. Все регрессионные коэффициенты моделей, представленных в таблице 3.9, достоверны на уровнях от $p < 0,05$ до $p < 0,001$ (Усольцев, Цепордей, 2021в).

Таблица 3.9 – Результаты расчета аллометрических моделей (3.4)

Обозначение параметров и статистик	Зависимые переменные				
	$\ln P_s$	$\ln P_f$	$\ln P_b$	$\ln P_a$	$\ln P_r$
<i>Pinus L.</i>					
a_0	-2,9778	-1,9475	-2,4571	-1,9719	-2,2715
$\ln D_{cr}$	1,0510	1,7508	2,1776	1,2917	1,2307
$\ln H$	2,2852	0,6960	0,9898	1,9169	1,3971
$adjR^2$	0,939	0,733	0,800	0,916	0,766
SE	0,46	0,77	0,83	0,52	0,80
<i>Picea L.</i>					
a_0	-2,8034	-1,8392	-2,4790	-1,5896	-2,7877
$\ln D_{cr}$	0,5168	1,0718	1,5175	0,7205	0,7678
$\ln H$	2,3304	1,0847	1,2284	1,9423	1,8013
$adjR^2$	0,970	0,843	0,905	0,955	0,954
SE	0,42	0,67	0,62	0,47	0,59
<i>Abies Mill.</i>					
a_0	-2,8361	-1,2246	-1,8268	-1,3890	-1,5837
$\ln D_{cr}$	0,7528	1,0107	1,5012	0,9342	2,1189
$\ln H$	2,3907	1,0306	1,0937	1,9154	0,7831
$adjR^2$	0,962	0,844	0,890	0,947	0,849
SE	0,40	0,53	0,55	0,42	0,55
<i>Larix Mill.</i>					
a_0	-3,5825	-3,1799	-2,8938	-2,7548	-0,3435
$\ln D_{cr}$	0,8256	1,7233	1,9322	1,0223	1,8637
$\ln H$	2,5904	0,7475	1,0920	2,2547	0,5916
$adjR^2$	0,969	0,874	0,930	0,968	0,692
SE	0,38	0,58	0,52	0,37	0,69

Продолжение таблицы 3.9

Обозначение параметров и статистик	Зависимые переменные				
	$\ln P_s$	$\ln P_f$	$\ln P_b$	$\ln P_a$	$\ln P_r$
<i>Pinus sibirica, P. koraiensis</i> (подрод <i>Haploxylon</i> , или <i>Strobus</i>)					
a_0	-2,4783	-1,8047	-2,3106	-1,4649	-
$\ln D_{cr}$	0,9000	2,0546	1,6648	1,3975	-
$\ln H$	2,0914	0,5083	1,1712	1,6119	-
$adjR^2$	0,949	0,859	0,868	0,948	-
SE	0,44	0,55	0,63	0,41	-
<i>Cryptomeria japonica</i> D.Don.					
a_0	-2,8439	-0,7444	-3,2164	-1,6336	-2,6007
$\ln D_{cr}$	1,1368	1,8165	2,5370	1,3735	1,5098
$\ln H$	2,2423	0,5665	0,9315	1,7941	1,6387
$adjR^2$	0,983	0,876	0,920	0,980	0,971
SE	0,14	0,24	0,28	0,13	0,16
<i>Chamaecyparis</i> Spach.					
a_0	-3,2581	-4,0527	-6,7577	-2,5622	-3,7548
$\ln D_{cr}$	1,0413	1,1013	1,3285	1,1530	1,1709
$\ln H$	2,3133	1,8582	2,7784	2,0825	2,0510
$adjR^2$	0,889	0,612	0,790	0,834	0,765
SE	0,39	0,78	0,66	0,48	0,59
<i>Betula</i> L.					
a_0	-4,6768	-4,0244	-4,9111	-4,1122	-2,9349
$\ln D_{cr}$	0,6819	1,1907	1,4751	0,7927	1,2968
$\ln H$	2,8842	1,2363	1,9784	2,7024	1,8058
$adjR^2$	0,953	0,768	0,867	0,946	0,874
SE	0,39	0,70	0,69	0,41	0,56
<i>Populus</i> L.					
a_0	-4,3265	-4,4415	-5,2304	-3,8630	-
$\ln D_{cr}$	0,9907	1,8652	2,0729	1,1809	-
$\ln H$	2,5802	1,1147	1,8481	2,4095	-

Продолжение таблицы 3.9

Обозначение параметров и статистик	Зависимые переменные				
	$\ln P_s$	$\ln P_f$	$\ln P_b$	$\ln P_a$	$\ln P_r$
$adjR^2$	0,948	0,838	0,874	0,941	-
SE	0,45	0,70	0,81	0,47	-
<i>Quercus L.</i>					
a_0	-4,1207	-3,7951	-4,2865	-3,4330	-2,8982
$\ln D_{cr}$	0,3170	0,7027	0,7983	0,4000	1,6505
$\ln H$	3,0316	1,5141	2,2805	2,8242	1,4486
$adjR^2$	0,947	0,721	0,768	0,931	0,929
SE	0,43	0,69	0,85	0,46	0,47
<i>Tilia L.</i>					
a_0	-4,7784	-3,6694	-3,2104	-3,6263	-3,9469
$\ln D_{cr}$	0,3170	0,7274	0,7080	0,3934	-
$\ln H$	3,1643	1,2844	1,8070	2,7920	2,5759
$adjR^2$	0,888	0,602	0,657	0,864	0,819
SE	0,44	0,66	0,70	0,45	0,72
<i>Fagus sylvatica L.</i>					
a_0	-4,2121	-3,6152	-3,5268	-3,5402	-4,3437
$\ln D_{cr}$	0,7052	1,1374	1,6544	0,8925	1,5998
$\ln H$	2,7809	1,1271	1,5673	2,5367	1,7786
$adjR^2$	0,913	0,757	0,758	0,903	0,927
SE	0,49	0,65	0,83	0,51	0,50
<i>Fraxinus L.</i>					
a_0	-4,3855	-3,0952	-5,3485	-3,6806	-6,4083
$\ln D_{cr}$	0,4382	0,6684	1,2022	0,5975	1,6552
$\ln H$	3,0127	1,2951	2,5408	2,7960	2,4717
$adjR^2$	0,920	0,664	0,858	0,926	0,957
SE	0,53	0,71	0,79	0,49	0,18
<i>Alnus Gaertn.</i>					
a_0	-6,3986	-4,6731	-5,8526	-5,8686	-5,3640

Продолжение таблицы 3.9

Обозначение параметров и статистик	Зависимые переменные				
	$\ln Ps$	$\ln Pf$	$\ln Pb$	$\ln Pa$	$\ln Pr$
$\ln Dcr$	0,4054	0,7020	1,0143	0,4508	-
$\ln H$	3,6215	1,6730	2,4021	3,4646	2,9581
$adjR^2$	0,939	0,643	0,779	0,931	0,896
SE	0,36	0,64	0,66	0,37	0,31
<i>Carpinus betulus</i> L.					
a_0	-5,2171	-6,1235	-5,2472	-4,9883	-5,3228
$\ln Dcr$	0,9211	0,8412	1,3844	0,9476	1,3049
$\ln H$	3,0387	2,1718	2,3776	3,0394	2,2248
$adjR^2$	0,924	0,821	0,809	0,929	0,998
SE	0,44	0,51	0,71	0,40	0,03
<i>Salix</i> L.					
a_0	-3,5389	-0,3151	0,1529	-1,6297	-7,4071
$\ln Dcr$	1,9024	3,2192	4,6239	2,6265	-
$\ln H$	1,6770	-1,4312	-1,8624	0,6272	3,7977
$adjR^2$	0,988	0,954	0,977	0,991	0,899
SE	0,21	0,30	0,31	0,17	0,55
<i>Acer</i> L.					
a_0	-6,9200	-5,0574	-7,8399	-6,4591	-2,0902
$\ln Dcr$	0,5377	1,1782	1,6430	0,7392	-
$\ln H$	3,8255	1,4725	2,9283	3,6174	1,8420
$adjR^2$	0,932	0,740	0,892	0,939	0,964
SE	0,29	0,42	0,42	0,28	0,17
<i>Chosenia arbutifolia</i> (Pall.) A. Scvorts.					
a_0	-7,3317	-4,5567	-4,1352	-7,0189	-
$\ln Dcr$	0,4270	0,4596	0,8807	0,6273	-
$\ln H$	3,8444	1,6766	1,8236	3,6925	-
$adjR^2$	0,923	0,924	0,894	0,897	-
SE	0,38	0,66	0,95	0,43	-

Окончание таблицы 3.9

Обозначение параметров и статистик	Зависимые переменные				
	$\ln P_s$	$\ln P_f$	$\ln P_b$	$\ln P_a$	$\ln P_r$
<i>Robinia pseudoacacia</i> L.					
a_0	-4,8634	-2,8897	-3,7517	-3,4785	-6,1181
$\ln D_{cr}$	0,1554	0,4027	0,5490	0,2502	0,3662
$\ln H$	3,2779	1,3331	2,2382	2,8462	3,0281
$adjR^2$	0,942	0,533	0,687	0,907	0,969
SE	0,42	0,74	0,87	0,48	0,33

Поскольку известно, что характер связи фитомассы с морфометрией деревьев у разных фракций дерева различается (Poorter et al., 2015), нами выполнен анализ вклада диаметра кроны и высоты дерева в объяснение изменчивости различных фракций надземной фитомассы, результаты которого приведены в таблице 3.10 (за исключением фитомассы корней, модели для которой рассчитаны не для всех видов по причине нехватки данных) (Усольцев, Цепордей, 2021в).

Установлено, что вклады высоты дерева и ширины кроны в объяснение изменчивости массы хвои (листвы) разделились поровну (50:50), несколько смещенными в пользу высоты дерева оказались вклады массы ветвей (53:47) и существенно смещенными в пользу высоты дерева – для массы ствола и надземной, соответственно (78:22) и (71:29), что вполне ожидаемо, поскольку масса кроны зависит от ее ширины значительно в большей степени по сравнению с массой ствола. Поскольку в надземной фитомассе доля ствола превалирует, то похожее соотношение выявилось и для надземной фитомассы. (таблица 3.10) (Усольцев, Цепордей, 2021в).

Итак, двухфакторные модели фитомассы деревьев, приведенные в таблице 3.9, могут быть непосредственно использованы при оценке фитомассы деревьев путем их совмещения с значениями высоты дерева и ширины или площади проекции кроны, получаемыми в процессе облёта лесного массива, при условии успешной идентификации древесных видов и сегментации отдельных деревьев в режиме реального времени (Усольцев, Цепордей, 2021в).

Таблица 3.10 – Вклад таксационных показателей деревьев *Dcr* и *H* в объяснение изменчивости структуры фитомассы хвойных и лиственных видов, %

Вид (род)	Фракции надземной фитомассы							
	Стволы		Хвоя (листва)		Ветви		Надземная	
	<i>Dcr</i>	<i>H</i>	<i>Dcr</i>	<i>H</i>	<i>Dcr</i>	<i>H</i>	<i>Dcr</i>	<i>H</i>
Хвойные								
<i>Pinus</i>	29,2	70,8	69,3	30,7	66,5	33,5	37,9	62,1
<i>Picea</i>	12,3	87,7	38,2	61,8	43,6	56,4	19,0	81,0
<i>Abies</i>	22,1	77,9	46,9	53,1	55,3	44,7	30,5	69,5
<i>Larix</i>	24,3	75,7	69,9	30,1	64,1	35,9	31,4	68,6
<i>Pinus sibirica</i> , <i>P. koraiensis</i>	25,6	74,4	75,6	24,4	52,2	47,8	39,9	60,1
<i>Cryptomeria japonica</i>	26,7	73,3	69,6	30,2	66,2	33,8	35,5	64,5
<i>Chamaecyparis</i>	36,3	63,7	42,8	57,2	39,9	60,1	41,2	58,8
Лиственные								
<i>Betula</i>	24,7	75,3	57,3	42,7	50,9	49,1	29,0	71,0
<i>Populus</i>	29,5	70,5	64,3	35,7	55,1	44,9	34,5	65,5
<i>Quercus</i>	9,7	90,3	32,7	67,3	28,4	71,6	12,9	87,1
<i>Tilia</i>	15,7	84,3	52,1	47,9	42,5	57,5	21,3	78,7
<i>Fagus sylvatica</i>	22,1	77,9	56,1	43,9	54,1	45,9	28,2	71,8
<i>Fraxinus</i>	13,4	86,6	35,2	64,8	33,5	66,5	18,4	81,6
<i>Alnus</i>	14,8	85,2	39,4	60,6	39,5	60,5	16,8	83,2
<i>Carpinus betulus</i>	26,7	73,3	33,8	66,2	41,2	58,8	29,1	70,9
<i>Salix</i>	60,2	39,8	75,0	25,0	76,8	23,2	84,8	15,2
<i>Acer</i>	17,2	82,8	54,2	45,8	45,4	54,6	23,2	76,8
<i>Chosenia arbutifolia</i>	9,2	90,8	13,7	86,3	21,9	78,1	13,4	86,6
<i>Robinia pseudoacacia</i>	4,5	95,5	23,2	76,8	19,7	80,3	8,1	91,9
Средние	22,3	77,7	50,0	50,0	47,2	52,8	29,2	70,8
	± 12,3	± 12,3	± 18,1	± 18,1	± 15,3	± 15,3	± 16,6	± 16,6

При практическом использовании комплекта разработанных моделей важно знать, насколько различается структура фитомассы различных родов при равенстве их морфологических показателей. Для этого мы рассчитали средние для всех видов значения ширины кроны и высоты дерева, которые составили соответственно $3,4 \pm 1,0$ м и $13,5 \pm 2,9$ м, и по ним протабулировали все модели таблицы 3.9. Затем расчетные значения фитомассы, приведенные к единой морфоструктуре деревьев, для каждой фракции фитомассы были ранжированы в убывающей последовательности (рисунок 3.3) (Усольцев, Цепордей, 2021в).

Мы видим, что по показателям массы ствола и надземной у равновеликих деревьев ряд распределения начинается криптомерией (соответственно 80 и 110 кг) и заканчивается ивой (соответственно 20 и 25 кг), и 4-кратные различия между крайними родами, скорее всего, объясняются разной полндревесностью стволов и плотностью древесины. Эти же два рода начинают и заканчивают ряд распределения по массе листвы (хвои), и в данном случае различие намного больше, примерно 10-кратное, что объясняется различиями родов как по насыщенности пространства кроны ассимилирующим аппаратом, так и по протяженности крон. Ряд распределения по массе ассимилирующих органов четко делится на две части: у вечнозеленых хвоя монотонно снижается с 19 кг у криптомерии до 8 кг у сосны, после чего масса листвы у листопадных (в том числе лиственницы) резко снижается и варьирует в диапазоне от 2 кг у ясеня до 1 кг у ивы. Масса ветвей монотонно снижается от 18 кг у пихты до 4 кг у ивы и масса корней соответственно от 32 кг у криптомерии до 10 кг у ясеня (Усольцев, Цепордей, 2021в).

Таким образом, в связи с возросшим объемом исходных данных для моделирования фитомассы деревьев разработаны обновленные аллометрические модели для 19 лесообразующих видов (родов) Евразии, предназначенные для оценки фитомассы деревьев и древостоев с использованием технологии бортового лазерного зондирования. Все регрессионные коэффициенты предложенных моделей достоверны на уровнях от $p < 0,05$ до $p < 0,001$. Соотношение вкладов ширины кроны и высоты дерева в объяснение изменчивости фитомассы составило для хвои (листвы) (50:50), для ветвей (47:53) и для ствола и надземной соответственно

(22:78) и (29:71). При условии равенства линейных размеров деревьев наибольшей фитомассой ствола и надземной обладает криптомерия и наименьшей – ива. У вечнозеленых при прочих равных условиях наибольшей массой хвои обладает криптомерия и наименьшей – сосна, а из листопадных масса листы варьирует от 2 до 1 кг соответственно у ясеня и ивы (Усольцев, Цепордей, 2021в).

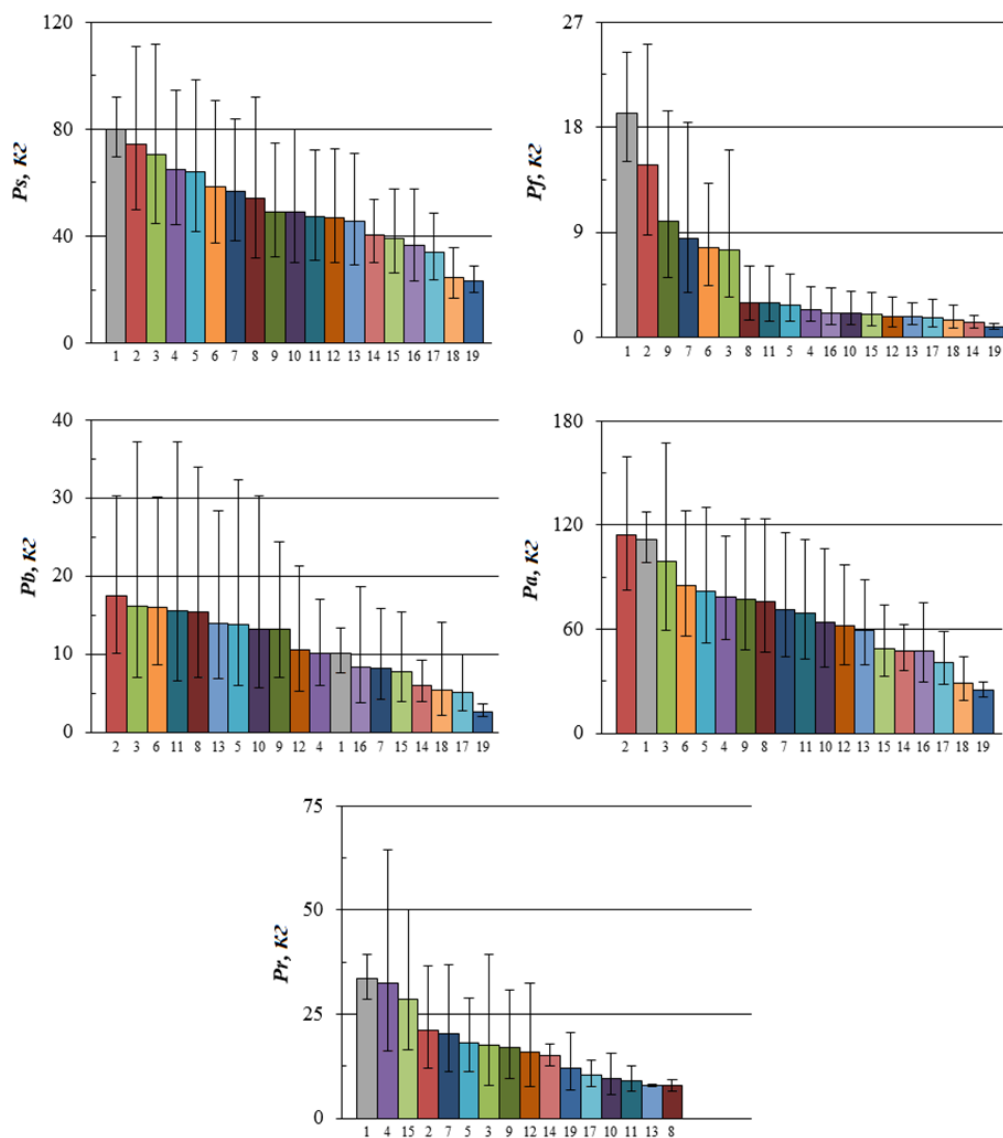


Рисунок 3.3 – Фитомасса деревьев 19 лесообразующих родов Евразии, имеющих ширину кроны 3,4 м и высоту ствола 13,5 м, в убывающей последовательности

Обозначения компонентов фитомассы см. «Примечания» к табл. 2.

Обозначения видов (родов) по оси абсцисс: 1 – *Cryptomeria japonica* D.Don.; 2 – *Abies* Mill.; 3 – *Pinus* L.; 4 – *Larix* Mill.; 5 – *Quercus* L.; 6 – *Pinus sibirica*, *P. koraiensis* (subgenus *Haploxylon*, or *Strobilus*); 7 – *Chamaecyparis* Spach.; 8 – *Fraxinus* L.; 9 – *Picea* L.; 10 – *Fagus sylvatica* L.; 11 – *Robinia pseudoacacia* L.; 12 – *Tilia* L.; 13 – *Carpinus betulus* L.; 14 – *Acer* L.; 15 – *Betula* L.; 16 – *Populus* L.; 17 – *Alnus* Gaertn.; 18 – *Chosenia arbutifolia* (Pall.) A. Scvorts.; 19 – *Salix* L.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ ПО ГЛАВЕ 3

Таким образом, расчет, выполненный по данным 11 056 модельных деревьев 19 лесообразующих видов Евразии, показал, что изменчивость фитомассы стволов и надземной объясняется величиной диаметра ствола в аллометрической модели в значительно большей степени (97%) по сравнению с изменчивостью фитомассы кроны (83-88%). Из фракций фитомассы кроны фитомасса ветвей более надежно прогнозируется величиной диаметра ствола (88%) по сравнению с фитомассой листвы или хвои (83%).

При обсуждении всеобщих аллометрических моделей, описывающих зависимость надземной фитомассы от диаметра ствола, основное внимание исследователи сосредотачивают на величине углового коэффициента регрессии, теоретическое значение которого, по Г. Весту (West et al., 1999), равно 2,67. Эмпирическое значение названного коэффициента, вычисленное по мировой сводке 279 моделей, составило 2,37 (Zianis, Mencuccini, 2004), что существенно меньше теоретического. Тот же коэффициент, вычисленный по материалам 1 260 модельных деревьев сосны обыкновенной, полученных в лесах Северной Евразии, оказался равным 2,34 (Усольцев и др., 2012б), что близко к результату Д. Цианиса и М. Менкуччини (2,37). Наш расчет, выполненный по данным 11 056 модельных деревьев 19 лесообразующих видов Евразии, показал то же значение, что и для сосны Северной Евразии, т. е. 2,34. В этой связи можно предположить, что значение углового коэффициента аллометрической модели надземной фитомассы, равное 2,34, является характерным значением для совокупности лесообразующих видов Евразии.

Ранжирование видов по показателю фитомассы равновеликих деревьев выявило существенные различия между крайними видами, которые для фитомассы ствола, скорее всего, объясняются разными высотами при одном и том же диаметре ствола и разной плотностью древесины. Различия по массе хвои и листвы характерны, прежде всего, для хвойных и лиственных видов и объясняются как разной насыщенностью пространства кроны ассимилирующим аппаратом, так и

разной протяженностью крон.

Включив в аллометрическую модель фитомассы дерева две независимые переменные – диаметр ствола и высоту дерева – мы получили повышение объяснительной способности двухфакторной модели по отношению к однофакторной, включающей только диаметр ствола, по фитомассе ствола на 2,2%, по фитомассе хвои и листвы на 2,6%, по фитомассе ветвей на 3,2%, по фитомассе корней на 2,7%, по надземной на 1,5%, и в среднем по всем фракциям – на 2,7%. Наименьшее различие (1,5%) по надземной фитомассе объясняется разнонаправленностью вклада высоты дерева в объяснение изменчивости фитомассы крон и стволов: в надземной фитомассе эти два противоположных влияния частично компенсируются. Оценка вкладов диаметра ствола и высоты дерева в объяснение изменчивости фитомассы деревьев показала, что они составляют соответственно 69% и 31%. Поэтому игнорирование этого 31%-ного вклада в объясненную изменчивость может привести к существенным смещениям оценок фитомассы деревьев и древостоев.

Результаты ранжирования древесных видов по величине различных фракций фитомассы деревьев, равновеликих по диаметру и высоте дерева, показали существенные различия в распределении видов по фитомассе деревьев, равновеликих только по диаметру ствола, вследствие учтенного влияния высоты дерева на величину фитомассы.

Связь фитомассы кроны с длиной кроны у равновеликих деревьев положительная, а связь фитомассы ствола с длиной кроны отрицательная. Эти две противоположные зависимости приводят к тому, что в надземной фитомассе они взаимно компенсируются, и связь надземной фитомассы деревьев с длиной кроны в большинстве случаев становится статистически не значимой. Это является еще одним подтверждением необходимости оценивать надземную фитомассу деревьев не одним общим уравнением, а отдельными для каждой фракции моделями. Установлено, что длина кроны объясняет 22% изменчивости фитомассы листвы (хвои), 17% – ветвей, 4,3% – ствола и 4,4% надземной фитомассы. В среднем по всем фракциям фитомассы вклад длины кроны в объяснение ее изменчивости со-

ставляет 12%, а на диаметр ствола и высоту дерева приходится остальные 88%.

Установлено, что вклады высоты дерева и ширины кроны в объяснение изменчивости массы хвои (листвы) разделились поровну (50:50), несколько смещенными в пользу высоты дерева оказались вклады массы ветвей (47:53) и существенно смещенными в пользу высоты дерева – для массы ствола и надземной, соответственно (22:78) и (29:71), что вполне ожидаемо, поскольку масса кроны зависит от ее ширины значительно в меньшей степени по сравнению с массой ствола. Поскольку в надземной фитомассе доля ствола превалирует, то похожее соотношение выявилось и для надземной фитомассы. Выполненное ранжирование видов по величине фитомассы деревьев, имеющих фиксированные значения высоты дерева и ширины кроны, существенно отличается от ранжирований, выполненных по величине фитомассы деревьев равновеликих по диаметру ствола и высоте дерева.

Предложенные аллометрические модели, описывающие связь фитомассы разных фракций дерева с диаметром ствола, высотой дерева, длиной и шириной кроны, могут быть полезны при расчетах углерод депонирующей способности лесных экосистем Евразии.

ГЛАВА 4. АЛЛОМЕТРИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ НАДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ ДЕРЕВЬЕВ ДЛЯ НАЗЕМНОЙ ТАКСАЦИИ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ РОДОВ ЕВРАЗИИ, ЧУВСТВИТЕЛЬНЫЕ К ИЗМЕНЕНИЮ ТЕМПЕРАТУР И ОСАДКОВ, В КОНТЕКСТЕ ЗАКОНА ЛИМИТИРУЮЩЕГО ФАКТОРА ЛИБИХА-ШЕЛФОРДА

4.1 Закономерности изменения фитомассы деревьев лесобразующих видов (родов) в территориально распределенных градиентах температур и осадков и проверка их соответствия действию закона лимитирующего фактора на трансконтинентальном уровне

Как отмечалось в главе 1, изменчивость фитомассы стволов деревьев объясняется не только их линейными размерами, но и базисной плотностью (DW , кг/м³), представляющей отношение фитомассы в сухом состоянии к объёму ствола. Поскольку не все исследователи включали объем ствола в число определяемых показателей, количество исходных данных с известной базисной плотностью оказалось существенно меньше, чем без нее (см. таблицу 2.1). В частности, для двухвойных сосен это снижение составило 30%, для елей 42%, для берез 44%. Соответственно статистики исходных данных этой уменьшенной базы данных будут другими, что и показывает таблица 4.1 (Усольцев, Цепордей, 2021г). Вследствие малого числа исходных данных о фитомассе корней, а также больших неопределенностей в отношении методов их получения, их анализ в виде относительных показателей выделен в отдельную главу 8.

Таблица 4.1 – Статистики показателей 4 747 модельных деревьев, включенных в расчет моделей фитомассы, чувствительных к изменению климата

Обозначение статистик	Анализируемые показатели						
	D	H	DW	Pf	Pb	Ps	Pa
Подрод <i>Pinus</i> L. (двухвойные сосны)							
Mean	13,9	12,9	399,4	4,4	11,6	88,6	104,7
Min	0,3	1,3	214,1	0,002	0,001	0,02	0,04

Продолжение таблицы 4.1

Обозначение статистик	Анализируемые показатели						
	<i>D</i>	<i>H</i>	<i>DW</i>	<i>Pf</i>	<i>Pb</i>	<i>Ps</i>	<i>Pa</i>
Max	65,6	32,6	925,2	60,3	256,4	1781	2044,9
SD	10,2	7,1	91,9	6,4	24,6	144,8	171,6
CV, %	73,6	55,3	23,0	145,1	211,3	163,4	163,9
n	1482	1480	1482	1482	1482	1482	1482
Подрод <i>Harpoxylon</i> (пятихвойные сосны)							
Mean	11,2	7,2	383,3	4,1	8,4	44,0	57,0
Min	1,0	0,2	202,5	0,001	0,0001	0,001	0,003
Max	53,6	26,8	643,7	47,7	135,5	724,5	904,2
SD	9,8	7,0	68,2	8,3	20,6	114,0	141,6
CV, %	88,0	97,6	17,8	201,0	245,9	258,9	248,3
n	108	135	80	135	135	135	135
Род <i>Picea</i> L.							
Mean	14,0	12,6	407,4	10,6	16,4	123,6	150,2
Min	0,6	1,0	240,5	0,07	0,08	0,15	0,4
Max	69,8	44,2	990	222,0	359,9	2892	3370,5
SD	11,7	9,2	91,9	17,6	33,4	287,0	332,5
CV, %	83,6	72,7	22,6	165,7	203,7	232,3	221,4
n	786	790	790	789	789	790	789
Род <i>Abies</i> Mill.							
Mean	17,7	14,6	420,7	17,2	24,6	169,0	210,8
Min	0,8	1,7	276,6	0,20	0,18	0,30	0,68
Max	65,5	32,7	980	106,4	285,1	2133	2468,4
SD	12,3	8,1	101,4	20,5	39,8	268,0	323,3
CV, %	69,5	55,4	24,1	118,9	161,8	158,6	153,4
n	369	372	279	350	350	372	350
Род <i>Larix</i> Mill.							
Mean	14,7	11,6	497,2	5,0	18,0	132,9	156,0
Min	0,3	1,4	196,2	0,004	0,004	0,01	0,02

Окончание таблицы 4.1

Обозначение статистик	Анализируемые показатели						
	<i>D</i>	<i>H</i>	<i>DW</i>	<i>Pf</i>	<i>Pb</i>	<i>Ps</i>	<i>Pa</i>
Max	72,9	34,0	787,4	76,6	448,3	3386	3877,3
SD	10,9	6,1	86,7	10,2	45,8	324,3	376,3
CV, %	73,9	52,2	17,4	202,8	253,7	244,0	241,2
n	528	419	442	528	528	528	528
Род <i>Betula</i> L.							
Mean	14,0	14,1	502,1	3,0	17,7	87,5	108,3
Min	0,5	0,7	77,1	0,008	0,009	0,05	0,08
Max	48,0	34,5	901,4	33,3	230,2	800,0	950,2
SD	8,2	5,9	64,5	3,8	31,2	114,8	146,3
CV, %	58,3	41,5	12,8	126,6	176,0	131,1	135,1
n	951	879	952	953	953	953	953
Род <i>Populus</i> L.							
Mean	14,8	15,1	431,6	3,3	22,7	100,8	126,8
Min	0,6	2,1	199,9	0,001	0,001	0,1	0,16
Max	45,7	28,8	800	38,6	354,4	955	1091,1
SD	9,5	6,1	53,8	5,0	44,4	140,0	183,5
CV, %	64,1	40,6	12,5	150,9	195,4	139,0	144,7
n	510	465	439	510	510	441	439

Имеющиеся данные географических координат пробных площадей нанесены на карты средней январской температуры (https://store.mapsofworld.com/image/cache/data/map_2014/currents-and-temperature-jan-enlarge-900x700.jpg) и среднегодовых осадков (<http://www.mapmost.com/world-precipitation-map/free-world-precipitation-map/>) (World Weather Maps, 2007) (рисунки 4.1 и 4.2) и одновременно совмещены с таксационными и биопродукционными показателями деревьев в одной общей матрице, которая была включена затем в процедуру регрессионного анализа.

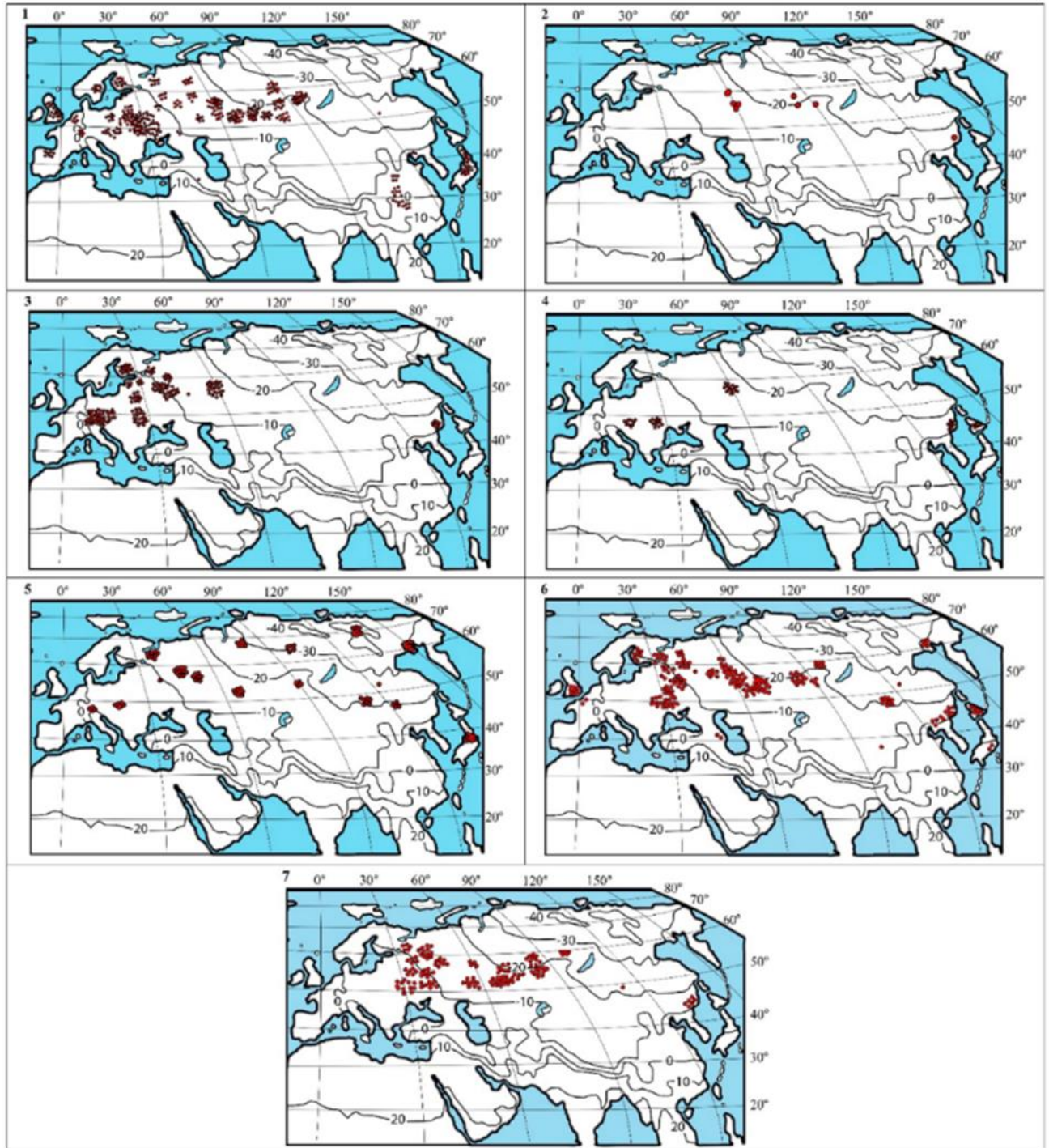


Рисунок 4.1 – Распределение пробных площадей, на которых взяты модельные деревья, на схемах изолиний средней температуры января, °С

(World Weather Maps, 2007)

Обозначения здесь и далее: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7 – соответственно *Pinus* L., *Haploxylon* (Koehne), *Picea* L., *Abies* Mill., *Larix* Mill., *Betula* L., *Populus* L.

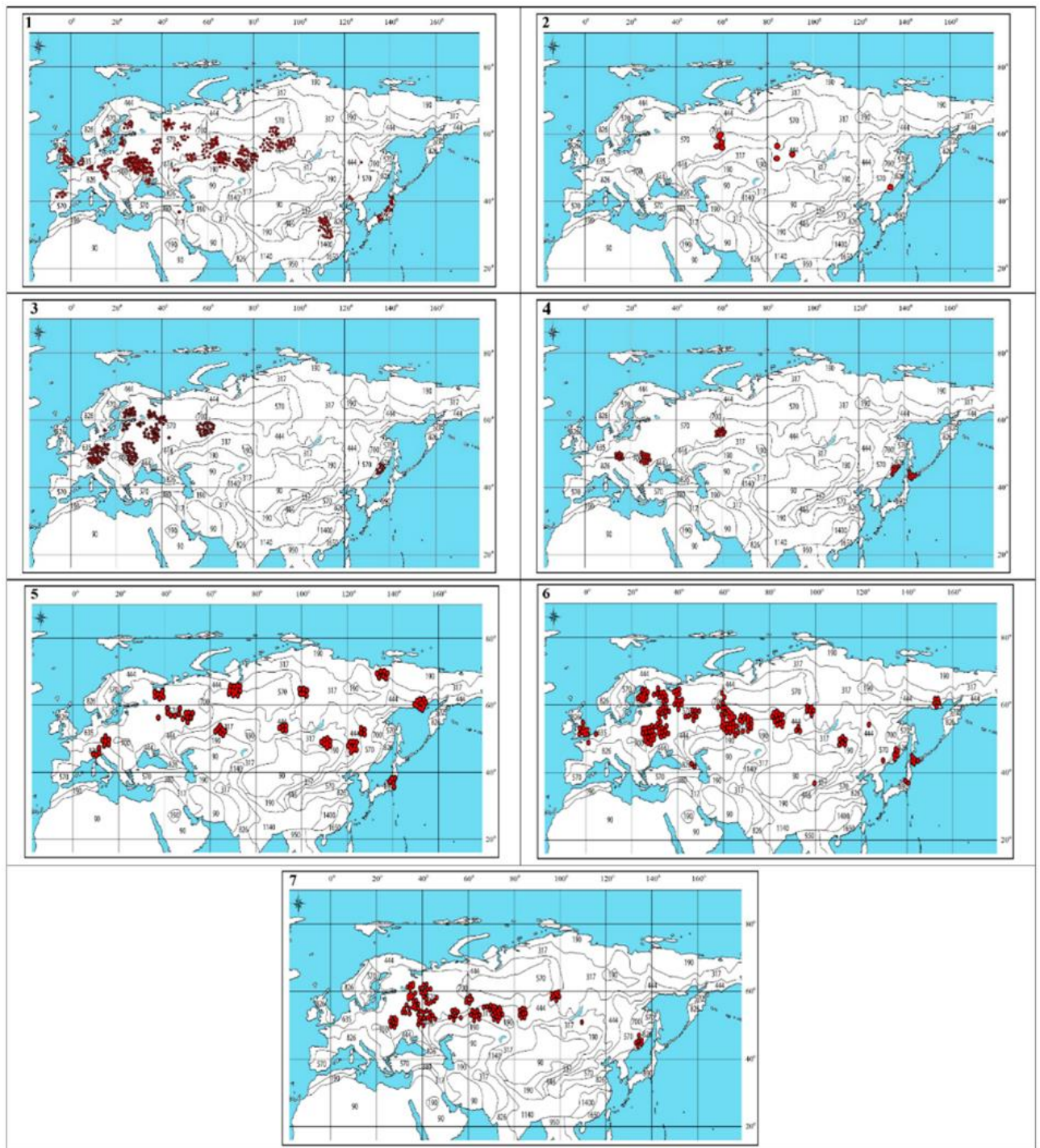


Рисунок 4.2 – Распределение пробных площадей, на которых взяты модельные деревья, на схемах изолиний среднегодовых осадков, мм (World Weather Maps, 2007)

Таким образом, наша модель фитомассы, чувствительная к изменению климата, включает в качестве независимых переменных не только дендрометрические показатели деревьев (см. модель (3.2) в главе 3), но также базисную плотность для массы стволов и надземной (за исключением пятихвойных сосен, пихты и осины) и климатические переменные (Усольцев, Цепордей, 2021г):

$$\ln P_i = a_0 + b_1 (\ln D) + b_2 (\ln H) + b_3 (\ln D)(\ln H) + b_4 \ln (DW) + b_5 [\ln(T+50)] + b_6 (\ln PR) + b_7 [\ln(T+50)] \cdot (\ln PR). \quad (4.1)$$

Результаты расчета моделей (4.1) показаны в таблице 4.2. Все регрессионные коэффициенты моделей, представленных в таблице 4.2, значимы на уровнях от $P < 0,05$ до $P < 0,001$, за исключением помеченных знаком (*).

Для выявления степени устойчивости регрессионной модели необходимо знание вклада ее независимых переменных в объяснение изменчивости зависимой переменной, в данном случае, фитомассы дерева. Процедура регрессионного анализа дает возможность оценить вклад каждой независимой переменной модели (4.1) в объяснение изменчивости анализируемой (искомой) переменной (Лиёпа, 1980). Результаты оценки названных вкладов показаны в таблице 4.3. Вклады климатических и структурных переменных в объяснение изменчивости фитомассы деревьев в модели (4.1) составили соответственно 17% и 83%.

В разделе 2.2 было показано (модель 2.1), что смена одного лимитирующего фактора (избытка тепла) другим лимитирующим фактором (дефицита тепла) в модели количественно фиксируется переменной $T \times PR$ (Глебов, Литвиненко, 1976), отражающей совместный эффект температуры и осадков, причем эта комбинированная переменная должна иметь положительное значение, в противном случае закон лимитирующего фактора не проявляется.

В результате расчета моделей (4.1) названная комбинированная переменная, представленная здесь как $[\ln(T+50)] \times (\ln PR)$, для всех древесных видов по всем фракциям фитомассы оказалась с положительным знаком, за исключением модели для фитомассы ветвей у пятихвойных сосен, где названная переменная оказалась с отрицательным знаком. Это может быть связано с тем, что пятихвойные сосны представлены не на всей территории Евразии, а только в ее северо-восточной части, в узком диапазоне температур и осадков. Другая причина может состоять в ранее отмеченном низком качественном уровне исходных данных, когда остаточная дисперсия, отражающая воздействие температур и осадков, подавляется дисперсией, обусловленной разными методическими подходами и ошибками в расчетах.

Таблица 4.2 – Результаты расчета моделей (4.1)

$\ln(P_i)$	a_0	$\ln D$	$\ln H$	$(\ln D) \times (\ln H)$	$\ln(DW)$	$\ln(T+50)$	$\ln PR$	$[\ln(T+50)] \times (\ln PR)$	$adjR^2$	SE
Подрод <i>Pinus</i> L. (двухвойные сосны)										
$\ln(Pf)$	21,5883	2,5979	-1,9616	0,1568	-	-6,5768	-3,9158	1,1044	0,890	0,566
$\ln(Pb)$	33,0591	2,6945	-1,7371	0,2344	-	-10,2961	-5,9280	1,7103	0,943	0,511
$\ln(Ps)$	-1,5780	1,4144	0,5407	0,1757	0,7543	-1,5732	-1,0750	0,3026	0,995	0,158
$\ln(Pa)$	1,5852	1,6469	-0,1259	0,2151	0,5356	-1,8920	-1,2091	0,3561	0,990	0,202
Подрод <i>Harpoloxylon</i> (пятихвойные сосны)										
$\ln(Pf)$	29,7767	2,0722	-1,7264	0,3126	-	-8,1438 ^(*)	-6,1312 ^(*)	1,6140 ^(*)	0,900	0,475
$\ln(Pb)$	-120,1082	2,1580	-1,2249	0,2799	-	34,7655 ^(*)	16,2603 ^(*)	-4,8220 ^(*)	0,927	0,477
$\ln(Ps)$	152,1524	1,0207	0,7257	0,2240	-	-42,4619	-24,8583	6,8312	0,987	0,234
$\ln(Pa)$	71,4142	1,3592	-0,2145	0,3070	-	-18,9012	-12,6057	3,3089	0,979	0,279
Род <i>Picea</i> L.										
$\ln(Pf)$	6,7035	1,8214	-1,3869	0,2209	-	-1,4559 ^(*)	-1,3408 ^(*)	0,2707 ^(*)	0,874	0,515
$\ln(Pb)$	37,5216	1,8242	-1,3708	0,2843	-	-10,6471	-5,6225	1,5485	0,878	0,576
$\ln(Ps)$	14,5378	1,0378	0,4828	0,2526	0,9306	-5,7765	-3,6421	0,9496	0,995	0,166
$\ln(Pa)$	42,3950	1,1121	-0,4295	0,3529	-	-11,4190	-6,7934	1,8182	0,984	0,250
Род <i>Abies</i> Mill.										
$\ln(Pf)$	49,1729	1,9764	-1,7602	0,2569	-	-10,3492 ^(*)	-8,6455 ^(*)	1,8643 ^(*)	0,905	0,476
$\ln(Pb)$	1,9865	1,9908	-1,6590	0,3205	-	-0,3357 ^(*)	-0,6549 ^(*)	0,0998 ^(*)	0,930	0,478

Продолжение таблицы 4.2

$\ln(P_i)$	a_0	$\ln D$	$\ln H$	$(\ln D) \times (\ln H)$	$\ln(DW)$	$\ln(T+50)$	$\ln PR$	$[\ln(T+50)] \times (\ln PR)$	$adjR^2$	SE
$\ln(P_s)$	35,8603	0,9414	0,2732	0,3179	-	-9,9255	-6,0022	1,5902	0,990	0,221
$\ln(P_a)$	48,3600	1,1420	-0,4601	0,3548	-	-12,0783	-7,9335	1,9829	0,983	0,258
Род <i>Larix</i> Mill.										
$\ln(P_f)$	4,5299	2,0094	-1,4010	0,1753	-	-1,7021	-1,3807	0,3560	0,833	0,596
$\ln(P_b)$	5,2926	2,1669	-1,5664	0,2551	-	-1,9663	-1,3064	0,3756	0,889	0,559
$\ln(P_s)$	-6,4489	1,3702	0,6785	0,1647	0,9309	-0,3931	-0,3475	0,0747	0,994	0,139
$\ln(P_a)$	-3,0650	1,4878	0,2050	0,1898	0,7235	-0,7639	-0,5839	0,1468	0,992	0,153
Род <i>Betula</i> L.										
$\ln(P_f)$	28,7262	1,2510	-0,4746	0,2452	-	-7,7748	-5,3644	1,3163	0,847	0,580
$\ln(P_b)$	95,4290	1,3795	-0,6457	0,4143	-	-27,4814	-15,7630	4,4051	0,925	0,522
$\ln(P_s)$	13,7349	1,0951	1,0352	0,1816	0,5733	-5,7621	-3,3096	0,9383	0,994	0,141
$\ln(P_a)$	21,4126	1,0065	0,7590	0,2500	0,5117	-7,6780	-4,3674	1,2279	0,990	0,177
Род <i>Populus</i> L.										
$\ln(P_f)$	129,037	2,6758	-1,68686	0,0650 ^(*)	-	-37,6454	-21,5549	6,1677	0,911	0,470
$\ln(P_b)$	94,4010	3,1573	-1,9817	0,1441	-	-27,2113	-15,8639	4,4736	0,958	0,407
$\ln(P_s)$	0,3002	1,2459	0,5717	0,2217	-	-0,5986 ^(*)	-0,6550 ^(*)	0,1482 ^(*)	0,994	0,140
$\ln(P_a)$	19,5835	1,5523	0,0768 ^(*)	0,2131	-	-5,8491	-3,6930	1,0100	0,993	0,158

Примечание: ^(*) Регрессионные коэффициенты, не значимые на уровне $P < 0,05$.

Таблица 4.3 – Вклад независимых переменных модели (4.1) в объяснение изменчивости зависимых переменных, %

Зависимая переменная	Независимые переменные уравнений (4.1)								
	lnD (I)	lnH (II)	(lnD)× (lnH) (III)	ln(DW) (IV)	I+II+III+IV	ln(T+50) (V)	lnPR (VI)	[ln(T+50)]× (lnPR) (VII)	(V)+(VI)+ (VII)
Подрод <i>Pinus</i> L. (двухвойные сосны)									
<i>Ps</i>	45,6	14,7	17,3	17,2	94,8	1,6	1,8	1,8	5,2
<i>Pb</i>	46,1	24,9	12,1	-	83,1	5,6	5,6	5,7	16,9
<i>Pf</i>	48,6	39,7	8,8	-	88,1	3,9	4,0	4,0	11,9
<i>Pa</i>	55,4	3,6	22,0	12,7	93,7	2,0	2,1	2,2	6,3
$X \pm \sigma^{(*)}$	-	-	-	-	$89,9 \pm 5,4$	-	-	-	$10,1 \pm 5,4$
Подрод <i>Harphoxylon</i> (пятихвойные сосны)									
<i>Ps</i>	27,4	14,6	17,8	-	59,8	12,8	14,0	13,4	40,2
<i>Pb</i>	43,1	18,2	16,4	-	77,7	8,1	7,1	7,1	22,3
<i>Pf</i>	44,9	28,0	19,8	-	92,7	1,9	2,9	2,5	7,3
<i>Pa</i>	43,0	4,9	28,6	-	76,5	7,0	8,7	7,8	23,5
$X \pm \sigma$	-	-	-	-	$76,7 \pm 13,4$	-	-	-	$23,3 \pm 13,4$
Род <i>Picea</i> L.									
<i>Ps</i>	29,7	11,3	28,7	20,9	90,6	3,0	3,2	3,2	9,4
<i>Pb</i>	40,3	23,6	25,4	-	89,3	3,8	3,4	3,5	10,7
<i>Pf</i>	47,1	27,8	22,8	-	97,7	0,7	0,9	0,7	2,3
<i>Pa</i>	33,2	9,6	41,2	-	84,0	5,3	5,3	5,4	16,0
$X \pm \sigma$	-	-	-	-	$90,4 \pm 5,6$	-	-	-	$9,6 \pm 5,6$
Род <i>Abies</i> Mill.									
<i>Ps</i>	33,5	7,9	43,5	-	84,9	4,9	5,1	5,1	15,1
<i>Pb</i>	43,0	29,1	27,2	-	99,3	0,1	0,4	0,2	0,7
<i>Pf</i>	39,9	28,9	20,3	-	89,1	3,1	4,3	3,5	10,9
<i>Pa</i>	32,8	10,8	40,2	-	83,8	5,1	5,7	5,4	16,2
$X \pm \sigma$	-	-	-	-	$89,3 \pm 7,1$	-	-	-	$10,7 \pm 7,1$
Род <i>Larix</i> Mill.									
<i>Ps</i>	44,2	14,8	16,4	15,1	90,5	2,6	3,9	3,0	9,5
<i>Pb</i>	39,9	20,1	14,1	-	74,1	8,1	8,7	9,1	25,9

Продолжение таблицы 4.3

Зависимая переменная	Независимые переменные уравнений (4.1)								
	lnD (I)	lnH (II)	(lnD)×(lnH) (III)	ln(DW) (IV)	I+II+III+IV	ln(T+50) (V)	lnPR (VI)	[ln(T+50)]×(lnPR) (VII)	(V)+(VI)+(VII)
<i>Pf</i>	41,4	20,1	10,8	-	72,3	7,9	10,3	9,5	27,7
<i>Pa</i>	47,6	4,5	18,8	11,6	82,5	5,1	6,5	5,9	17,5
$X \pm \sigma$	-	-	-	-	79,9 ± 8,4	-	-	-	20,2 ± 8,4
Род <i>Betula</i> L.									
<i>Ps</i>	30,2	32,6	14,2	8,9	85,9	4,7	4,7	4,7	14,1
<i>Pb</i>	25,4	11,1	22,5	-	59,0	13,5	13,9	13,6	41,0
<i>Pf</i>	40,6	14,4	23,4	-	78,4	6,5	8,1	7,0	21,6
<i>Pa</i>	28,5	24,5	20,0	8,1	81,1	6,3	6,3	6,3	18,9
$X \pm \sigma$	-	-	-	-	76,1 ± 11,8	-	-	-	23,9 ± 11,8
Род <i>Populus</i> L.									
<i>Ps</i>	47,3	22,7	27,7	-	97,7	0,5	0,9	0,9	2,3
<i>Pb</i>	42,5	27,5	6,3	-	76,3	8,2	7,7	7,8	23,7
<i>Pf</i>	38,8	24,7	3,1	-	66,6	11,4	10,9	11,1	33,4
<i>Pa</i>	56,6	2,9	25,6	-	85,1	4,8	5,2	4,9	14,9
$X \pm \sigma$	-	-	-	-	83,1 ± 15,6	-	-	-	18,6 ± 13,2
В среднем по семи видам (родам)									
$X \pm \sigma$	-	-	-	-	83,4 ± 10,6	-	-	-	16,6 ± 10,5

Примечание: (*) $X \pm \sigma$ – среднее значение ± стандартное отклонение.

Возраст дерева, хотя и является важной независимой переменной при объяснении изменчивости фитомассы деревьев (Qiu et al., 2018), особенно хвои (листвы) и ветвей (Усольцев, 1972; Xiang, 2021), в данном случае оказался статистически не значимым на уровне $P < 0,05$ вследствие его корреляции с высотой дерева. Кроме того, он представляет трудно измеряемый показатель при массовой таксации фитомассы по сравнению с диаметром ствола и высотой дерева. Модели фитомассы (таблица 4.2) действительны в пределах диапазонов фактических показателей диаметра ствола, высоты дерева и базисной плотности (таблица 4.1). Переменная $\ln(pbas)$ для фитомассы стволов и надземной пятихвойных сосен,

пихты и осины оказалась статистически не значимой (таблица 4.2). Базисная плотность в качестве независимой переменной при оценке надземной фитомассы в основном оказалась значимой у тех же древесных видов, у которых она значима при оценке фитомассы ствола, поскольку в надземной фитомассе доля ствола является преобладающей (Усольцев, Цепордей, 2021г).

Геометрическая интерпретация моделей (4.1) представлена в виде трехмерных зависимостей фитомассы деревьев от температур и осадков (рисунок 4.3). Они получены путем подстановки в (4.1) средних значений D , H и DW , равных соответственно 14,7 см, 13,2 м и 451,5 кг/м³ (Усольцев, Цепордей, 2021г).

На рисунке 4.3 видно, что зависимость всех фракций надземной фитомассы равновеликих деревьев от температур и осадков описывается у всех древесных видов трехмерными поверхностями пропеллеро-образной формы. В холодных регионах при повышении осадков фитомасса снижается, но по мере перехода к теплым регионам она характеризуется противоположным трендом, т. е. закономерность меняет знак. При повышении температуры во влажных регионах фитомасса увеличивается, но по мере перехода в сухие условия начинает снижаться и на предельном значении климатического фактора меняет знак (Усольцев, Цепордей, 2021г).

Это означает, что в трансконтинентальных климатических градиентах действие лимитирующего фактора проявляется при моделировании фитомассы деревьев (за исключением фитомассы ветвей у пятихвойных сосен) у всех древесных видов: в холодных условиях ($T = -30^{\circ}\text{C}$) лимитирующим фактором является избыток осадков, а в обеспеченных теплом условиях ($T = 10^{\circ}\text{C}$) лимитирующим фактором становится дефицит осадков; во влажных условиях ($PR = 900$ мм) лимитирующим фактором является избыток влаги, а в сухих ($PR = 300$ мм) – ее дефицит. Таким образом, мы наблюдаем не простую смену одного лимитирующего фактора другим, как это происходит при однофакторном анализе (Kira, Shidei, 1967; Фонти, 2020), а смену знака воздействия на продуктивность деревьев при рассмотрении одновременного действия температур и осадков, а именно, смену положительного воздействия на отрицательное и наоборот.

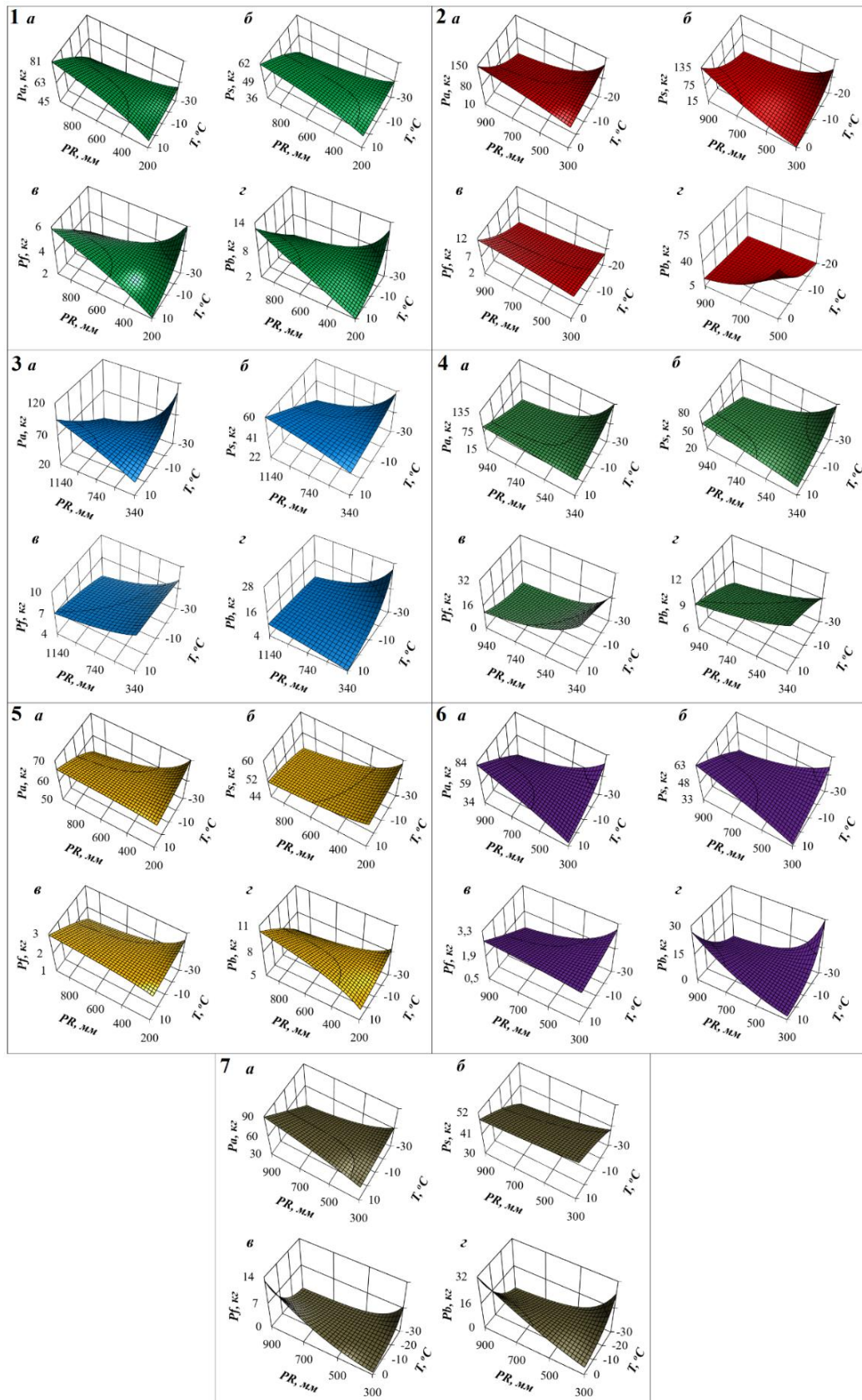


Рисунок 4.3 – Расчетные согласно модели (4.1) изменения фракций надземной фитомассы в связи с средней температурой января (T) и среднегодовыми осадками (PR). Здесь и далее: обозначения фракций фитомассы те же, что в таблице 4.1. Обозначения видов (родов): 1 – двухвойные сосны; 2 – пятихвойные сосны; 3 - *Picea* L.; 4 - *Abies* Mill.; 5 - *Larix* Mill.; 6 - *Betula* L.; 7 - *Populus* L.

Мы видим также, что упомянутая смена знака воздействия того или иного климатического фактора происходит у разных видов и разных фракций фитомассы с разной интенсивностью и разной степенью очевидности, и эта интенсивность смены знака прямо коррелирует с уровнем значимости комбинированной переменной $[\ln(T+50)] \times (\ln PR)$. Менее всего названная смена знака выражена у тех видов, а в пределах вида у тех фракций фитомассы, в моделях для которых регрессионные коэффициенты комбинированной переменной, не значимы на уровне $P < 0,05$ (в таблице 4.2 помечены знаком ^(*)).

Наглядное выражение названных закономерностей удобнее всего показать на интегральном показателе, а именно, на надземной фитомассе деревьев. Сравнительный анализ реакции видов на территориальные климатические тренды мы выполним на предельных значениях климатических факторов, в данном случае лимитирующих фитомассу равновеликих деревьев. Закономерности для надземной фитомассы деревьев, выведенные для всех видов (родов) в совокупности (рисунки 4.4 и 4.5) получают наглядное подтверждение ранее упомянутому действию лимитирующего фактора: в условиях недостатка влаги ($PR = 300$ мм) любое повышение температуры усугубляет ее дефицит, и фитомасса уменьшается (рисунок 4.4б), а в условиях достаточного увлажнения ($PR = 900$ мм) повышение температуры вызывает эффект прямо противоположный (рисунок 4.4а). В холодных регионах ($T = -30^\circ\text{C}$) увеличение осадков вызывает «сверхнормативное» переувлажнение, и фитомасса деревьев снижается (рисунок 4.5а), а в теплых регионах ($T = 10^\circ\text{C}$), эффект осадков положительный, и фитомасса увеличивается (рисунок 4.5б) (Усольцев, Цепордей, 2021г).

Таким образом, по показателю фитомассы имеются четыре оптимальных сочетания температур и осадков (правые части рис. 4.4а и 4.5б и левые части рис. 4.4б и 4.5а) и четыре пессимальных сочетания (левые части рис. 4.4а и 4.5б и правые части рис. 4.4б и 4.5а). Очевидно, что реакция фитомассы деревьев на изменения климатических переменных является видоспецифичной, хотя у большинства видов наблюдаются однонаправленные тренды.

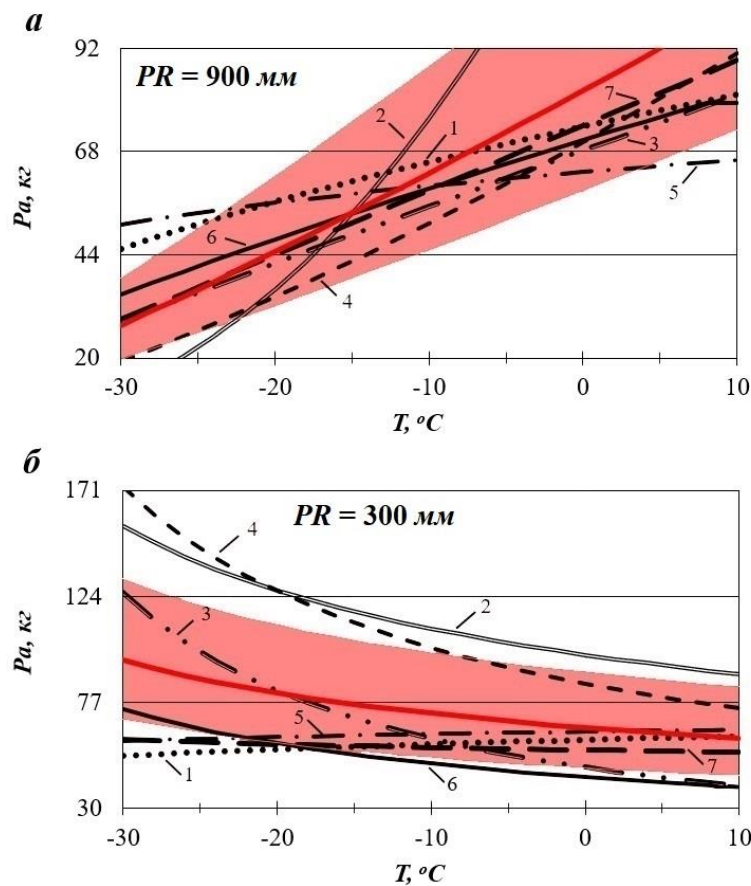


Рисунок 4.4 – Изменение расчетных значений надземной фитомассы деревьев в связи с повышением зимней температуры при обильных осадках $PR=900$ мм (а) и при недостаточных осадках $PR=300$ мм (б)

Обозначения здесь и далее: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7 – соответственно *Pinus* L. (двухвойные сосны), *Haploxylon* (пятихвойные сосны), *Picea* L., *Abies* Mill., *Larix* Mill., *Betula* L., *Populus* L.

Здесь и далее: обобщенная для всех видов закономерность показана цветной линией регрессии, а тональная область показывает ее ошибку.

Принцип лимитирующего фактора в разработанных моделях может быть интерпретирован совокупностью знаков при климатических переменных, а именно, наличием знаков «минус» при $\ln(T+50)$ и $(\ln PR)$ и знака «плюс» при комбинированной переменной $[\ln(T+50)] \cdot (\ln PR)$ (см. таблицу 4.2). Если в результате регрессионного анализа получены иные сочетания знаков «минус» и «плюс», это будет означать, что принцип лимитирующего фактора для того или иного древесного вида не реализуется. Подобное отклонение от принципа лимитирующего фактора может быть вызвано выше отмеченным недостаточным качественным уровнем эмпирического материала, а также его недостаточной представленностью в территориальных градиентах температур и осадков (Усольцев, Цепордей, 2021г).

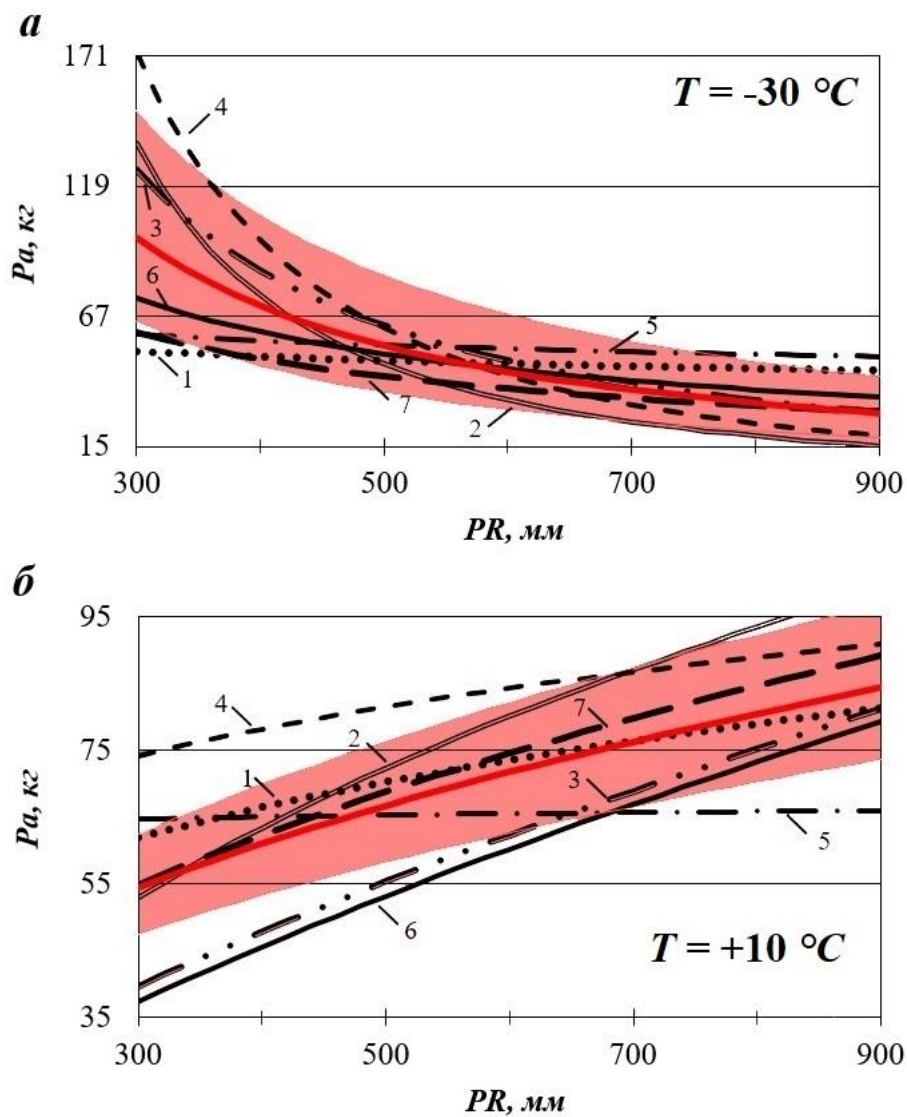


Рисунок 4.5 – Изменение расчетных значений надземной фитомассы деревьев в связи с повышением среднегодовых осадков при средней январской температуре $-30 \text{ } ^\circ\text{C}$ (а) и при $+10 \text{ } ^\circ\text{C}$ (б)

С целью удобства численного представления названных 3D-закономерностей вынесем графические зависимости для надземной фитомассы, представленные на рисунке 4.3, отдельно от остальных фракций (рисунок 4.6).

Используя графики на рисунке 4.6 и таблицы, по которым они построены, мы вычислили, на сколько кг произойдет увеличение надземной фитомассы деревьев 7 древесных видов при изменении температур и осадков на предельных значениях их территориальных градиентов (таблица 4.4) (Усольцев, Цепордей, 2021г).

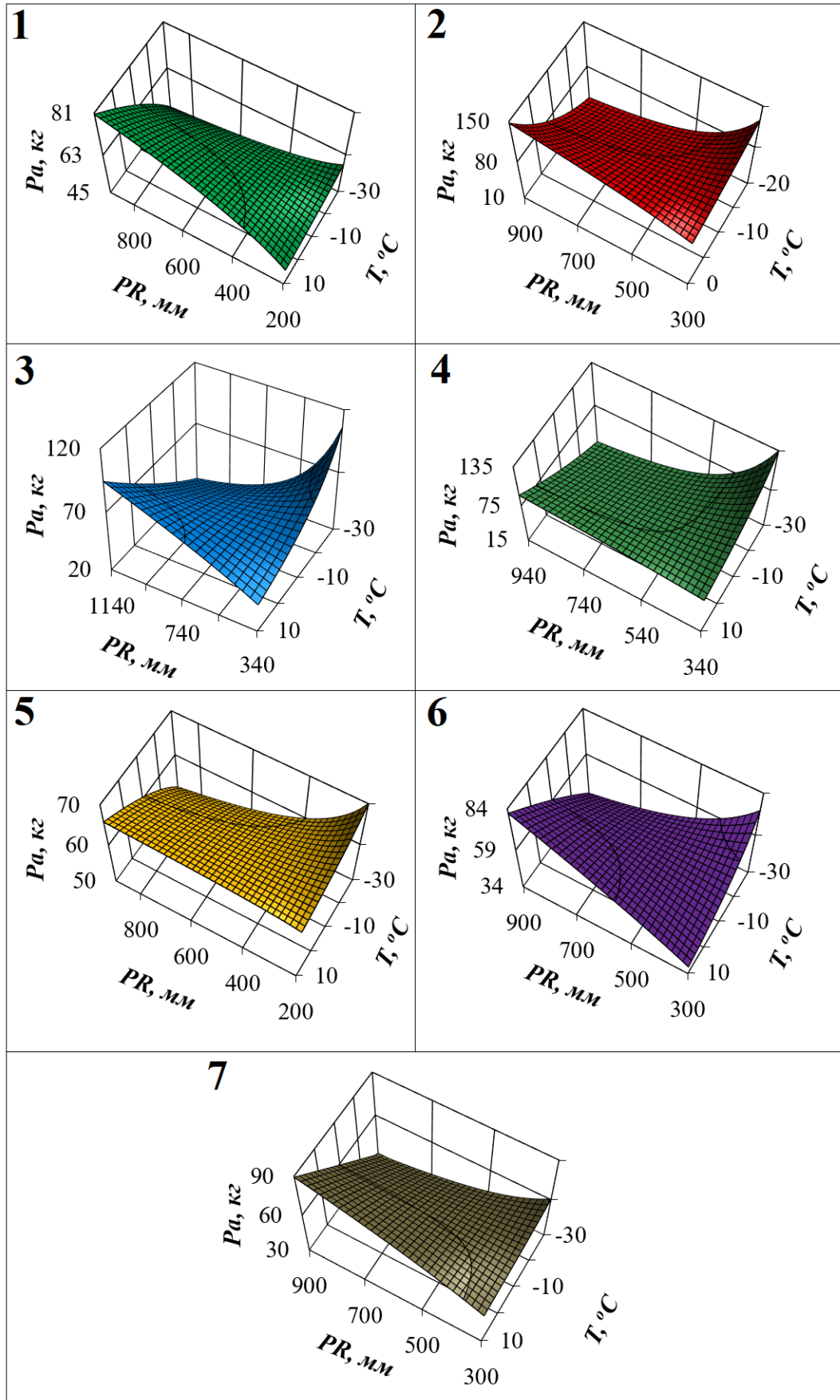


Рисунок 4.6 – Расчетные согласно модели (4.1) изменения надземной фитомассы деревьев в связи с средней температурой января (T) и среднегодовыми осадками (PR)

Таблица 4.4 – Изменение надземной фитомассы дерева при повышении температур и осадков на предельных значениях их территориальных градиентов

Род (вид)	Изменение надземной фитомассы дерева (кг):			
	Увеличение (кг) при повышении		Снижение при (кг) повышении	
	температуры на 1°С в влажных регионах (PR = 900 мм)	годовых осадков на 20 мм в теплых регионах (T=10°С)	температуры на 1°С в сухих условиях (PR = 300 мм)	годовых осадков на 20 мм в холодных регионах (T = -30°С)
<i>Pinus</i>	0,87	0,79	0,13	0,35
<i>Нарлохylon</i>	6,10	1,63	1,43	3,38
<i>Picea</i>	1,85	1,29	1,58	2,13
<i>Abies</i>	1,85	0,53	1,46	2,89
<i>Larix</i>	0,35	0,07	0,16	0,52
<i>Betula</i>	1,16	1,40	0,87	1,31
<i>Populus</i>	1,50	1,14	0,14	1,05
M ± σ	1,95 ± 1,91	0,98 ± 0,55	0,82 ± 0,68	1,66 ± 1,17

Судя по цифровым данным таблицы 4.4, наименьшее изменение надземной фитомассы деревьев на предельных значениях температур и осадков в их территориальных градиентах возможно у двухвойных сосен и лиственниц и наибольшее – у пятивойных сосен. В целом, на предельных значениях влагообеспеченности (PR = 900 мм и PR = 300 мм) увеличение фитомассы при повышении температуры в влажных регионах перекрывает ее снижение при повышении температуры в сухих регионах (1,95 – 0,82 = 1,13 кг), а на предельных значениях теплообеспеченности (T = 10°С и T = -30°С), наоборот, снижение фитомассы при повышении осадков в холодных регионах перекрывает ее увеличение при повышении осадков в теплых регионах (0,98 – 1,66 = -0,68 кг) (Усольцев, Цепордей, 2021г).

Представляет интерес выяснить, есть ли регионы, где фитомасса остается неизменной в территориальных градиентах температур и осадков. И каковы значения тех или иных температур и осадков на территории Евразии, в точках которых для каждого рода имеются постоянные значения надземной фитомассы равновеликих деревьев. По данным таблиц, служащих основой построения трехмер-

ных поверхностей на рисунке 4.6, такие соотношения вычислены и приведены в таблице 4.5 (Усольцев, Цепордей, 2021г).

Таблица 4.5 – Территориальные температуры (T_{int} , °C) и осадки (PR_{int} , мм), которым соответствуют стабильные значения фитомассы деревьев (P_{const} , кг)

Род (вид)	T_{int}	PR_{int}	P_{const}
<i>Pinus</i>	-20	260	57
<i>Haploxylon</i>	-5	350	103
<i>Picea</i>	-8	520	58
<i>Abies</i>	+4	450	80
<i>Larix</i>	+4	280	64
<i>Betula</i>	-15	480	54
<i>Populus</i>	-11	330	57
$M \pm \sigma$	$-7,3 \pm 9,1$	381 ± 101	$67,6 \pm 17,9$

Мы видим, что значения территориальных температур и осадков, обеспечивающих неизменную величину фитомассы деревьев, являются видоспецифичными. Региональные январские температуры для неизменных значений фитомассы варьируют в диапазоне от +4°C до -20°C, а годовые осадки – от 260 до 520 мм. Средняя статистическая фитомасса подобных равновеликих деревьев для всех видов (родов) составляет $67,6 \pm 17,9$ кг при средней январской температуре $-7,3 \pm 9,1$ °C и среднегодовых осадках 381 ± 101 мм.

4.2 Использование построенных моделей, чувствительных к территориальным градиентам температур и осадков, для прогнозирования изменений фитомассы деревьев в темпоральных градиентах температур и осадков на основе принципа пространственно-временного замещения

Несмотря на некоторые неопределенности с переносом реакций фитомассы деревьев в пространственных градиентах на предполагаемые реакции в темпоральных прогнозах (Bjorkman et al., 2018), мы считаем возможным в данном слу-

чае применить описанный в главе 1 принцип пространственно-временного замещения при оценке возможной реакции фитомассы деревьев на климатические сдвиги.

Рассмотрим описанные в предыдущем разделе закономерности в ином ракурсе, реализовав концепцию пространственно-временного замещения и принцип «Что будет, если...?». Иными словами, какова будет реакция фитомассы деревьев, если при постоянстве территориальных градиентов температур и осадков мы предположим повышение температуры во времени на $1\text{ }^{\circ}\text{C}$ и сокращение годовых осадков на 20 мм.

Чтобы получить представление о том, как будет реагировать фитомасса дерева на предполагаемые будущие изменения температур и осадков, мы взяли своеобразные первые производные от двухфакторных поверхностей, представленных на рисунке 4.6, в табличной их реализации путем взятия соответствующих приращений по оси температур с шагом $1\text{ }^{\circ}\text{C}$ и по оси годовых осадков с шагом 20 мм (Усольцев, Цепордей, 2021г).

На рисунке 4.7 показано изменение фитомассы деревьев (Δa , %) при повышении температуры на $1\text{ }^{\circ}\text{C}$ в разных климатических зонах (территориальных градиентах), характеризующихся разными соотношениями температуры и осадков. При этом предполагается, что осадки изменяются только территориально, а температура в результате предполагаемого изменения климата повышается на $1\text{ }^{\circ}\text{C}$ при разных территориальных уровнях температур, обозначаемых как $-30\Delta\dots+10\Delta$. Получена общая закономерность евразийского масштаба: в достаточно влагообеспеченных климатических поясах повышение температуры при неизменном количестве осадков вызывает её увеличение (красные области поверхностей на рисунке 4.7), а во влагодефицитных поясах – снижение (синие области поверхностей на рисунке 4.7) (Усольцев, Цепордей, 2021г).

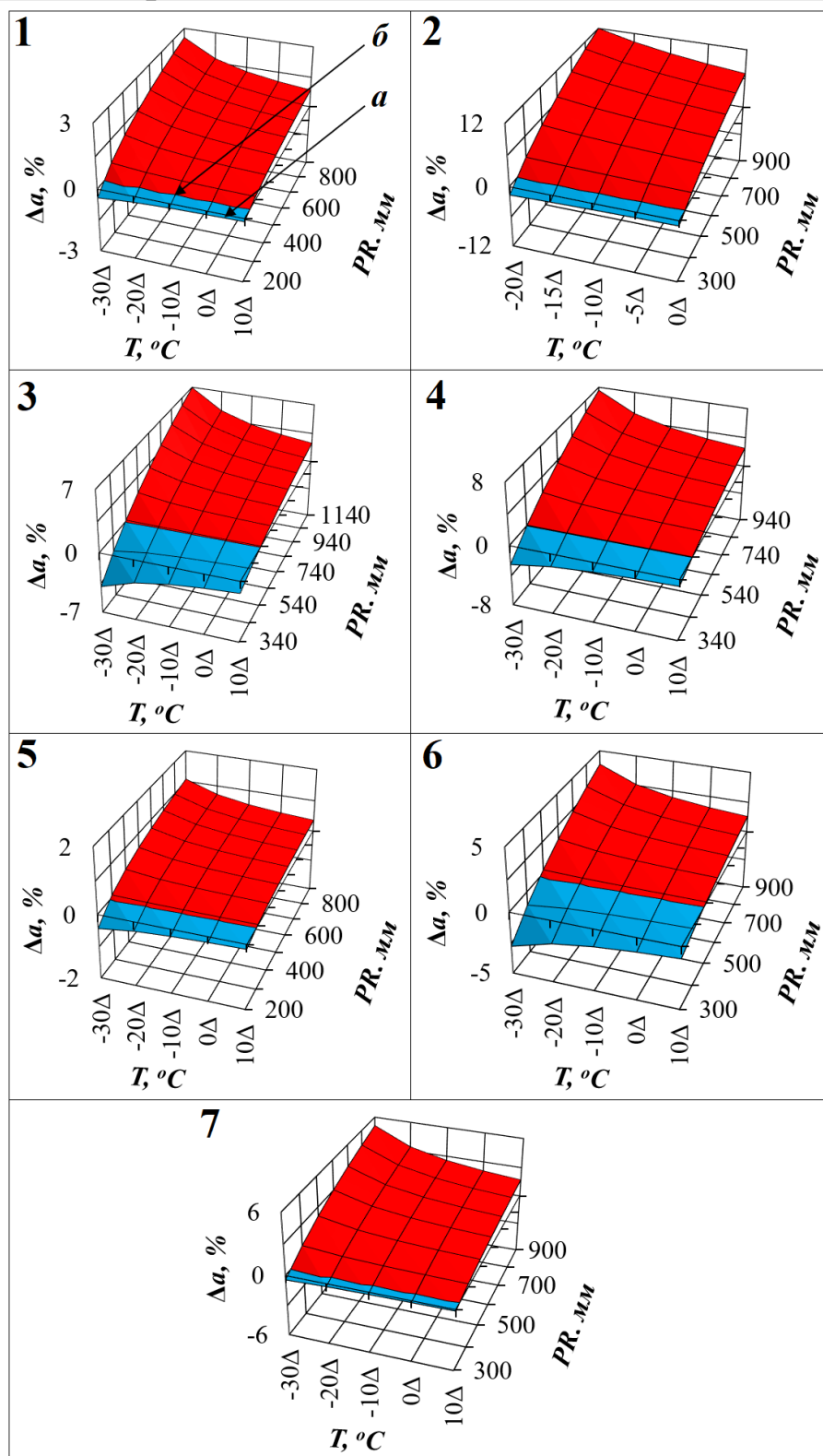


Рисунок 4.7 – Изменение фитомассы деревьев при повышении температуры на 1°C вследствие предполагаемого изменения климата при разных территориальных уровнях температур и осадков
 а – плоскость, соответствующая нулевому изменению фитомассы при предполагаемом повышении температуры на 1°C ;
 б – линия разграничения положительных и отрицательных изменений фитомассы при предполагаемом повышении температуры на 1°C .

На рисунке 4.8 показано изменение фитомассы деревьев (Δ , %) при снижении уровня годовых осадков на 20 мм в разных климатических зонах. При этом предполагается, что температура января изменяется только территориально, а осадки в результате изменения климата снижаются на 20 мм при разных территориальных уровнях осадков, обозначаемых как $-400\Delta \dots -900\Delta$. Установлена общая трансконтинентальная закономерность: в теплых климатических поясах сокращение уровня осадков на 20 мм при неизменной средней температуре января вызывает снижение надземной фитомассы (синяя область поверхностей), а в холодных климатических поясах – ее увеличение (красная зона поверхностей) (рисунок 4.8) (Усольцев, Цепордей, 2021г).

Численное выражение названных закономерностей представлено в таблице 4.6. Мы видим, что на предельных значениях температур и осадков в их темпоральных градиентах процентные увеличения и снижения фитомассы деревьев являются видоспецифичными. В то же время, названные изменения являются однонаправленными, и в целом повторяются закономерности, обусловленные действием лимитирующего фактора, ранее показанные в территориальных градиентах.

Поскольку предполагаемые темпоральные изменения фитомассы рассчитаны при условии постоянства территориальных градиентов температур и осадков, положение линий разграничения положительных и отрицательных изменений фитомассы при предполагаемых как повышении температуры на 1°C , так и понижении количества годовых осадков на 20 мм (линии *б* на рисунках 4.7 и 4.8), соответствует значениям территориальных температур и осадков, показанных в таблице 4.4.

Полученные закономерности следует считать предварительными, имея в виду разнообразие методов получения исходных данных о фитомассе деревьев, их неравномерную представленность в разных климатических регионах, неточную привязку пробных площадей к климатическим картам вследствие интерполяционной процедуры, низкое разрешение используемых климатических карт, несоответствие между временем получения данных о фитомассе и временем составления климатических карт, наконец, наличие тривиальных ошибок в расчетах.

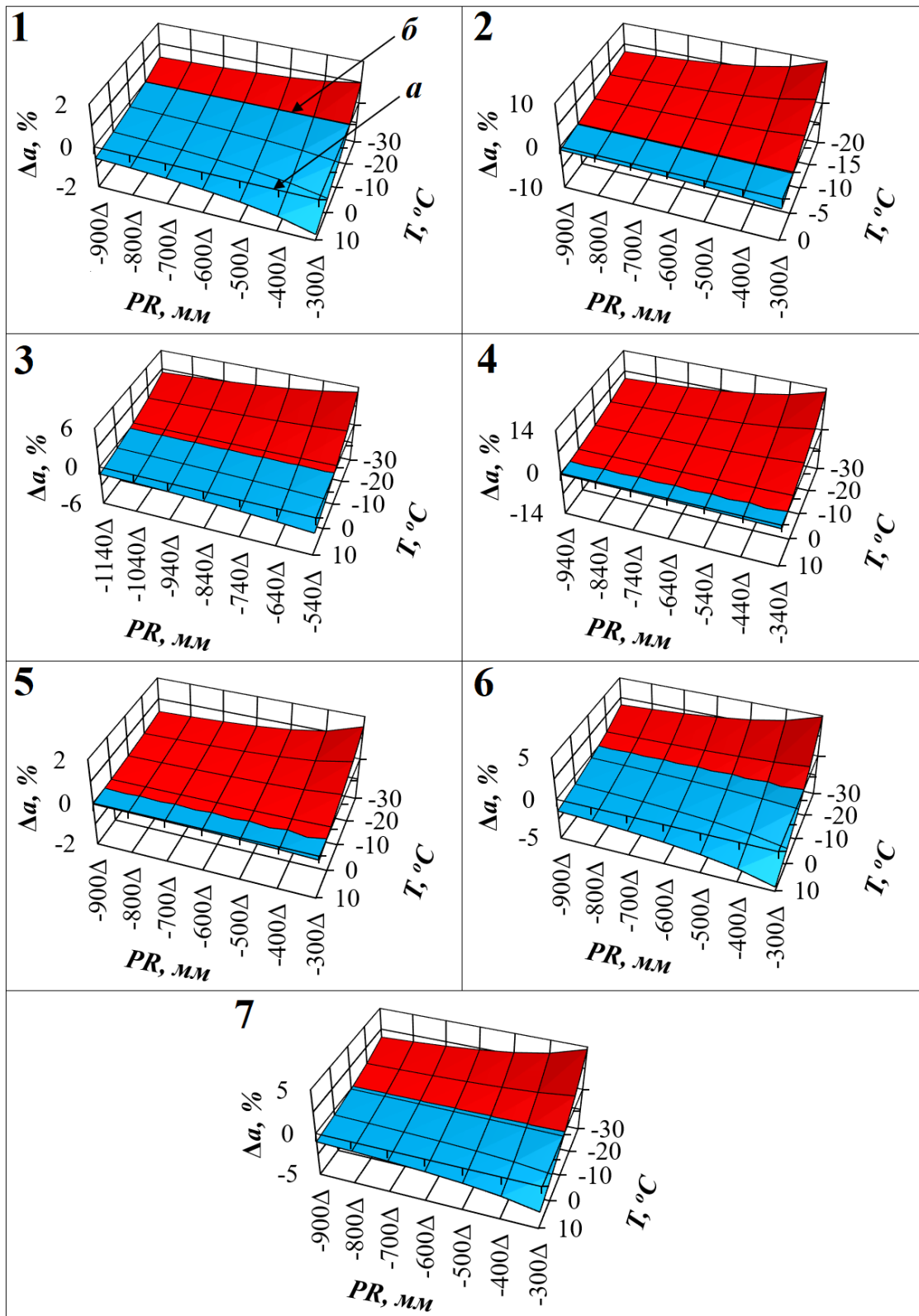


Рисунок 4.8 – Изменение фитомассы деревьев при снижении уровня осадков на 20 мм вследствие предполагаемого изменения климата при разных территориальных уровнях температур и осадков
a – плоскость, соответствующая нулевому изменению фитомассы при предполагаемом снижении осадков на 20 мм;
b – линия разграничения положительных и отрицательных изменений фитомассы при предполагаемом снижении осадков на 20 мм.

Таблица 4.6 – Изменение надземной фитомассы дерева при повышении температур и снижении осадков на предельных значениях их темпоральных градиентов

Род (вид)	Пределы	Увеличение (+) и снижение (-) надземной фитомассы дерева (%) при:			
		повышении температуры на 1°C в влажных условиях (PR = 900 мм)	снижении годовых осадков на 20 мм в холодных регионах (T = -30°C)	повышении температуры на 1°C в сухих условиях (PR = 300 мм)	снижении годовых осадков на 20 мм в теплых регионах (T=10°C)
<i>Pinus</i>	<i>max</i>	+2,54	+1,15	-0,41	-1,97
	<i>min</i>	+0,87	+0,34	-0,14	-0,58
<i>Haploxylon</i>	<i>max</i>	+12,0	+11,4	-1,63	-2,67
	<i>min</i>	+7,10	+3,23	-0,99	-0,79
<i>Picea</i>	<i>max</i>	+6,96	+5,21	-3,93	-2,43
	<i>min</i>	+2,30	+2,41	-1,36	-1,14
<i>Abies</i>	<i>max</i>	+7,57	+12,8	-2,50	-1,12
	<i>min</i>	+2,50	+4,38	-1,86	-0,40
<i>Larix</i>	<i>max</i>	+1,06	+1,53	-0,43	-0,18
	<i>min</i>	+0,36	+0,37	-0,15	-0,04
<i>Betula</i>	<i>max</i>	+3,85	+4,87	-2,76	-4,45
	<i>min</i>	+1,29	+1,56	-0,95	-1,47
<i>Populus</i>	<i>max</i>	+5,11	+4,71	-0,43	-3,00
	<i>min</i>	+1,70	+1,51	-0,15	-0,99
M ± σ	<i>max</i>	+5,58 ± 3,65	+5,95 ± 4,52	-1,73 ± 1,39	-2,26 ± 1,37
	<i>min</i>	+2,30 ± 2,25	+1,97 ± 1,48	-0,80 ± 0,68	-0,77 ± 0,48

Сказанное может служить объяснением, почему из 10-12 основных лесобразующих родов Евразии действие закона лимитирующего фактора в трансконтинентальных климатических градиентах установлено лишь для семи родов (Усольцев, Цепордей, 2021г).

Для того, чтобы считать предварительными прогностические закономерности изменения фитомассы деревьев при предполагаемых климатических сдвигах (рисунки 4.7-4.8), есть еще одно основание. Эти прогностические закономерности

выведены с учетом адаптивных реакций лесных деревьев на региональные климатические условия, выработанных в течение тысячелетий, и не учитывают быстрых текущих изменений климатической среды за предшествующие и последующие десятилетия. Это накладывает серьезные ограничения на способность лесов адаптироваться к новым климатическим условиям.

Мы использовали существующие изменения фитомассы деревьев в территориальных климатических градиентах для прогнозирования возможных ее изменений в предполагаемых темпоральных градиентах температур и осадков. Однако фундаментальное предположение о том, что пространственные отношения между климатом и фитомассой могут быть использованы для прогнозирования темпоральных траекторий биопродуктивности в условиях меняющегося климата, остается в значительной степени непроверенным (Veloz et al., 2012; Усольцев, Цепордей, 2021г). Однако столь же непроверенным является и принцип единообразия в дендрохронологии (см. раздел 1.1), который предполагает, что одни и те же лимитирующие факторы одинаково проявляются в ширине годовых колец в прошлом, настоящем и будущем времени (Fritts, 1976).

Успех применения теории пространственно-временного замещения в экологии растений зависит от того, насколько экологические условия, определяющие свойства растений в территориальных градиентах, соответствуют будущим экологическим условиям, определяющим свойства растений в темпоральном градиенте (Bjorkman et al., 2018; Bergstrom et al., 2021). Тем не менее, когда нет иной возможности исследовать экосистемные процессы в перспективе, метод пространственно-временного замещения представляет пока вполне приемлемую альтернативу (Усольцев, Цепордей, 2021г).

Несмотря на статистическую подтверждаемость и воспроизводимость полученных закономерностей, они в той или иной степени несут в себе и отражают качественный уровень используемой базы данных. По мере пополнения базы данных новыми материалами полученные результаты будут корректироваться.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ ПО ГЛАВЕ 4

При моделировании возможных климатически обусловленных изменений фитомассы деревьев принята структура многофакторной регрессионной модели, включающая в себя в качестве независимых переменных как структурные характеристики деревьев (диаметр ствола, высота дерева и базисная плотность древесины), так и показатели температур и осадков. Вклады структурных и климатических переменных в объяснение изменчивости фитомассы деревьев построенными моделями составили в среднем соответственно 83% и 17%.

Поскольку основная доля объясненной изменчивости фитомассы деревьев приходится на их структурные характеристики, для корректного описания изменчивости фитомассы равновеликих деревьев под влиянием температур и осадков необходимо наличие качественной базы исходных данных, полученных по корректным методикам в достаточном количестве и распределенных равномерно в пределах ареала каждого древесного рода. В противном случае остаточная дисперсия (17%) после учета основной дисперсии (83%) может включать в себя влияние не столько климатических переменных, сколько ошибок и неопределенностей, связанных с получением исходных данных о фитомассе деревьев.

Действие закона лимитирующего фактора на трансконтинентальном уровне при расчете моделей фитомассы деревьев, чувствительных к изменению климата, в терминах многофакторного регрессионного анализа проявляется при положительном значении комбинированной независимой климатической переменной, выраженной произведением переменных температур и осадков. Получение статистически не значимого или отрицательного значения комбинированной переменной означает, что остаточная дисперсия, обусловленная влиянием расчетных ошибок и методических неопределенностей и в принципе не подлежащая статистическому объяснению, перекрывает и подавляет дисперсию, обусловленную действием климатических переменных.

В результате выполненного регрессионного анализа впервые установлено, что в трансконтинентальных климатических градиентах действие лимитирующего фактора проявляется при моделировании фитомассы деревьев у всех древесных

родов: в холодных условиях лимитирующим фактором является избыток осадков, а в обеспеченных теплом условиях лимитирующим фактором становится их дефицит; во влажных условиях лимитирующим фактором является избыток влаги, а в сухих – ее дефицит. Иными словами, на трансконтинентальном уровне установлено влияние на фитомассу деревьев таких территориально обусловленных лимитирующих факторов, как недостаток или избыток теплообеспеченности, а также недостаток или избыток влагообеспеченности территории.

Таким образом, мы наблюдаем не простую смену одного лимитирующего фактора другим, как это происходит при однофакторном анализе, а смену знака воздействия на продуктивность деревьев при рассмотрении одновременного действия температур и осадков, а именно, смену положительного воздействия на отрицательное и наоборот.

Построенные на эмпирическом материале климатически обусловленные модели фитомассы деревьев, чувствительные к территориальным градиентам температур и осадков, применены при прогнозировании изменений фитомассы деревьев во времени на основе принципа пространственно-временного замещения. Установлено, что действие закона лимитирующего фактора проявляется не только в территориальных, но и в предполагаемых темпоральных градиентах температур и осадков.

Полученные результаты означают, что климатические сдвиги могут вызвать как увеличение, так и снижение фитомассы равновеликих деревьев. Последнее явление соответствует регионам, характеризующимся критическими показателями температур и осадков. Это согласуется с известным положением, согласно которому наиболее выраженные изменения растительных группировок под влиянием климата прослеживаются в крайних для них условиях существования (Шиятов, 1964; Горчаковский, 1966; Бирюков, 1968; Харук и др., 1998, 2002).

Установлены территориальные значения температур и осадков тех регионов, в которых фитомасса деревьев остается относительно стабильной. Эти значения температур и осадков видоспецифичны и варьируют в диапазонах зимних температур от $+4^{\circ}\text{C}$ до -20°C и в диапазонах годовых осадков от 260 до 620 мм.

ГЛАВА 5. АЛЛОМЕТРИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ ФИТОМАССЫ ДЕРЕВЬЕВ ДЛЯ ЛАЗЕРНОГО ЗОНДИРОВАНИЯ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ РОДОВ ЕВРАЗИИ, ЧУВСТВИТЕЛЬНЫЕ К ИЗМЕНЕНИЮ ТЕМПЕРАТУР И ОСАДКОВ, В КОНТЕКСТЕ ЗАКОНА ЛИМИТИРУЮЩЕГО ФАКТОРА

5.1 Закономерности изменения надземной фитомассы деревьев в территориальных градиентах температур и осадков и проверка их соответствия действию закона лимитирующего фактора на трансконтинентальном уровне

Как было отмечено в главе 1, при работе исследователей на пробных площадях и взятии модельных деревьев для определения их фитомассы в первую очередь уделяли внимание таким таксационным (морфометрическим) показателям, как возраст, диаметр ствола на высоте груди и высота дерева. Диаметр кроны, как один из основных массообразующих параметров дерева при оценке его фитомассы путем лазерного зондирования, измеряли далеко не во всех случаях. В итоге база исходных данных для разработки моделей, предназначенных для бортового лазерного зондирования фитомассы и включающих в качестве одной из независимых переменных диаметр кроны, оказалась существенно меньше. Если база данных для оценки фитомассы по диаметру ствола и высоте дерева насчитывала 11 056 деревьев (таблица 2.1), то база данных для оценки фитомассы путем лазерного зондирования насчитывала лишь 6 221 дерево (таблица 2.2), или почти вдвое меньше. Соответственно статистики исходных данных этой уменьшенной базы данных будут другими, что и показала таблица 3.8 в главе 3.

В настоящем разделе путем многофакторного регрессионного анализа мы намереваемся выяснить, (1) как компоненты фитомассы связаны не только с диаметром кроны и высотой деревьев, но также с температурой и осадками, территориально распределенными на территории Евразии и (2) какой вклад в объяснение дисперсии компонентов фитомассы имеют морфометрические показатели деревьев и климатические переменные.

Имеющиеся данные географических координат пробных площадей нанесены на карты средней январской температуры (рисунок 5.1) (https://store.mapsofworld.com/image/cache/data/map_2014/currents-and-temperature-jan-enlarge-900x700.jpg) и среднегодовых осадков (рисунок 5.2) (<http://www.mapmost.com/world-precipitation-map/free-world-precipitation-map/>; World Weather Maps, 2007) и одновременно совмещены с таксационными и биопродукционными показателями деревьев в одной общей матрице, которая была включена затем в процедуру регрессионного анализа.

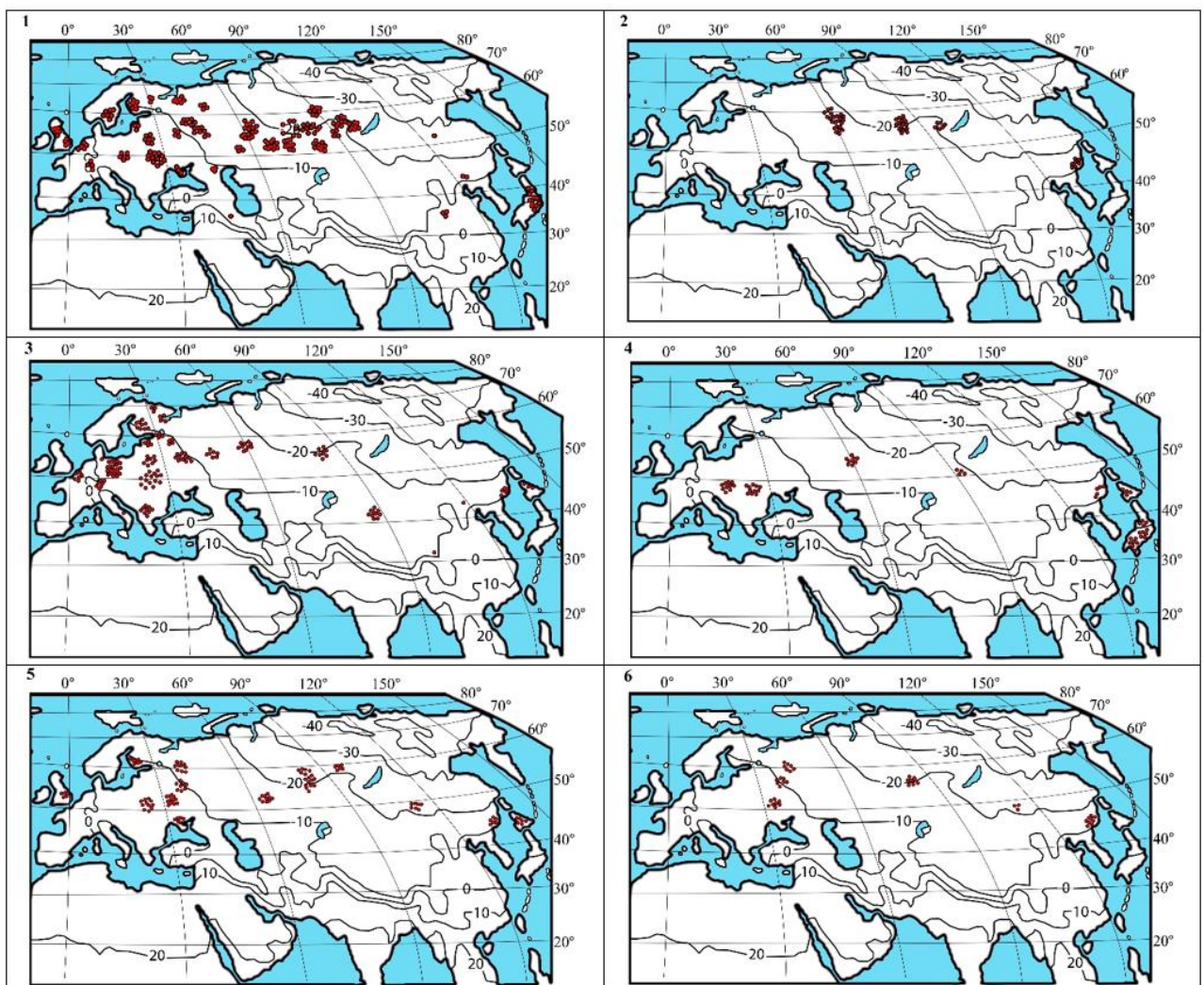


Рисунок 5.1 – Распределение данных о фактической фитомассе деревьев шести основных лесообразующих родов на карте январских изотерм, °С (World Weather Maps, 2007)

Обозначения здесь и далее: 1, 2, 3, 4, 5, 6 – соответственно сосна, кедр, ель, пихта, берёза и осина.

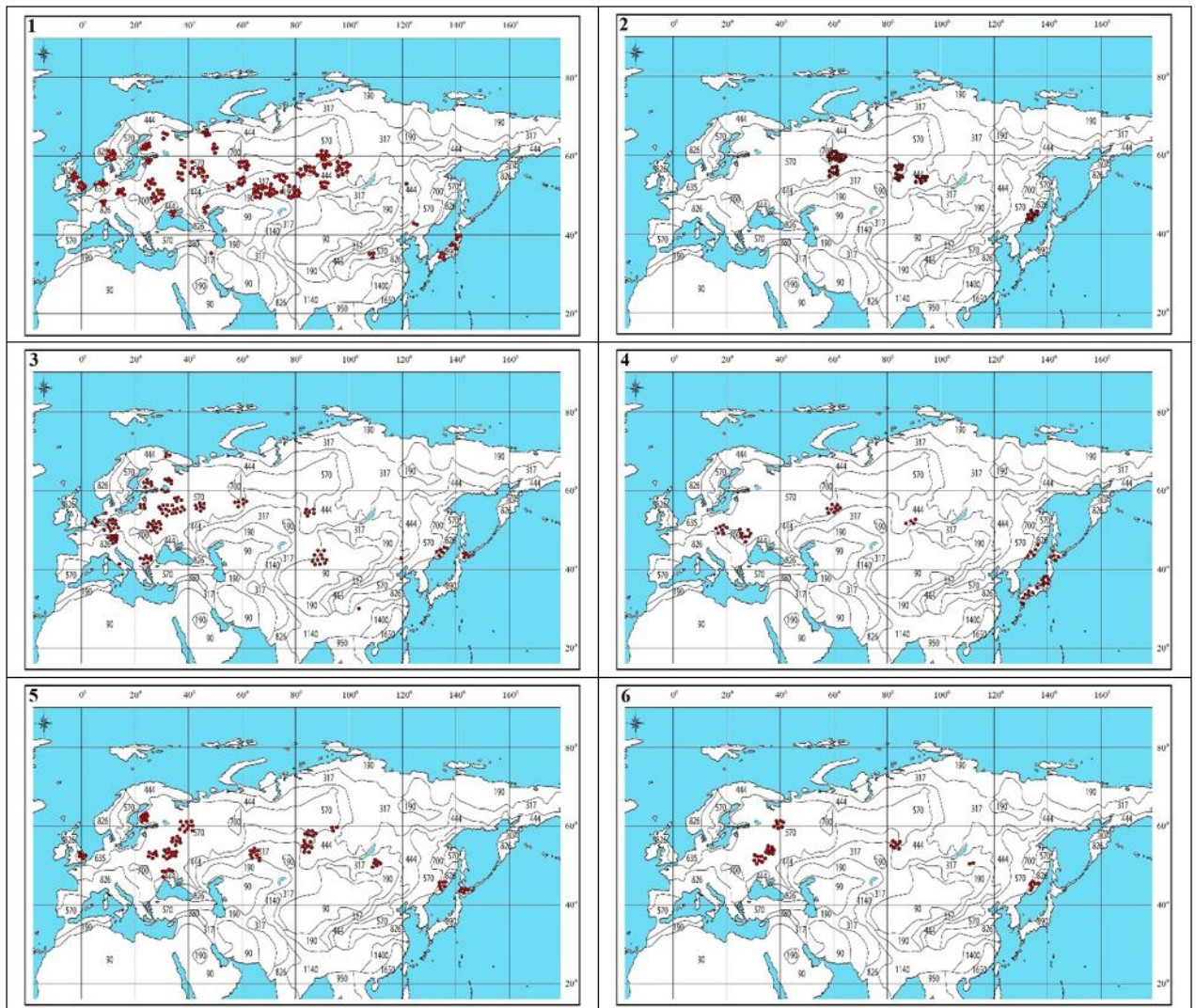


Рисунок 5.2 – Распределение данных о фактической фитомассе деревьев шести основных лесобразующих родов на карте среднегодовых осадков, мм (World Weather Maps, 2007)

В исследование чувствительности моделей фитомассы деревьев к изменениям температур и осадков привлечены только пять лесобразующих видов (родов) Евразии с наибольшими ареалами и наибольшей представленностью фактическими значениями морфометрии и фитомассы деревьев: *Pinus* L. (двухвойные виды), *Pinus sibirica*, *Picea*, *Abies*, *Betula*, *Populus*, *Tilia*. Многие виды исключены из анализа по причине малого объема данных измерений ширины кроны или их сосредоточения в незначительной части ареала.

Модели фитомассы в данном разделе рассчитаны только для надземных фракций, для которых в базе данных имеется 6 221 наблюдение. Поскольку по фитомассе корней и показателям диаметра кроны и высоты дерева в базе имеется

лишь 897 фактических данных, анализ чувствительности массы корней к климатическим переменным выполнен отдельно, в следующем разделе.

При выборе структуры аллометрической модели, описывающей фитомассу деревьев как функцию диаметра кроны и высоты дерева, учтены результаты сравнительного анализа различных ее структур, показанного в главе 2. Предложенная к анализу структура модели включает в качестве независимых переменных как морфометрические характеристики деревьев, так и климатические показатели:

$$\ln P_i = a_0 + a_1(\ln Dcr) + a_2(\ln H) + a_3[\ln(T+50)] + a_4(\ln PR) + a_5 [\ln(T+50)] \cdot (\ln PR). \quad (5.1)$$

Результаты расчета моделей (5.1) показаны в таблице 5.1. Все регрессионные коэффициенты моделей, представленных в таблице 5.1, достоверны на уровнях от $p < 0,05$ до $p < 0,001$, за исключением помеченных знаком (*).

Таблица 5.1 – Результаты расчета моделей (5.1)

$\ln(Y)$	a_0	$\ln Dcr$	$\ln H$	$\ln(T+50)$	$\ln PR$	$[\ln(T+50)] \times (\ln PR)$	$adjR^2$	SE
Подрод <i>Pinus</i> L. (двухвойные сосны)								
$\ln(P_s)$	12,6477	0,9958	2,2787	-5,0357	-2,3699	0,7731	0,944	0,44
$\ln(P_f)$	49,0468	1,6511	0,7129	-14,9895	-8,2813	2,4309	0,754	0,74
$\ln(P_b)$	31,4892	2,0327	1,0041	-10,7060	-5,4806	1,7288	0,825	0,77
$\ln(P_a)$	20,0555	1,2104	1,9199	-6,9317	-3,4718	1,0972	0,925	0,49
Подрод <i>Harpoxylon</i> (пятихвойные сосны)								
$\ln(P_s)$	259,08	0,6856	2,1917	-74,1096	-40,1271	11,3592	0,962	0,38
$\ln(P_f)$	175,72	1,6324	0,6213	-50,7036	-26,8221	7,6665	0,776	0,72
$\ln(P_b)$	-11,483	1,5089	1,3684	5,4753	0,0749	-0,4817	0,855	0,68
$\ln(P_a)$	201,70	9,9974	1,7547	-57,3299	-31,1563	8,7878	0,931	0,48
Род <i>Picea</i> L.								
$\ln(P_s)$	131,530	0,6881	2,1216	-35,8714	-21,5145	5,7566	0,974	0,39
$\ln(P_f)$	37,4651	1,2414	0,9085	-8,9866 ^(*)	-6,8162	1,5965 ^(*)	0,848	0,66
$\ln(P_b)$	41,7751	1,6678	1,0776	-10,3827	-7,4996	1,7885	0,908	0,61
$\ln(P_a)$	105,765	0,9088	1,7171	-28,3300	-17,3923	4,6052	0,960	0,44

Продолжение таблицы 5.1

$\ln(Y)$	a_0	$\ln Dcr$	$\ln H$	$\ln(T+50)$	$\ln PR$	$[\ln(T+50)] \times (\ln PR)$	$adjR^2$	SE
Род <i>Abies</i> Mill.								
$\ln(Ps)$	124,475	0,7819	2,4045	-33,8964	-20,1753	5,3681	0,964	0,39
$\ln(Pf)$	-24,1550	1,0652	1,0179	7,1864 ^(*)	2,6946 ^(*)	-0,8845 ^(*)	0,854	0,52
$\ln(Pb)$	16,9776	1,4269	1,1520	-6,0558 ^(*)	-2,9802 ^(*)	0,9522 ^(*)	0,890	0,55
$\ln(Pa)$	83,9842	0,9714	1,9197	-22,4262	-13,7509	3,6118	0,948	0,42
Род <i>Betula</i> L.								
$\ln(Ps)$	105,647	0,7134	2,8897	-30,5235	-17,9250	4,9517	0,957	0,37
$\ln(Pf)$	5,6750	1,2170	1,2434	-1,2215 ^(*)	-1,9729 ^(*)	0,3086 ^(*)	0,770	0,70
$\ln(Pb)$	127,722	1,5305	1,9429	-36,7313	-21,7156	6,0076	0,871	0,69
$\ln(Pa)$	102,229	0,8272	2,6933	-29,5951	-17,4363	4,8155	0,950	0,39
Род <i>Populus</i> L.								
$\ln(Ps)$	120,715	1,0465	2,5631	-33,209 ^(*)	-21,1809	5,6268	0,950	0,44
$\ln(Pf)$	208,338	2,1142	1,0141	-54,978 ^(*)	-37,1724	9,6381	0,832	0,77
$\ln(Pb)$	341,036	2,2564	1,7932	-91,3918	-59,1253	15,6175	0,881	0,80
$\ln(Pa)$	155,359	1,2365	2,3770	-42,2833	-27,0538	7,1886	0,945	0,46

Для выявления степени устойчивости регрессионных моделей необходимо знание вклада ее независимых переменных в объяснение изменчивости зависимой переменной, в данном случае, фитомассы дерева. В результате регрессионного анализа мы получили такие данные (таблица 5.2).

Таблица 5.2 – Вклад независимых переменных модели (5.1) в объяснение изменчивости структуры фитомассы хвойных и лиственных видов, %

$\ln(Y)$	Независимые переменные						
	$\ln Dcr$ (I)	$\ln H$ (II)	I+II	$\ln(T+50)$ (III)	$\ln PR$ (IV)	$[\ln(T+50)] \times (\ln PR)$ (V)	III+IV+V
<i>Хвойные</i>							
<i>Pinus</i> (двухвойные виды)							
$\ln(Ps)$	26,6	69,6	96,2	1,4	1,1	1,3	3,8
$\ln(Pf)$	56,8	27,9	84,7	5,1	4,9	5,3	15,3
$\ln(Pb)$	58,5	32,6	91,1	3,1	2,7	3,1	8,9

Продолжение таблицы 5.2

ln(Y)	Независимые переменные						
	lnDcr (I)	lnH (II)	I+II	ln(T+50) (III)	lnPR (IV)	[ln(T+50)] × (lnPR) (V)	III+IV+V
ln(Pa)	33,8	60,5	94,3	2,0	1,7	2,0	5,7
<i>Pinus sibirica, P. koraiensis</i> (пятихвойные виды)							
ln(Ps)	13,3	48,5	61,8	12,8	12,7	12,7	38,2
ln(Pf)	44,2	19,2	63,4	12,4	12,1	12,1	36,6
ln(Pb)	47,5	50,0	97,5	1,6	0,1	0,8	2,5
ln(Pa)	21,9	44,1	66,0	11,4	11,3	11,3	34,0
<i>Picea</i>							
ln(Ps)	13,9	57,6	71,5	9,4	9,5	9,6	28,5
ln(Pf)	43,1	42,5	85,6	4,3	5,3	4,8	14,4
ln(Pb)	46,4	40,8	87,2	3,9	4,7	4,2	12,8
ln(Pa)	20,8	53,2	74,0	8,5	8,8	8,7	26,0
<i>Abies</i>							
ln(Ps)	18,3	66,7	85,0	4,9	5,1	5,0	15,0
ln(Pf)	44,6	50,6	95,2	2,0	1,2	1,6	4,8
ln(Pb)	49,1	46,9	96,0	1,4	1,2	1,4	4,0
ln(Pa)	26,5	61,8	88,3	3,8	4,0	3,9	11,7
Средние по хвойным							
<i>Ps</i>	18,0±6,1	60,6±9,6	78,6±15,1	7,1±5,0	7,1±5,1	7,2±5,0	21,4±15,1
<i>Pf</i>	47,2±6,4	35,1±14,1	82,2±13,4	6,0±4,5	5,9±4,5	6,0±4,4	17,8±13,4
<i>Pb</i>	50,4±5,5	42,6±7,7	93,0±4,7	2,0±0,9	2,2±2,0	2,4±1,6	7,1±4,7
<i>Pa</i>	25,8±5,9	54,9±8,1	80,7±13,0	6,4±4,3	6,5±4,4	6,5±4,3	19,4±13,0
В целом по хвойным	35,3±15,2	48,3±13,8	83,6±12,3	5,6±4,2	5,4±4,2	5,5±4,1	16,4±12,3
<i>Лиственные</i>							
<i>Betula</i>							
ln(Ps)	20,0	58,9	78,9	7,0	7,1	7,0	21,1
ln(Pf)	56,0	41,4	97,4	0,5	1,3	0,8	2,6
ln(Pb)	39,8	36,9	76,7	7,7	7,8	7,8	23,3
ln(Pa)	23,5	55,5	79,0	7,0	7,0	7,0	21,0

Окончание таблицы 5.2

ln(Y)	Независимые переменные						
	lnDcr (I)	lnH (II)	I+II	ln(T+50) (III)	lnPR (IV)	[ln(T+50)] × (lnPR) (V)	III+IV+V
<i>Populus</i>							
ln(<i>Ps</i>)	27,1	61,8	88,9	3,5	3,9	3,7	11,1
ln(<i>Pf</i>)	55,9	24,9	80,8	5,8	6,9	6,5	19,2
ln(<i>Pb</i>)	44,3	32,6	76,9	7,2	8,1	7,8	23,1
ln(<i>Pa</i>)	31,0	55,3	86,3	4,3	4,8	4,6	13,7
Средние по лиственным							
<i>Ps</i>	23,6±5,0	60,4±2,1	83,9±7,1	5,3±2,5	5,5±2,3	5,4±2,3	16,1±7,1
<i>Pf</i>	56,0±0,1	33,2±11,7	89,1±11,7	3,2±3,7	4,1±4,0	3,7±4,0	10,9±11,7
<i>Pb</i>	42,1±3,2	34,8±3,0	76,8±0,1	7,5±0,4	8,0±0,2	7,8±0,0	23,2±0,1
<i>Pa</i>	27,3±5,3	55,4±0,1	82,7±5,2	5,7±1,9	5,9±1,6	5,8±1,7	17,4±5,2
В целом по лиственным	37,2±14,1	45,9±13,7	83,1±7,2	5,4±2,5	5,9±2,3	5,7±2,5	16,9±7,2
Средние по хвойным и лиственным							
<i>Ps</i>	19,9±6,0	60,5±7,5	80,4±12,4	6,5±4,1	6,6±4,1	6,6±4,1	19,6±12,4
<i>Pf</i>	50,1±6,7	34,4±12,2	84,5±12,2	5,0±4,1	5,3±4,0	5,2±4,0	15,5±12,2
<i>Pb</i>	47,6±6,2	40,0±7,3	87,6±9,1	4,2±3,0	4,1±3,4	4,2±3,1	12,4±9,1
<i>Pa</i>	26,3±5,2	55,1±6,3	81,3±10,4	6,2±3,5	6,3±3,5	6,3±3,4	18,7±10,4
В целом по хвойным и лиственным	36,0±14,5	47,5±13,5	83,4±10,7	5,5±3,6	5,6±3,7	5,5±3,6	16,6±10,7

Различия хвойных и лиственных по соотношениям вкладов таксационных показателей деревьев и климатических переменных в объяснение изменчивости фитомассы деревьев для разных ее фракций рассчитаны по t-критерию Стьюдента, значения которого составили по фракциям от 0,07 до 1,56, что меньше $t_{05} = 2,07$. Поскольку различий между хвойными и лиственными по соотношению вкладов таксационных и климатических переменных в объяснение изменчивости фитомассы по всем фракциям не выявлено, рассчитаны средние значения для всех древесных видов (таблица 5.2). В целом, можно заключить, что вклады климати-

ческих и структурных переменных в объяснение изменчивости фитомассы деревьев в модели (5.1) составили соответственно 17% и 83% (таблица 5.2). Аналогичное соотношение было получено в моделях фитомассы деревьев, предназначенных для наземной таксации (таблица 4.3).

В полученных моделях фитомассы, чувствительных к изменению климата, наибольший вклад в объяснение изменчивости фитомассы стволов и надземной вносит высота ствола в сравнении с шириной кроны, соответственно 60% против 20% и 55% против 26%. Примерно такое же соотношение вкладов было в всеобщих аллометрических моделях (таблица 3.10).

Если в таблице 3.10 вклады диаметра кроны и высоты дерева в объяснение изменчивости фитомассы хвои (листвы) и ветвей примерно одинаковые, то в таблице 5.2 в среднем по всем родам вклад ширины кроны существенно выше, чем высоты дерева, соответственно 52 % против 36 % и 49 % против 37 %. Некоторое расхождение в соотношениях вкладов диаметра кроны и высоты дерева в объяснение изменчивости фракций фитомассы, которое можно видеть при сопоставлении таблиц 3.10 и 5.2, объясняется тем, что в таблице 5.2 некоторую долю объясненной изменчивости фитомассы берут на себя климатические переменные (в среднем около 17%).

Геометрическая интерпретация моделей (5.1) для фитомассы деревьев получена путем подстановки в (5.1) средних для всех видов значений D_{cr} и H , равных соответственно $2,9 \pm 0,3$ м и $13,9 \pm 1,3$ м (рисунок 5.3).

Согласно рисунку 5.3, зависимость большинства компонентов фитомассы от температур и осадков описывается пропеллеро-образной трехмерной поверхностью. В холодных регионах при повышении осадков фитомасса снижается, но по мере перехода к теплым регионам она характеризуется противоположным трендом. При повышении температуры во влажных регионах фитомасса увеличивается, но по мере перехода в сухие условия снижается. У сосны, ели и осины названная закономерность выполняется по всем фракциям, у березы – по надземной и фитомассе стволов и ветвей, а у пихты – только по надземной и фитомассе стволов.

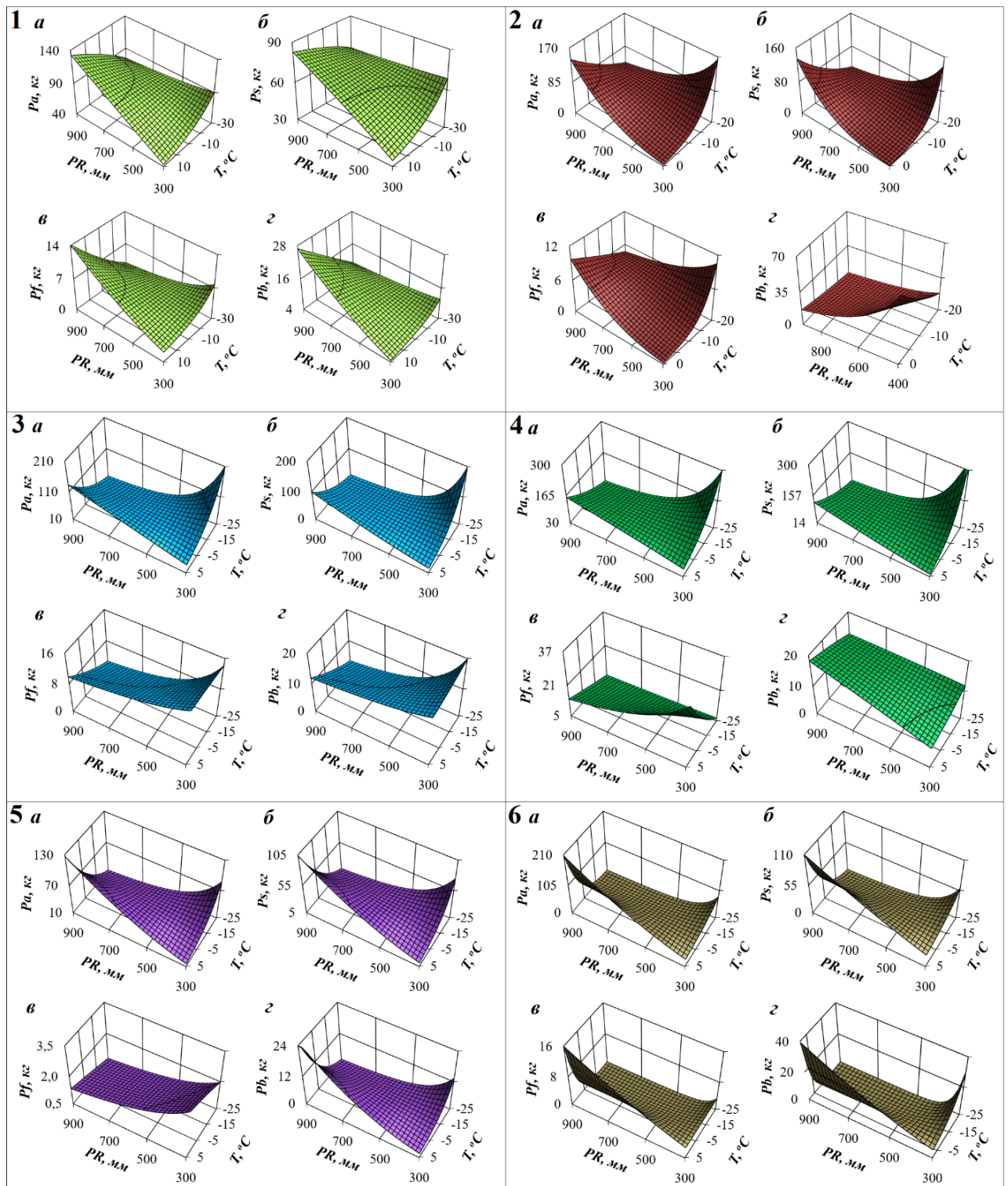


Рисунок 5.3 – Расчетные изменения фракций фитомассы в зависимости от средней температуры января (T) и среднего количества осадков (PR)
 Обозначения фракций: a, b, c, d – соответственно надземная фитомасса, фитомасса ствола, листья (хвои) и ветвей.
 Обозначения видов (родов): 1, 2, 3, 4, 5, 6 – соответственно сосна, кедр, ель, пихта, берёза и осина.

Но главное – за исключением модели для массы хвои у пихты, комбинированная переменная $[\ln(T+50)] \cdot (\ln PR)$ во всех случаях имеет знак плюс, что означает, что большинство полученных закономерностей подтверждают их соответствие принципу лимитирующего фактора. Это дает основание сделать вывод, что на уровне модельных деревьев в основном соблюдается действие лимитирующего фактора при оценке изменений фитомассы в трансевразийских градиентах температур и осадков. Этот вывод подтверждается независимо от структуры модели, т. е. независимо от того, предназначена модель для наземной оценки или для дистанционной лазерной.

Недостаточно высокая значимость некоторых переменных в моделях (5.1) объясняется недостаточным объемом фактических данных, высокой изменчивостью неучтенных факторов и неточностями измерений, которые становятся в данных случаях превалирующими по отношению к изменчивости, объясняемой морфометрическими и климатическими переменными. По мере пополнения базы данных новыми определениями названные закономерности будут уточняться.

В дальнейшем предстоит выяснить причину этой неопределенности: в какой мере это вызвано видовой спецификой распределения ассимилятов по фракциям (Poorter et al., 2015) и в какой – недостаточной представленностью фактического материала по отдельным климатическим областям. Подобные неопределенности могут быть также следствием различий в морфоструктуре древостоев, в соотношении числа деревьев разного социального статуса и других, неизвестных пока обстоятельств.

Сравнительный анализ реакции видов на климатические сдвиги рассмотрим на примере только надземной фитомассы деревьев как показателя, наиболее однозначно реагирующего на температуру и осадки по сравнению с составляющими его фракциями, особенно изменчивыми хвоей (листвой) и ветвями по показателю фитомассы. Это сравнение выполним на предельных значениях климатических факторов, в данном случае лимитирующих надземную фитомассу равновеликих деревьев.

Сводные по древесным видам закономерности для надземной фитомассы

деревьев (рисунки 5.4 и 5.5) подтверждают ранее упомянутый принцип лимитирующего фактора: в условиях недостатка влаги ($PR = 300$ мм) любое повышение температуры усугубляет ее дефицит, и фитомасса уменьшается (рисунок 5.4б), а в условиях достаточного увлажнения ($PR = 900$ мм) повышение температуры вызывает эффект прямо противоположный (рисунок 5.4а). В холодных регионах ($T = -25^{\circ}\text{C}$) увеличение осадков вызывает «сверхнормативное» переувлажнение, и фитомасса деревьев снижается (рисунок 5.5а), а в теплых регионах ($T = 5^{\circ}\text{C}$), эффект противоположный, и фитомасса увеличивается (рисунок 5.5б). Эти области оптимума и пессимума хорошо видны как на рисунке 5.3, так и на рисунках 5.4 и 5.5. Также очевидно, что реакция фитомассы деревьев на изменения климатических переменных является видоспецифичной, хотя у большинства видов наблюдаются схожие тренды.

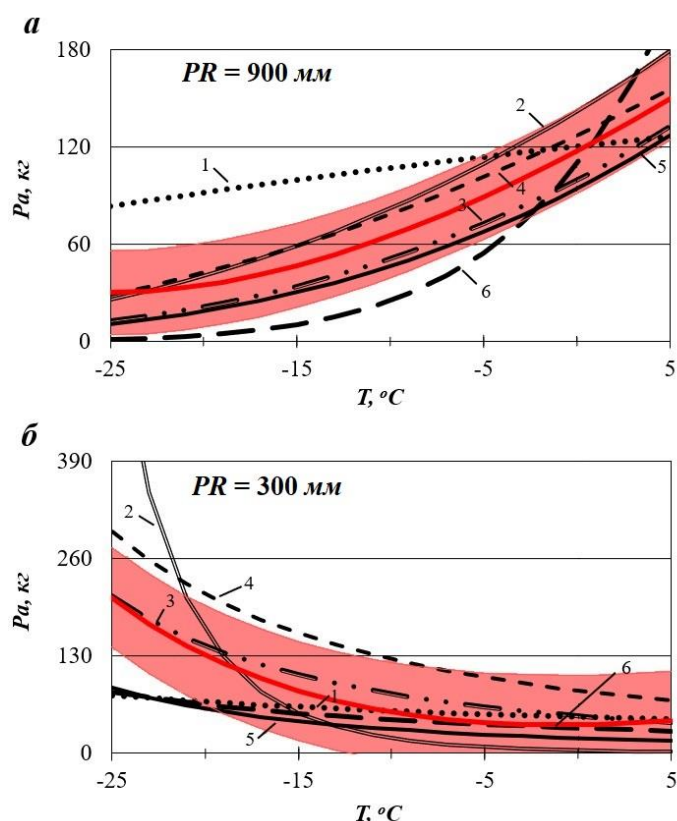


Рисунок 5.4 – Изменение расчетных значений надземной фитомассы деревьев в связи с повышением зимней температуры при обильных осадках $PR = 900$ мм (а) и при недостаточных осадках $PR = 300$ мм (б)

Обозначения здесь и далее: 1, 2, 3, 4, 5, 6 – соответственно *Pinus* L. (двухвойные сосны), *Harpoxylon* (пятихвойные сосны), *Picea* L., *Abies* Mill., *Betula* L., *Populus* L.

Здесь и далее: обобщенная для всех видов закономерность показана цветной линией регрессии, а тональная область показывает ее ошибку.

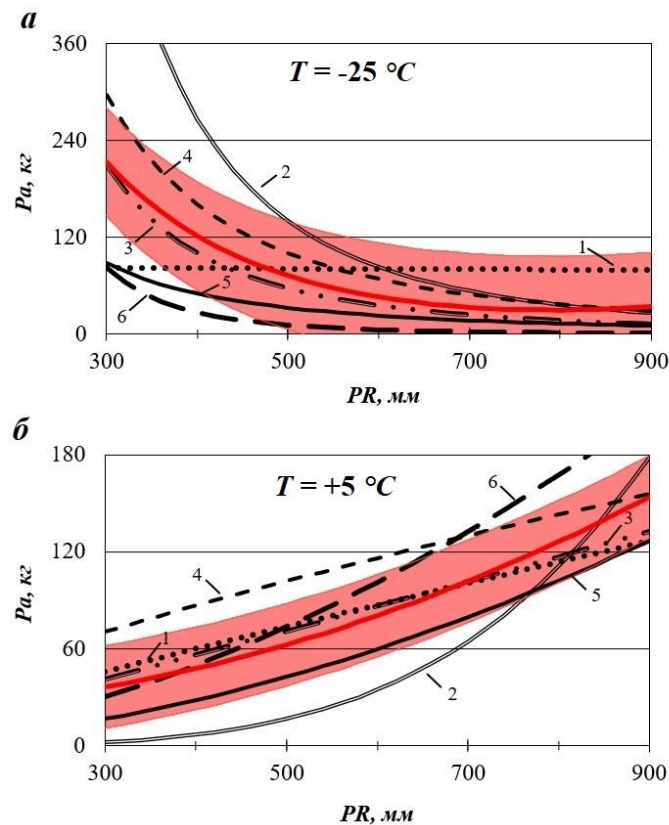


Рисунок 5.5 – Изменение расчетных значений надземной фитомассы деревьев в связи с повышением среднегодовых осадков при средней январской температуре $-25\text{ }^{\circ}\text{C}$ (а) и при $+5\text{ }^{\circ}\text{C}$ (б)

Таким образом, как и в предыдущей главе, посвященной анализу моделей фитомассы для наземной таксации, в построенных в настоящей главе моделях имеются по показателю фитомассы четыре оптимальных сочетания температур и осадков (правые части рисунков 5.4а и 5.5б и левые части рисунков 5.4б и 5.5а) и четыре пессимальных сочетания (левые части рисунков 5.4а и 5.5б и правые части рисунков 5.4б и 5.5а). Очевидно, что реакция фитомассы деревьев на изменения климатических переменных является видоспецифичной, хотя у большинства видов наблюдаются однонаправленные тренды.

С целью удобства численного представления названных трехмерных закономерностей вынесем графические зависимости для надземной фитомассы, представленные на рисунке 5.3, отдельно от остальных фракций (рисунок 5.6).

Используя графики на рисунке 5.6 и таблицы, по которым они построены, мы вычислили, на сколько кг произойдет увеличение надземной фитомассы деревьев шести древесных родов при изменении температур и осадков на предельных значениях их территориальных градиентов (таблица 5.3).

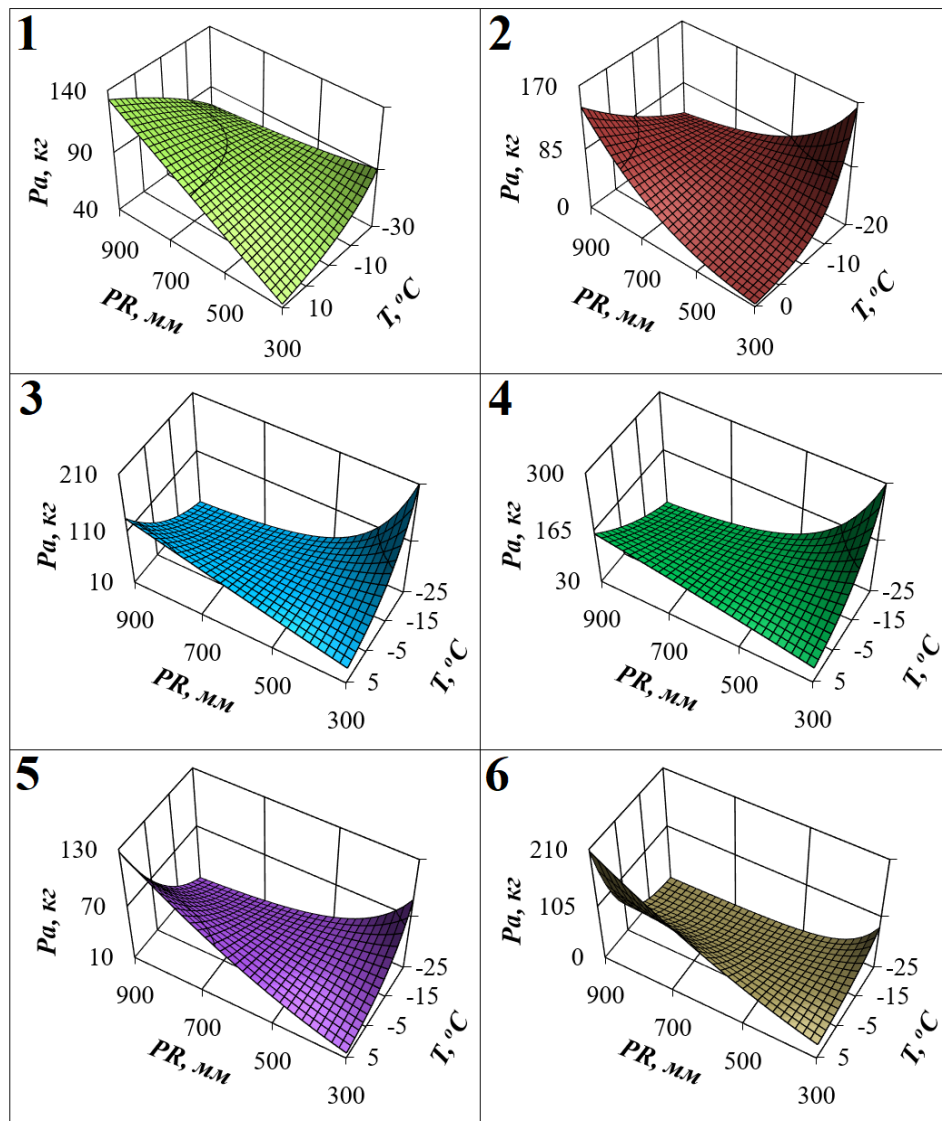


Рисунок 5.6 – Расчетные согласно модели (5.1) изменения надземной фитомассы деревьев в связи с средней температурой января (T) и среднегодовыми осадками (PR)

Судя по цифровым данным таблицы 5.3, наименьшее изменение надземной фитомассы деревьев на предельных значениях температур и осадков в их территориальных градиентах возможно у двухвойных сосен и наибольшее – у пятихвойных сосен. В целом, на предельных значениях влагообеспеченности ($PR = 900$ мм и $PR = 300$ мм) снижение фитомассы при повышении температуры в влажных регионах перекрывает ее увеличение при повышении температуры в сухих регионах ($4,99 - 4,25 = 0,74$ кг), а на предельных значениях теплообеспеченности ($T = 5^\circ\text{C}$ и $T = -25^\circ\text{C}$), снижение фитомассы при повышении осадков в холодных регионах перекрывает ее увеличение при повышении осадков в теплых регионах ($6,15 - 4,01 = 2,14$ кг).

Таблица 5.3 – Изменение надземной фитомассы дерева при повышении температур и осадков на предельных значениях их территориальных градиентов

Род (вид)	Изменение надземной фитомассы дерева (кг):			
	Увеличение (кг) при повышении		Снижение (кг) при повышении	
	температуры на 1°С в влажных регионах (PR = 900 мм)	годовых осадков на 20 мм в теплых регионах (T = 5°С)	температуры на 1°С в сухих условиях (PR = 300 мм)	годовых осадков на 20 мм в холодных регионах (T = -25°С)
<i>Pinus</i>	1,45	2,70	1,07	0,09
<i>Нарлохylon</i>	5,11	5,90	11,57	15,98
<i>Picea</i>	4,01	3,05	5,62	6,58
<i>Abies</i>	4,23	2,84	7,55	8,94
<i>Betula</i>	3,89	3,69	2,39	2,59
<i>Populus</i>	6,83	5,87	1,75	2,71
M ± σ	4,25 ± 1,76	4,01 ± 1,49	4,99 ± 4,07	6,15 ± 5,76

Представляет интерес выяснить, есть ли регионы, где фитомасса остается неизменной в территориальных градиентах температур и осадков, и каковы значения тех или иных температур и осадков на территории Евразии, в точках которых для каждого рода имеются постоянные значения надземной фитомассы равновеликих деревьев. По данным таблиц, служащих основой построения 3D-поверхностей на рисунке 5.6, такие соотношения вычислены и приведены в таблице 5.4.

Таблица 5.4 – Территориальные температуры (T_{int} , °С) и осадки (PR_{int} , мм), которым соответствуют стабильные значения фитомассы деревьев (P_{const} , кг)

Род (вид)	T_{int}	PR_{int}	P_{const}
<i>Pinus</i>	-27	550	81
<i>Нарлохylon</i>	-15	680	58
<i>Picea</i>	-6	470	67
<i>Abies</i>	-5	500	101
<i>Betula</i>	-12	470	37
<i>Populus</i>	-7	360	41
M ± σ	-12,0 ± 8,3	505 ± 106	64,2 ± 24,3

Мы видим, что значения территориальных температур и осадков, обеспечивающих неизменную величину фитомассы деревьев, являются видоспецифичными. Региональные январские температуры для неизменных значений фитомассы варьируют в диапазоне от -5°C до -20°C , а годовые осадки – от 360 до 680 мм. Среднее статистическое значение фитомассы подобных равновеликих деревьев для всех видов (родов) составляет $64,2 \pm 24,3$ кг при средней январской температуре $-12,0 \pm 8,3^{\circ}\text{C}$ и среднегодовых осадках 505 ± 106 мм.

5.2 Использование построенных моделей, чувствительных к территориальным градиентам температур и осадков, для прогнозирования изменений надземной фитомассы деревьев в темпоральных градиентах температур и осадков на основе принципа пространственно-временного замещения

По аналогии с материалами главы 4, рассмотрим описанные в разделе 5.1 закономерности в ином ракурсе, а именно, посмотрим, какова будет реакция фитомассы деревьев, если при постоянстве территориальных градиентов температур и осадков мы предположим повышение температуры во времени на 1°C и сокращение годовых осадков на 20 мм. Чтобы получить представление о том, как будет реагировать фитомасса дерева на предполагаемые будущие изменения температур и осадков, мы берем на двухфакторных поверхностях (рисунок 5.6) в табличной их реализации приращения фитомассы, соответствующие приращениям по оси температур с шагом 1°C и по оси годовых осадков с шагом 20 мм.

На рисунке 5.7 показано изменение фитомассы деревьев (Δa , %) при повышении температуры на 1°C в разных климатических зонах (территориальных градиентах), характеризующихся разными соотношениями температуры и осадков. Как и в главе 4, получена общая закономерность евразийского масштаба: в достаточно влагообеспеченных климатических поясах повышение температуры при неизменном количестве осадков вызывает её увеличение (красные области поверхностей

на рисунке 5.7), а во влагодефицитных поясах – снижение (синие области поверхностей на рисунке 5.7).

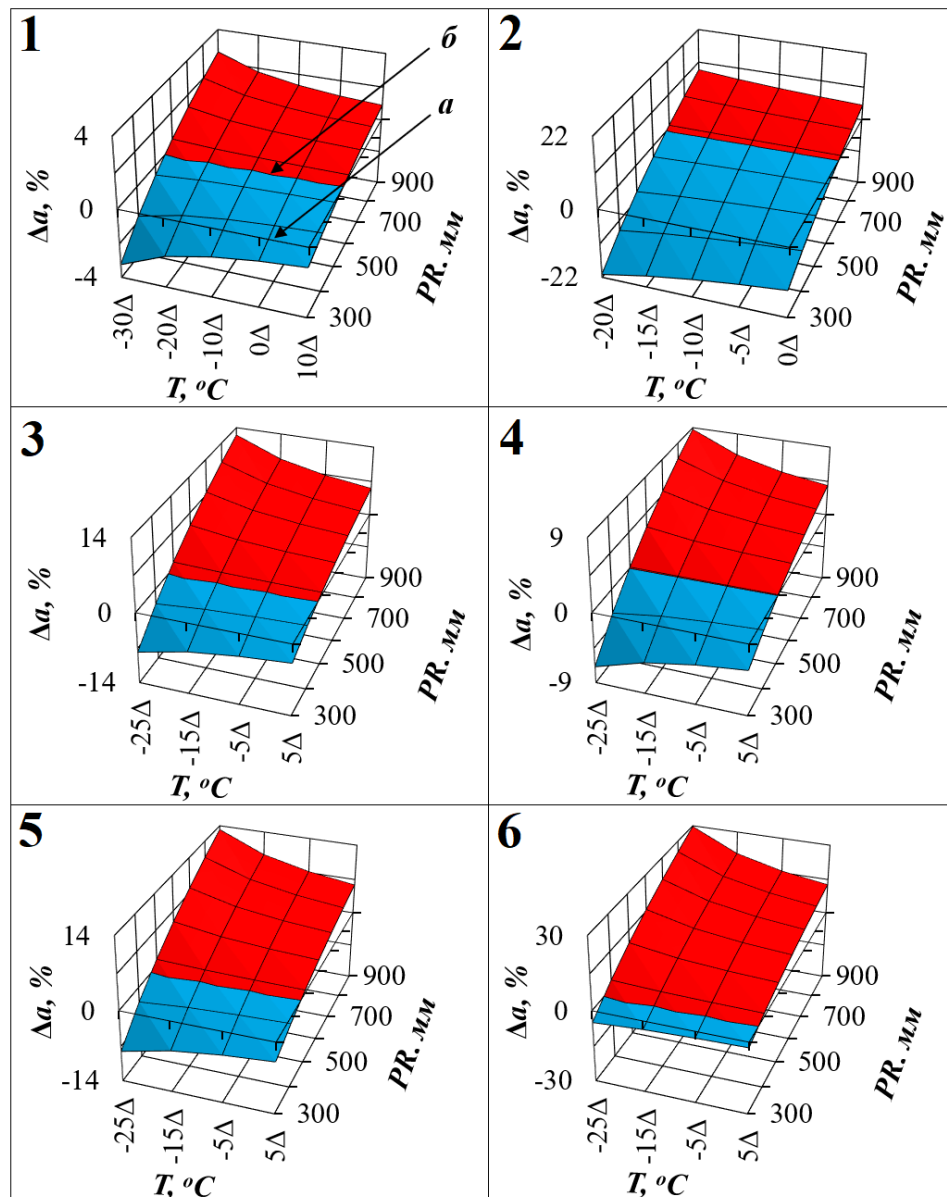


Рисунок 5.7 – Изменение фитомассы деревьев при повышении температуры на 1°C вследствие предполагаемого изменения климата при разных территориальных уровнях температур и осадков
a – плоскость, соответствующая нулевому изменению фитомассы при предполагаемом повышении температуры на 1°C ;
б – линия разграничения положительных и отрицательных изменений фитомассы при предполагаемом повышении температуры на 1°C .

На рисунке 5.8 показано изменение фитомассы деревьев ($\Delta, \%$) при снижении уровня годовых осадков на 20 мм в разных климатических зонах. При этом предполагается, что температура января изменяется только территориально, а осадки в результате изменения климата снижаются на 20 мм при разных террито-

риальных уровнях осадков, обозначаемых как $-400\Delta \dots -900\Delta$. Установлена общая трансконтинентальная закономерность: в теплых климатических поясах сокращение уровня осадков на 20 мм при неизменной средней температуре января вызывает снижение надземной фитомассы (синяя область поверхностей), а в холодных климатических поясах – ее увеличение (красная зона поверхностей) (рисунок 5.8).

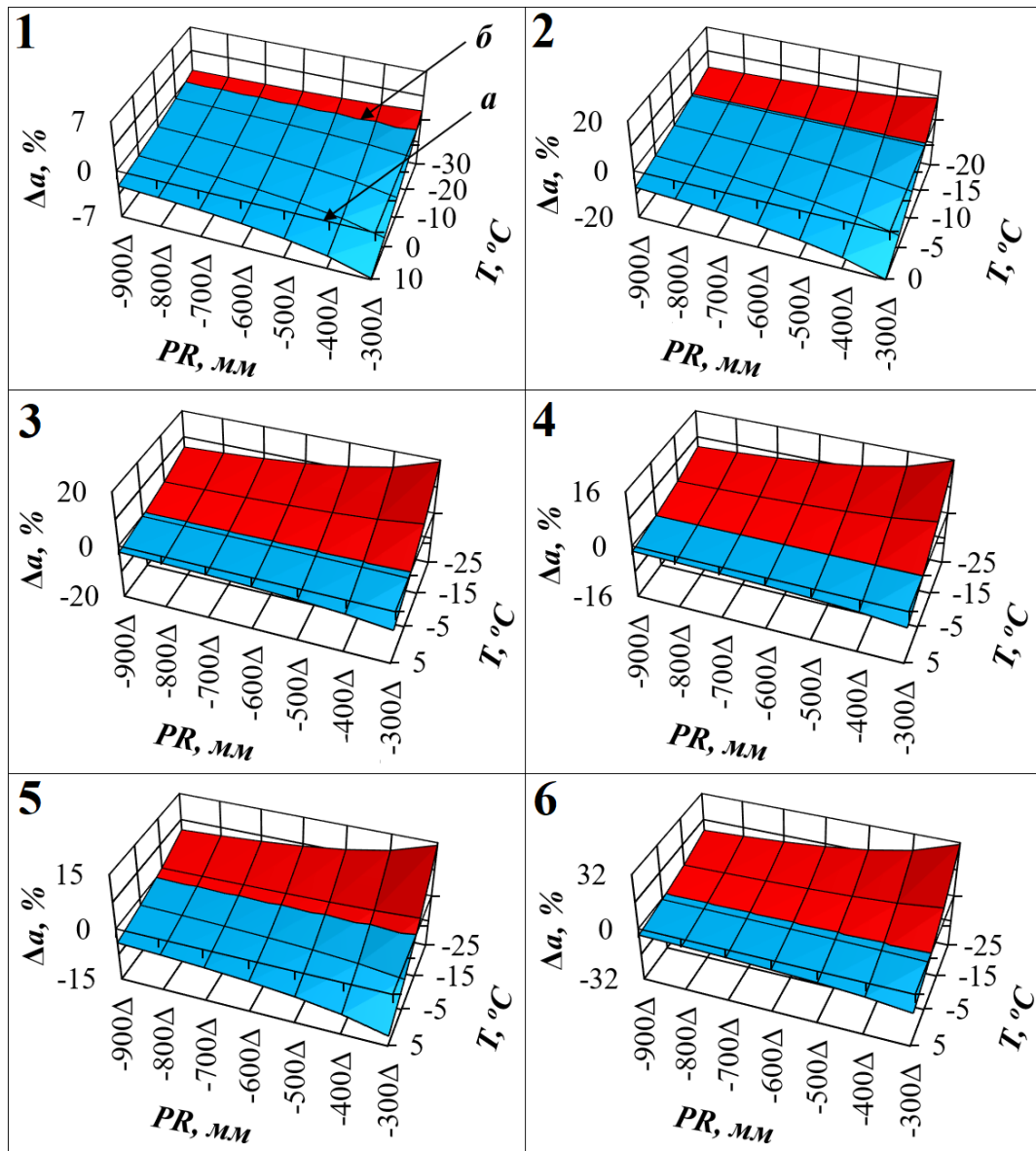


Рисунок 5.8 – Изменение фитомассы деревьев при снижении уровня осадков на 20 мм вследствие предполагаемого изменения климата при разных территориальных уровнях температур и осадков
a – плоскость, соответствующая нулевому изменению фитомассы при предполагаемом снижении осадков на 20 мм;
b – линия разграничения положительных и отрицательных изменений фитомассы при предполагаемом снижении осадков на 20 мм.

Численное выражение названных закономерностей представлено в таблице 5.5. Мы видим, что на предельных значениях температур и осадков в их темпоральных градиентах процентные увеличения и снижения фитомассы деревьев являются видоспецифичными. В то же время, названные изменения являются однонаправленными, и в целом повторяются закономерности, обусловленные действием лимитирующего фактора, ранее показанные в территориальных градиентах.

Таблица 5.5 – Изменение надземной фитомассы дерева при повышении температур и снижении осадков на предельных значениях их темпоральных градиентов

Род (вид)	Пределы	Увеличение (+) и снижение (-) надземной фитомассы дерева (%) при:			
		повышении температуры на 1°C в влажных условиях (PR = 900 мм)	снижении годовичных осадков на 20 мм в холодных регионах (T = -25°C)	повышении температуры на 1°C в сухих условиях (PR = 300 мм)	снижении годовичных осадков на 20 мм в теплых регионах (T = 5°C)
<i>Pinus</i>	<i>max</i>	+2,11	-0,41	-2,61	-6,18
	<i>min</i>	+0,96	-0,13	-1,21	-2,06
<i>Haploxydon</i>	<i>max</i>	+10,08	+21,89	-24,62	-24,43
	<i>min</i>	+4,51	+6,67	-12,18	-8,72
<i>Picea</i>	<i>max</i>	+12,47	+19,39	-7,77	-7,07
	<i>min</i>	+5,55	+5,94	-3,65	-2,36
<i>Abies</i>	<i>max</i>	+8,77	+15,79	-6,91	-4,86
	<i>min</i>	+3,94	+4,89	-3,24	-1,61
<i>Betula</i>	<i>max</i>	+13,20	+14,29	-8,01	-12,05
	<i>min</i>	+5,86	+4,45	-3,76	-4,10
<i>Populus</i>	<i>max</i>	+29,63	+31,01	-4,90	-11,39
	<i>min</i>	+12,66	+9,20	-2,28	-3,86
M ± σ	<i>max</i>	+12,71 ± 9,18	+16,99 ± 10,37	-9,14 ± 7,85	-11,0 ± 7,18
	<i>min</i>	+5,58 ± 3,88	+5,17 ± 3,09	-4,39 ± 3,94	-3,79 ± 2,62

Поскольку предполагаемые темпоральные изменения фитомассы рассчитаны при условии постоянства территориальных градиентов температур и осадков, положение линий разграничения положительных и отрицательных изменений фи-

томассы при предполагаемых как повышении температуры на 1°C, так и понижении количества годовых осадков на 20 мм (линии *б* на рисунках 5.7 и 5.8), соответствует значениям территориальных температур и осадков, показанных в таблице 5.3.

Полученные закономерности следует считать предварительными, имея в виду разнообразие методов получения исходных данных о фитомассе деревьев, их неравномерную представленность в разных климатических регионах, неточную привязку пробных площадей к климатическим картам вследствие интерполяционной процедуры, низкое разрешение используемых климатических карт, несоответствие между временем получения данных о фитомассе и временем составления климатических карт, наконец, наличие тривиальных ошибок в расчетах. Сказанное может служить объяснением, почему из 10-12 основных лесообразующих родов Евразии действие закона лимитирующего фактора в трансконтинентальных климатических градиентах установлено лишь для шести родов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ ПО ГЛАВЕ 5

При моделировании возможных климатически обусловленных изменений фитомассы деревьев принята структура многофакторной регрессионной модели, включающая в себя в качестве независимых переменных как структурные характеристики деревьев (диаметр кроны и высота дерева), так и показатели температур и осадков. Вклады структурных и климатических переменных в объяснение изменчивости фитомассы деревьев построенными моделями составили в среднем соответственно 83% и 17%. Разработанные аллометрические модели, описывающие положительную связь фитомассы всех компонентов деревьев с шириной кроны и высотой дерева на статистически значимом уровне, дают возможность оценивать все компоненты фитомассы методами дистанционного зондирования с высокой степенью точности.

Закономерности изменения фитомассы лесообразующих видов в климатических градиентах Евразии, полученные при моделировании фитомассы по диа-

метру кроны и высоте дерева, повторяют закономерности, полученные при моделировании фитомассы по диаметру ствола и высоте дерева.

В результате выполненного регрессионного анализа впервые установлено, что в трансконтинентальных климатических градиентах действие лимитирующего фактора проявляется при моделировании фитомассы деревьев у всех древесных родов: в холодных условиях лимитирующим фактором является избыток осадков, а в обеспеченных теплом условиях лимитирующим фактором становится их дефицит; во влажных условиях лимитирующим фактором является избыток влаги, а в сухих – ее дефицит. Иными словами, на трансконтинентальном уровне установлено влияние на фитомассу деревьев таких территориально обусловленных лимитирующих факторов, как недостаток или избыток теплообеспеченности, а также недостаток или избыток влагообеспеченности территории.

Таким образом, мы наблюдаем не простую смену одного лимитирующего фактора другим, как это происходит при однофакторном анализе, а смену знака воздействия на продуктивность деревьев при рассмотрении одновременного действия температур и осадков, а именно, смену положительного воздействия на отрицательное и наоборот.

Построенные на эмпирическом материале климатически обусловленные модели фитомассы деревьев, чувствительные к территориальным градиентам температур и осадков, применены при прогнозировании изменений фитомассы деревьев во времени на основе принципа пространственно-временного замещения. Установлено, что действие закона лимитирующего фактора проявляется не только в территориальных, но и в предполагаемых темпоральных градиентах температур и осадков.

Полученные результаты означают, что климатические сдвиги могут вызвать как увеличение, так и снижение фитомассы равновеликих деревьев. Последнее явление соответствует регионам, характеризуемым критическими показателями температур и осадков. Это согласуется с известным положением, согласно которому наиболее выраженные изменения растительных группировок под влиянием климата прослеживаются в крайних для них условиях существования (Шиятов,

1964; Бирюков, 1968).

Установлены территориальные значения температур и осадков тех регионов, в которых фитомасса деревьев остается относительно стабильной. Эти значения температур и осадков видоспецифичны и варьируют в диапазоне зимних температур от -5°C до -20°C , а годовые осадки – в диапазоне от 360 до 680 мм.

ГЛАВА 6. РЕГРЕССИОННЫЕ МОДЕЛИ ФИТОМАССЫ ДРЕВОСТОЕВ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ РОДОВ ЕВРАЗИИ, ЧУВСТВИТЕЛЬНЫЕ К ИЗМЕНЕНИЮ ТЕМПЕРАТУР И ОСАДКОВ, В КОНТЕКСТЕ ЗАКОНА ЛИМИТИРУЮЩЕГО ФАКТОРА

6.1 Закономерности изменения фитомассы древостоев лесобразующих видов (родов) в территориально распределенных градиентах температур и осадков и проверка их соответствия действию закона лимитирующего фактора на трансконтинентальном уровне

В настоящем разделе путем многофакторного регрессионного анализа мы намереваемся выяснить, (1) как компоненты фитомассы связаны не только с таксационными показателями древостоев, но также с территориально распределенными в Евразии показателями температуры и влажности и (2) какой вклад в объяснение дисперсии компонентов фитомассы имеют таксационные показатели древостоев и климатические переменные.

Для решения поставленной задачи использованы материалы базы данных в количестве 6 838 пробных площадей, приведенные в главе 2 (таблица 2.3). Поскольку не все подроды и роды представлены достаточным количеством пробных площадей, для анализа их фитомассы в климатических градиентах Евразии привлечены только шесть подродов и родов, характеристика исходных данных для которых приведена в таблице 6.1.

Таблица 6.1 – Статистики показателей фитомассы 5 268 древостоев, включенных в расчет моделей фитомассы, чувствительных к изменению климата

Обозначение статистик	Анализируемые показатели						
	<i>A</i>	<i>N</i>	<i>M</i>	<i>Pf</i>	<i>Pb</i>	<i>Ps</i>	<i>Pa</i>
Подрод <i>Pinus</i> L. (двухвойные сосны)							
Mean	53	3,7	188,3	5,7	11,3	81,5	98,6
Min	4	0,05	1,3	0,07	0,19	0,46	2,0
Max	383	145,0	700,0	20,1	52,9	324,4	358,4

Продолжение таблицы 6.1

Обозначение статистик	Анализируемые показатели						
	<i>A</i>	<i>N</i>	<i>M</i>	<i>Pf</i>	<i>Pb</i>	<i>Ps</i>	<i>Pa</i>
SD	39,9	7,8	132,6	2,5	6,9	58,3	63,9
CV, %	75,5	210,2	70,4	43,9	61,6	71,6	64,9
n	2 854	2 794	2 671	2 799	2 686	2 677	2 673
<i>Подрод <i>Parloxylon</i> (пятихвойные сосны)</i>							
Mean	118	1,7	246,2	6,1	15,5	103,4	124,6
Min	7	0,12	0,17	0,05	0,03	0,06	0,14
Max	380	36,2	656,0	47,7	89,0	255,6	324,0
SD	79,5	4,2	192,8	6,4	16,2	80,8	95,5
CV, %	67,4	254,6	78,3	104,8	104,7	78,1	76,6
n	156	157	157	155	155	156	155
<i>Род <i>Picea</i> L.</i>							
Mean	84	2,8	329,6	12,2	19,9	130,5	162,3
Min	3	0,13	0,005	0,03	0,01	0,003	0,04
Max	350	281,0	1152,0	45,4	116,2	1280,0	1434,9
SD	51,8	12,9	218,4	7,2	12,7	94,5	107,5
CV, %	61,5	461,3	66,3	59,3	63,9	72,4	66,2
n	876	837	851	868	835	834	835
<i>Род <i>Abies</i> Mill.</i>							
Mean	79	14,0	299,0	10,6	18,3	114,6	146,0
Min	3	0,13	3,0	1,0	0,4	1,0	3,7
Max	283	1 000,0	1294,0	33,4	84,6	517,6	597,8
SD	41,8	88,3	228,2	6,1	13,0	93,3	111,3
CV, %	53,2	630,3	76,3	57,8	71,3	81,3	76,2
n	271	271	271	271	254	271	254
<i>Род <i>Betula</i> L.</i>							
Mean	44	16,1	167,8	3,3	12,9	86,9	104,2
Min	2	0,08	0,3	0,02	0,08	0,17	0,3
Max	240	2163,0	500,0	14,8	51,2	239,0	280,2

Окончание таблицы 6.1

Обозначение статистик	Анализируемые показатели						
	<i>A</i>	<i>N</i>	<i>M</i>	<i>Pf</i>	<i>Pb</i>	<i>Ps</i>	<i>Pa</i>
SD	27,8	113,7	103,6	1,8	8,7	54,3	61,5
CV, %	63,7	705,7	61,7	54,9	67,8	62,5	59,0
n	540	516	534	535	515	522	513
<i>Род Quercus L.</i>							
Mean	64	1,9	187,3	4,4	26,5	113,0	139,1
Min	4	0,07	2,0	0,5	0,7	1,3	2,7
Max	280	41,2	614,0	17,0	131,0	474,2	510,2
SD	43,9	2,9	138,2	2,3	21,0	87,0	98,3
CV, %	68,7	157,4	73,8	53,0	79,2	77,0	70,7
n	665	665	665	640	620	634	605

Имеющиеся данные географических координат пробных площадей нанесены на карты средней январской температуры (рисунок 6.1) (https://store.mapsofworld.com/image/cache/data/map_2014/currents-and-temperature-jan-enlarge-900x700.jpg) и среднегодовых осадков (рисунок 6.2) (<http://www.mapmost.com/world-precipitation-map/free-world-precipitation-map/>) (World Weather Maps, 2007) и одновременно совмещены с таксационными и биологическими показателями древостоев в одной общей матрице, которая была включена затем в процедуру регрессионного анализа.

Исходные положения моделирования и полученные в результате регрессионного анализа соотношения имеют эколого-географическую интерпретацию. Биологическая продуктивность лесов определяется климатическими факторами, но лишь в первом приближении, поскольку есть еще онтогенетический, ценогенетический, эдафический и другие уровни ее изменчивости. Поэтому в регрессионные уравнения в качестве независимых переменных, объясняющих изменчивость зависимых переменных, мы включаем, наряду с климатическими параметрами, возраст, густоту и запас древостоя.

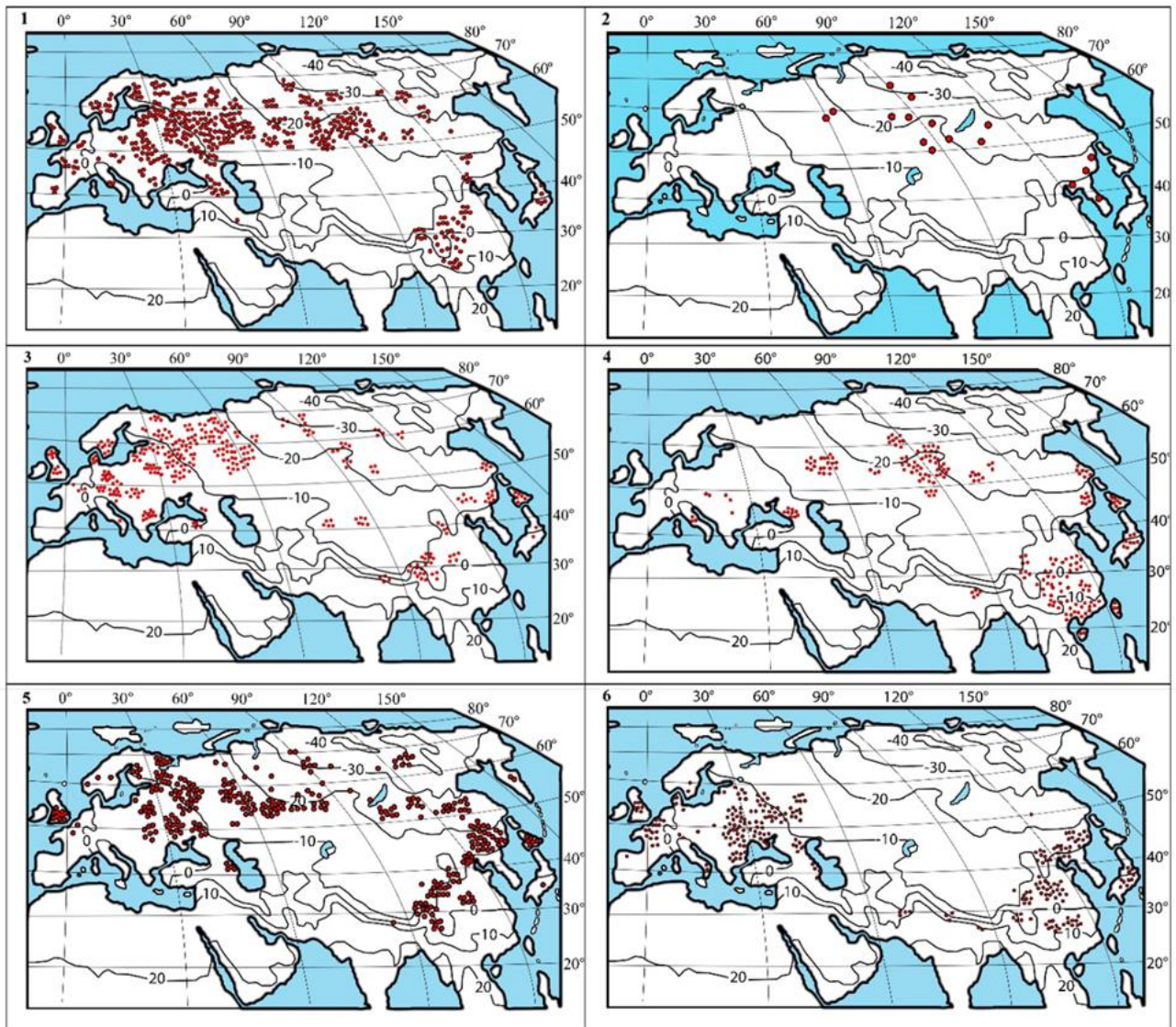


Рисунок 6.1 – Распределение пробных площадей, на которых определены показатели фитомассы, на схемах изолиний средней температуры января, °С (World Weather Maps, 2007)

Обозначения здесь и далее: 1, 2, 3, 4, 5, 6 – соответственно *Pinus L.*, *Haploxydon* (Koehne), *Picea L.*, *Abies Mill.*, *Betula L.*, *Quercus L.*

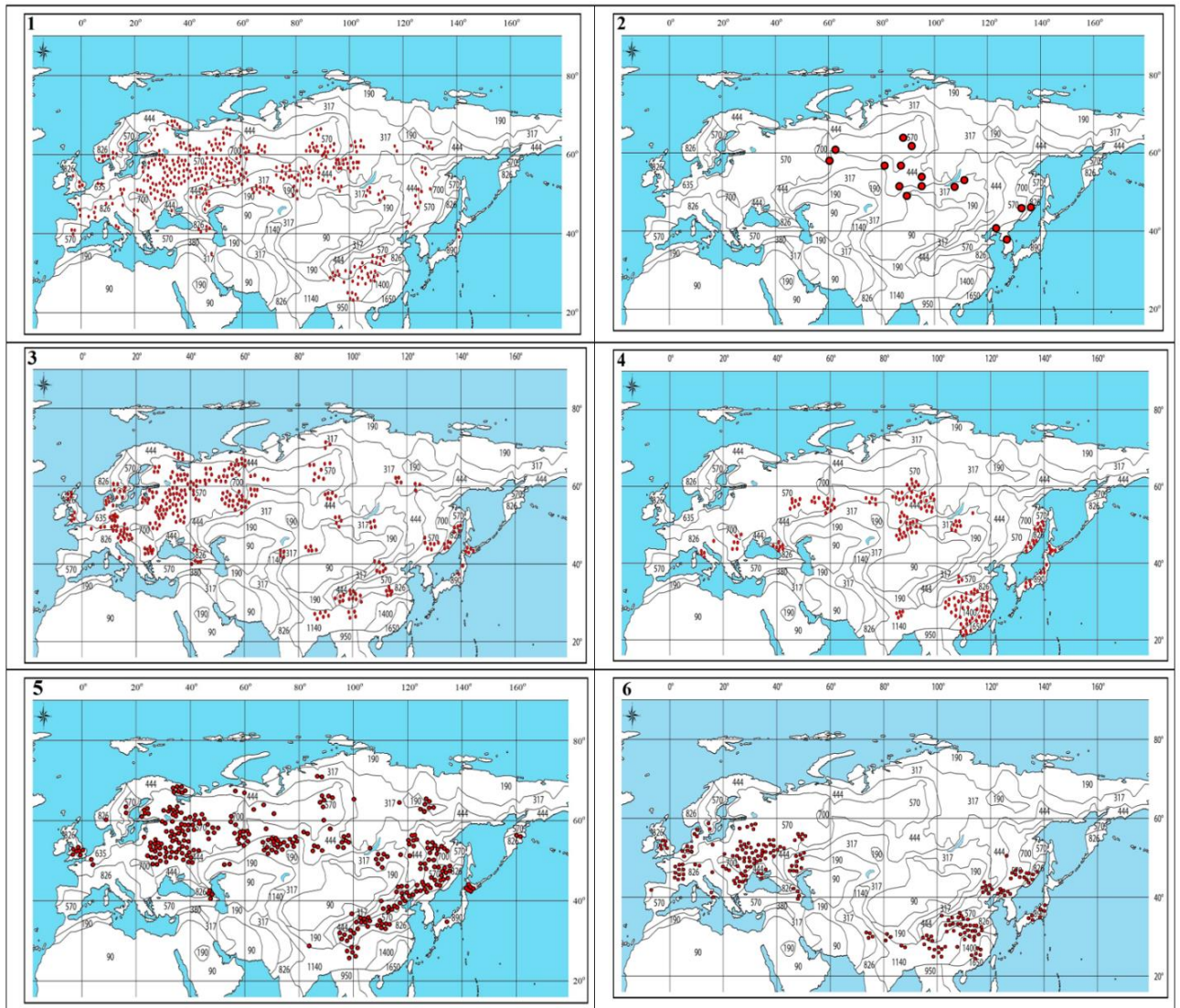


Рисунок 6.2 – Распределение пробных площадей, на которых определены показатели фитомассы, на схемах изолиний среднегодовых осадков, мм (World Weather Maps, 2007)

Далее использована техника многофакторного регрессионного анализа согласно структуре модели:

$$\ln P_i = a_0 + a_1 (\ln A) + a_2 (\ln M) + a_3 (\ln N) + a_4 [\ln(T+50)] + a_5 (\ln PR) + a_6 [\ln(T+50)](\ln PR). \quad (6.1)$$

Результаты расчета уравнений (6.1) приведены в таблице 6.2.

Процедура регрессионного анализа дает возможность оценить вклад каждой независимой переменной модели (6.1) в объяснение изменчивости анализируемой (искомой) переменной (Лиёпа, 1980). Результаты оценки названных вкладов показаны в таблице 6.3.

Таблица 6.2 – Характеристика уравнений фитомассы (6.1) для насаждений лесообразующих видов (родов) Евразии

$\ln(Y)$	a_0^{**}	$\ln A$	$(\ln A)(\ln M)$	$\ln M$	$\ln N$	$(\ln A)(\ln N)$	$\ln(T+50)$	$\ln PR$	$\frac{[\ln(T+50)]}{(\ln PR)}$	$adjR^2$	SE
Подрод <i>Pinus</i> L. (двухвойные сосны)											
$\ln(Pf)$	18,8486	-0,3626	-	0,4255	0,0271	-	-5,1902	-2,7831	0,8066	0,424	0,36
$\ln(Pb)$	16,8526	-0,1590	-	0,5699	-0,0876	-	-4,9575	-2,8231	0,8318	0,650	0,39
$\ln(Ps)$	0,4703	0,1280	-	0,9320	0,0252	-	-0,4814	-0,3096	0,0976	0,964	0,17
$\ln(Pa)$	5,7981	0,0236	-	0,8241	-	-	-1,6150	-0,9619	0,2763	0,949	0,18
Подрод <i>Harpoxylon</i> (пятихвойные сосны)											
$\ln(Pf)$	88,4454	-0,5773	-	0,6586	-	-	-26,9353	-13,1945	4,0714	0,814	0,50
$\ln(Pb)$	190,75	-0,2513	-	0,7713	-	-	-57,6368	-29,4586	8,8792	0,940	0,40
$\ln(Ps)$	26,4030	0,0894	-	0,9999	-	-	-8,3785	-4,2759	1,2921	0,996	0,13
$\ln(Pa)$	40,7752	-	-	0,8929	0,1726	-0,0420	-12,2685	-6,4326	1,9283	0,993	0,15
Род <i>Picea</i> L.											
$\ln(Pf)$	3,0072	-1,0909	0,1508	-	-0,4751	0,1710	1,0924 ^(*)	-0,0411 ^(*)	-0,1362 ^(*)	0,608	0,41
$\ln(Pb)$	2,1364	-0,9453	0,1652	-	-0,5118	0,1714	0,9666 ^(*)	-0,0511 ^(*)	-0,0983 ^(*)	0,699	0,42
$\ln(Ps)$	29,8694	-1,0137	0,2547	-	-0,6350	0,2093	-7,1017	-4,4012	1,1609	0,904	0,40
$\ln(Pa)$	22,7497	-1,0237	0,2262	-	-0,4875	0,1655	-4,8288	-3,1244	0,8031	0,904	0,34

Продолжение таблицы 6.2

$\ln(Y)$	a_0^{**}	$\ln A$	$(\ln A)(\ln M)$	$\ln M$	$\ln N$	$(\ln A)(\ln N)$	$\ln(T+50)$	$\ln PR$	$\frac{[\ln(T+50)]}{(\ln PR)}$	$adjR^2$	SE
Род <i>Abies</i> Mill.											
$\ln(Pf)$	12,1684	-0,2865	-	0,5994	-	0,0246	-3,8637 ^(*)	-1,7061 ^(*)	0,5601 ^(*)	0,727	0,30
$\ln(Pb)$	19,5025	0,1859	-	0,6431	-	0,0097	-6,4993	-3,2844	1,0107	0,833	0,30
$\ln(Ps)$	9,9279	0,1019	-	0,9729	-	0,0056	-3,2876	-1,8273	0,5338	0,983	0,12
$\ln(Pa)$	12,0556	0,0708	-	0,8550	-	0,0098	-3,7137	-2,0047	0,6029	0,972	0,13
Род <i>Betula</i> L.											
$\ln(Pf)$	-31,0035	-	-	0,5454	0,1728	-	8,6344	4,5756	-1,3468	0,423	0,42
$\ln(Pb)$	21,4029	0,1282	-	0,6810	0,0872	-0,0534	-5,5648	-3,9280	0,9675	0,800	0,34
$\ln(Ps)$	0,7493	-0,0654	-	1,0050	-0,0604	0,0103	-0,3806 ^(*)	-0,1207 ^(*)	0,0429 ^(*)	0,979	0,12
$\ln(Pa)$	2,3087	-0,0252	-	0,9339	0,0183	-0,0128	-0,6055	-0,3598	0,0929	0,975	0,12
Род <i>Quercus</i> L.											
$\ln(Pf)$	10,0733	0,2212	-	0,2063	0,1469	-	-4,6694	-1,6037	0,7131	0,423	0,41
$\ln(Pb)$	25,3852	0,2394	-	0,5305	-0,0735	-	-8,9476	-4,0631	1,4012	0,673	0,46
$\ln(Ps)$	0,3418	0,0684	-	0,9518	0,0180	-	-0,0089	-0,2311	0,0303	0,967	0,16
$\ln(Pa)$	5,8799	0,1071	-	0,8223	-0,0043	-	-1,7786	-0,9870	0,3097	0,951	0,17

Примечание: ^(*) Регрессионные коэффициенты, не значимые на уровне $P < 0,05$.

Таблица 6.3 – Вклад независимых переменных модели (6.1) в объяснение изменчивости зависимых переменных, %

Зависимая переменная	Независимые переменные уравнений (6.1)									
	lnA (I)	(lnA)× (lnM) (II)	ln(M) (III)	(lnN) (IV)	(lnA)× (lnN) (V)	I+II+III+ IV+V	ln(T+50) (VI)	lnPR (VII)	[ln(T+50)]× (lnPR) (VIII)	VI+ VII+VIII
Подрод <i>Pinus</i> L. (двухвойные сосны)										
<i>Ps</i>	7,0	-	88,1	2,5	-	97,6	0,7	0,8	0,9	2,4
<i>Pb</i>	9,5	-	58,5	9,4	-	77,4	7,4	7,3	7,9	22,6
<i>Pf</i>	24,0	-	48,1	3,2	-	75,3	8,5	7,8	8,4	24,7
<i>Pa</i>	1,8	-	90,3	-	-	92,1	2,6	2,6	2,7	7,9
$X \pm \sigma^{(*)}$	-	-	-	-	-	85,6 ± 10,9	-	-	-	14,4 ± 10,9
Подрод <i>Harpoxylon</i> (пятихвойные сосны)										
<i>Ps</i>	3,4	-	82,1	-	-	85,5	4,9	4,7	4,9	14,5
<i>Pb</i>	5,6	-	36,6	-	-	42,2	19,6	18,7	19,5	57,8
<i>Pf</i>	18,1	-	44,3	-	-	62,4	13,2	11,8	12,6	37,6
<i>Pa</i>	-	-	81,4	2,5	2,3	86,2	4,6	4,5	4,7	13,8
$X \pm \sigma$	-	-	-	-	-	69,1 ± 21,1	-	-	-	30,9 ± 21,1
Род <i>Picea</i> L.										
<i>Ps</i>	17,5	47,7	-	9,1	12,0	86,3	4,8	5,7	5,7	16,2
<i>Pb</i>	24,9	47,2	-	11,1	14,9	98,1	0,9	0,4	0,6	1,9

Продолжение таблицы 6.3

Зависимая переменная	Независимые переменные уравнений (6.1)									
	lnA (I)	(lnA)× (lnM) (II)	ln(M) (III)	(lnN) (IV)	(lnA)× (lnN) (V)	I+II+III+ IV+V	ln(T+50) (VI)	lnPR (VII)	[ln(T+50)]× (lnPR) (VIII)	VI+ VII+VIII
<i>Pf</i>	29,0	43,3	-	10,6	15,1	98,0	1,0	0,2	0,8	2,0
<i>Pa</i>	20,5	49,2	-	8,1	11,0	88,8	3,6	3,9	3,7	11,2
X ± σ	-	-	-	-	-	92,2 ± 6,1	-	-	-	7,8 ± 7,1
Род <i>Abies</i> Mill.										
<i>Ps</i>	5,2	-	80,3	-	2,4	87,9	3,9	3,9	4,3	12,1
<i>Pb</i>	10,5	-	59,1	-	4,2	73,8	8,8	8,2	9,2	26,2
<i>Pf</i>	17,0	-	56,6	-	12,1	85,7	5,2	4,2	4,9	14,3
<i>Pa</i>	3,9	-	76,7	-	4,3	84,9	4,9	4,9	5,3	15,1
X ± σ	-	-	-	-	-	83,1 ± 6,3	-	-	-	16,9 ± 6,3
Род <i>Betula</i> L.										
<i>Ps</i>	3,7	-	87,7	4,3	2,4	98,1	0,9	0,5	0,5	1,9
<i>Pb</i>	5,8	-	47,4	4,9	10,3	68,4	9,8	11,5	10,3	31,6
<i>Pf</i>	-	-	41,3	21,7	-	63,0	12,8	11,6	12,6	37,0
<i>Pa</i>	1,6	-	89,2	1,4	3,4	95,6	1,4	1,6	1,4	4,4
X ± σ	-	-	-	-	-	81,3 ± 18,1	-	-	-	18,7 ± 18,1

Продолжение таблицы 6.3

Зависимая переменная	Независимые переменные уравнений (6.1)									
	lnA (I)	(lnA)× (lnM) (II)	ln(M) (III)	(lnN) (IV)	(lnA)× (lnN) (V)	I+II+III+ IV+V	ln(T+50) (VI)	lnPR (VII)	[ln(T+50)]× (lnPR) (VIII)	VI+ VII+VIII
Род <i>Quercus</i> L.										
<i>Ps</i>	3,8	-	92,7	2,0	-	98,5	0,1	1,0	0,4	1,5
<i>Pb</i>	12,0	-	40,2	6,2	-	58,4	14,2	13,0	14,4	41,6
<i>Pf</i>	17,4	-	27,5	21,4	-	66,3	12,6	8,7	12,4	33,7
<i>Pa</i>	6,3	-	80,7	0,5	-	87,5	3,7	4,6	4,2	12,5
X ± σ	-	-	-	-	-	77,7 ± 18,5	-	-	-	22,3 ± 18,5
В среднем по шести видам (родам)										
X ± σ	-	-	-	-	-	81,5 ± 6,6	-	-	-	18,5 ± 6,4

Примечание: (*) X ± σ – среднее значение ± стандартное отклонение.

Вклады климатических и структурных переменных в объяснение изменчивости фитомассы древостоев в модели (6.1) составили соответственно 18% и 82%, что близко к значениям, полученным на уровне деревьев (17% и 83%, см. таблицы 4.3 и 5.2).

Уравнения протабулированы по средним значениям возраста, густоты и запаса древостоев, представленным в таблице 6.1, и представлены в виде 3-мерных графиков их связи с средними температурами января и с среднегодовыми осадками (рисунок 6.3).

Согласно рисунку 6.3, зависимость большинства компонентов фитомассы от температур и осадков описывается пропеллеро-образной трехмерной поверхностью. В холодных регионах при повышении осадков фитомасса снижается, но по мере перехода к теплым регионам она характеризуется противоположным трендом. При повышении температуры во влажных регионах фитомасса увеличивается, но по мере перехода в сухие условия снижается. У сосны, ели и осины названная закономерность выполняется по всем фракциям, у березы – по надземной и фитомассе стволов и ветвей, а у пихты – только по надземной и фитомассе стволов.

Недостаточно высокая значимость некоторых переменных в моделях (6.1) для массы хвои и ветвей объясняется недостаточным объемом фактических данных, высокой изменчивостью неучтенных факторов и неточностями измерений, которые становятся в данных случаях превалирующими по отношению к изменчивости, объясняемой морфометрическими и климатическими переменными. По мере пополнения базы данных новыми определениями названные закономерности будут уточняться.

С целью удобства численного представления названных 3D-закономерностей вынесем графические зависимости для надземной фитомассы, представленные на рисунке 6.3, отдельно от остальных фракций (рисунок 6.4).

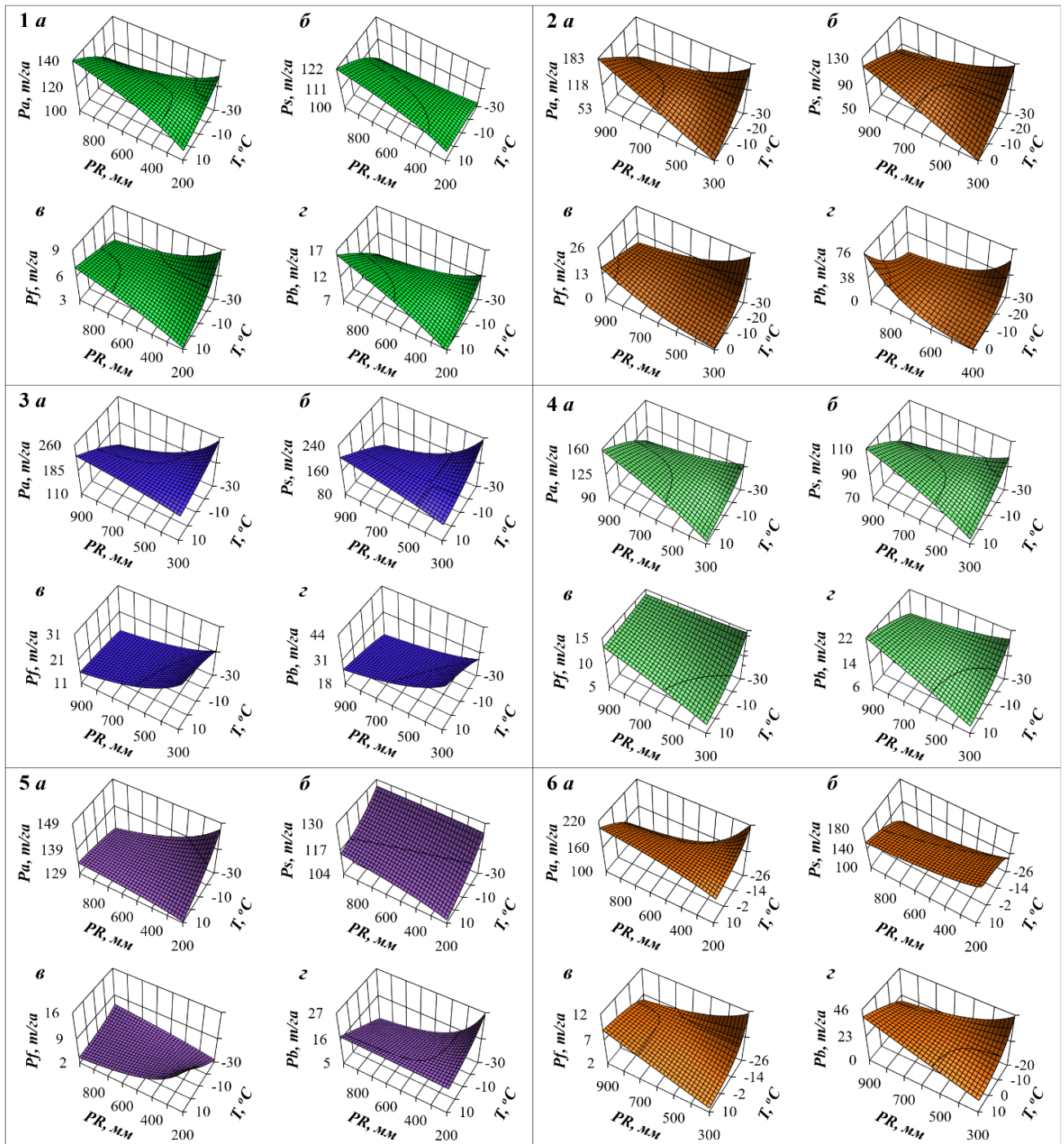


Рисунок 6.3 – Расчетные изменения фракций фитомассы в зависимости от средней температуры января (T) и среднего количества осадков (PR)

Обозначения фракций: *a*, *б*, *в*, *г* – соответственно надземная фитомасса, фитомасса ствола, листья (хвои) и ветвей.

Обозначения видов (родов): 1, 2, 3, 4, 5, 6 – соответственно сосна, кедр, ель, пихта, берёза и дуб.

Когда мы смотрим на рисунок 6.4 вдоль градиента осадков по оси абсцисс, то видим на предельных значениях осадков (900 и 300 мм) две оптимальные ситуации (одна соответствует осадкам 900 мм и температуре 10°C; вторая соответ-

ствует осадкам 300 мм и температуре -30°C) (рисунок 6.5). Когда мы смотрим на рисунок 6.4 вдоль градиента температур по ортогональной оси абсцисс, то также видим на предельных значениях температур (-30°C и 10°C) две оптимальные ситуации (одна соответствует осадкам 300 мм и температуре -30°C ; вторая соответствует осадкам 900 мм и температуре 10°C) (рисунок 6.6). На противоположных концах градиентов мы видим две pessимальные ситуации.

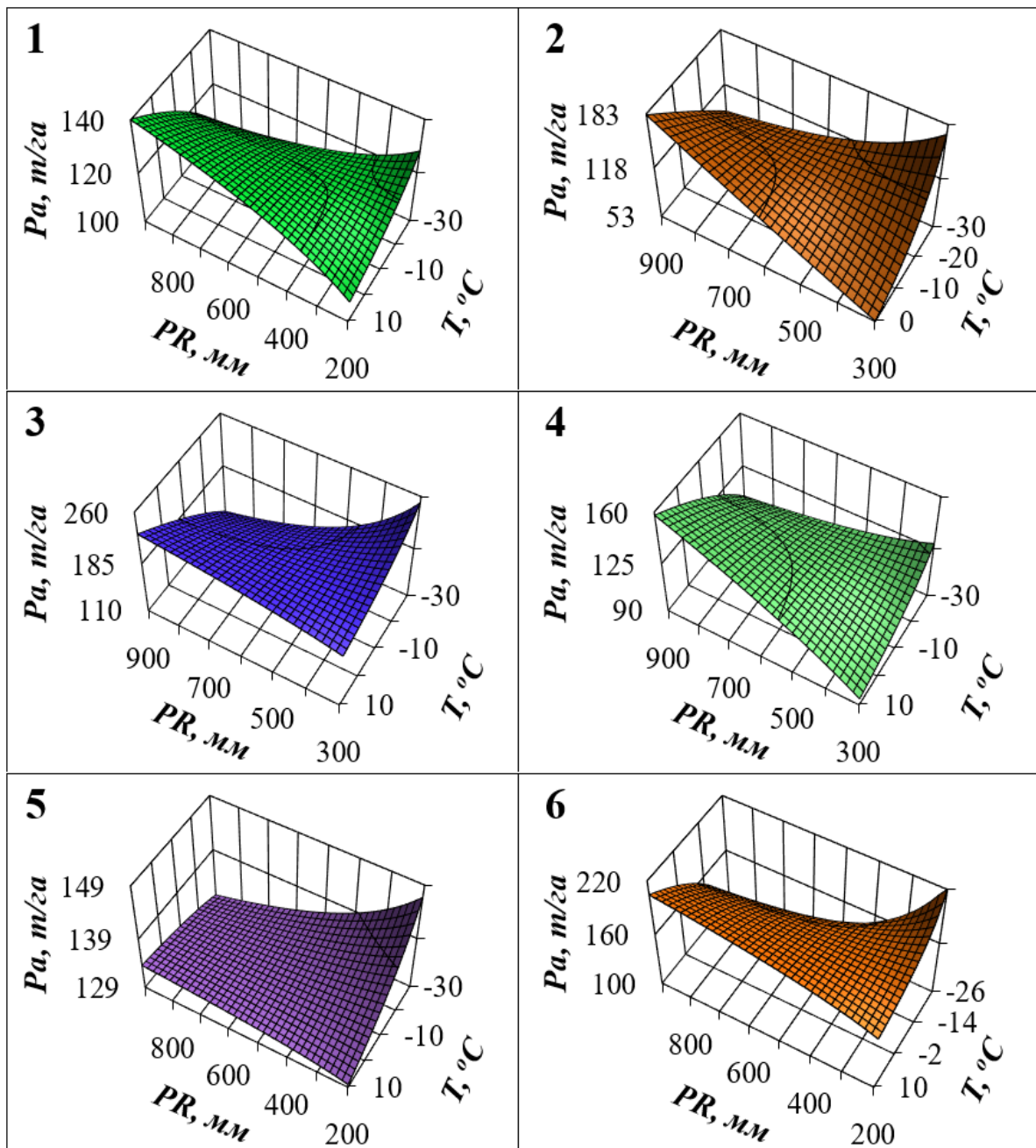


Рисунок 6.4 – Расчетные согласно модели (6.1) изменения надземной фитомассы древостоев в связи с средней температурой января (T) и среднегодовыми осадками (PR)

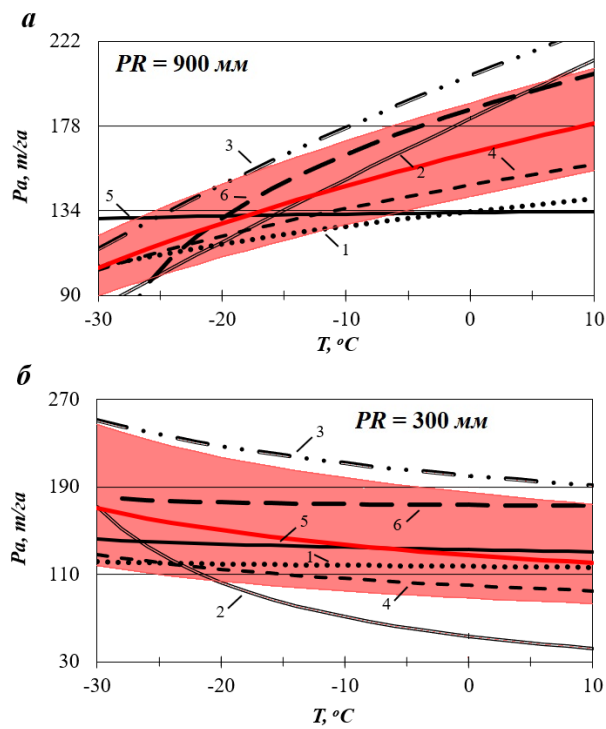


Рисунок 6.5 – Изменение расчетных значений надземной фитомассы древостоев в связи с повышением зимней температуры при обильных осадках $PR = 900 \text{ мм}$ (а) и при недостаточных осадках $PR = 300 \text{ мм}$ (б)
 Обозначения здесь и далее: 1, 2, 3, 4, 5, 6 – соответственно *Pinus* L. (двухвойные сосны), *Haploxylon* (пятихвойные сосны), *Picea* L., *Abies* Mill., *Betula* L., *Quercus* L.

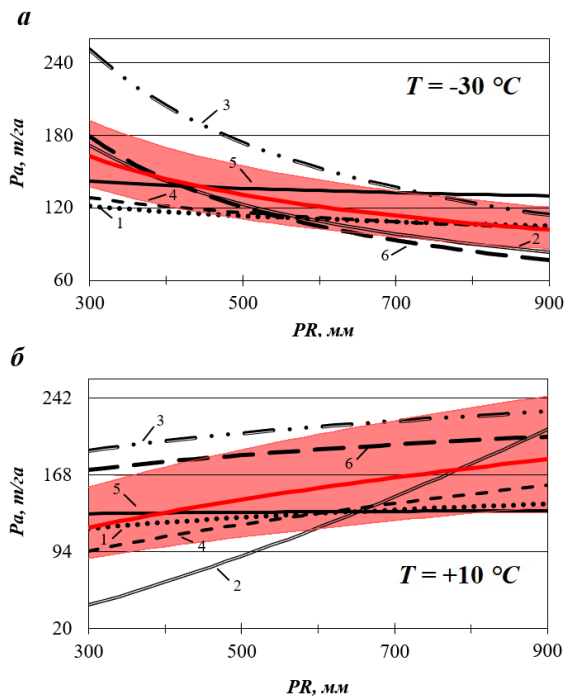


Рисунок 6.6 – Изменение расчетных значений надземной фитомассы древостоев в связи с повышением среднегодовых осадков при средней январской температуре $-30 \text{ }^\circ\text{C}$ (а) и при $+10 \text{ }^\circ\text{C}$ (б)

Таким образом, как и в предыдущих разделах, посвященных фитомассе деревьев, мы наблюдаем не простую смену одного лимитирующего фактора другим, как это происходит при однофакторном анализе (Kira, Shidei, 1967; Фонти, 2020), а смену знака воздействия на продуктивность древостоев при рассмотрении одновременного действия температур и осадков, а именно, смену положительного воздействия на отрицательное и наоборот.

Мы видим также, что упомянутая смена знака воздействия того или иного климатического фактора происходит у разных видов и разных фракций фитомассы с разной интенсивностью и разной степенью очевидности, и эта интенсивность смены знака прямо коррелирует с уровнем значимости комбинированной переменной $[\ln(T+50)] \times (\ln PR)$. Менее всего названная смена знака выражена у тех видов, а в пределах вида у тех фракций фитомассы, в моделях для которых регрессионные коэффициенты комбинированной переменной, не значимы на уровне $P < 0,05$ (в таблице 6.2 помечены знаком (*)).

Используя графики на рисунке 6.4 и таблицы, по которым они построены, мы вычислили, насколько произойдет увеличение надземной фитомассы древостоев шести древесных родов при изменении температур и осадков на предельных значениях их территориальных градиентов (таблица 6.4).

Таблица 6.4 – Изменение надземной фитомассы древостоев при повышении температур и осадков на предельных значениях их территориальных градиентов

Род (вид)	Изменение надземной фитомассы древостоев (т/га):			
	Увеличение (т/га) при повышении		Снижение при (т/га) повышении	
	температуры на 1°C в влажных регионах (PR = 900 мм)	годовых осадков на 20 мм в теплых регионах (T=10°C)	температуры на 1°C в сухих условиях (PR = 300 мм)	годовых осадков на 20 мм в холодных регионах (T = -30°C)
<i>Pinus</i>	0,88	0,79	0,13	0,56
<i>Haploxylon</i>	3,22	5,65	3,23	2,94
<i>Picea</i>	2,87	1,26	1,50	4,57
<i>Abies</i>	1,37	2,10	0,84	0,84
<i>Betula</i>	0,10	0,10	0,28	0,41
<i>Quercus</i>	3,38	1,07	0,17	3,42
M ± σ	1,97 ± 1,37	1,83 ± 1,98	1,02 ± 1,20	2,12 ± 1,75

Судя по цифровым данным таблицы 6.4, на предельных значениях температур и осадков в их территориальных градиентах наименьшее изменение надземной фитомассы древостоев возможно у двухвойных сосен и берез и наибольшее – у пятихвойных сосен. В целом, на предельных значениях влагообеспеченности ($PR = 900$ мм и $PR = 300$ мм) увеличение фитомассы при повышении температуры в влажных регионах перекрывает ее снижение при повышении температуры в сухих регионах ($1,97 - 1,02 = 0,95$ т/га), а на предельных значениях теплообеспеченности ($T = 10^\circ\text{C}$ и $T = -30^\circ\text{C}$), наоборот, снижение фитомассы при повышении осадков в холодных регионах перекрывает ее увеличение при повышении осадков в теплых регионах ($1,83 - 2,12 = -0,29$ т/га).

В таблице 6.5 показаны значения температур (T_{int}) и осадков (PR_{int}), при которых фитомасса древостоя остается неизменной (P_{const}) в территориальных градиентах температур и осадков.

Таблица 6.5 – Территориальные температуры ($T_{int}, ^\circ\text{C}$) и осадки ($PR_{int}, \text{мм}$), которым соответствуют стабильные значения фитомассы древостоев ($P_{const}, \text{т/га}$)

Род (вид)	T_{int}	PR_{int}	P_{const}
<i>Pinus</i>	-17	350	119
<i>Нарлохylon</i>	-22	580	111
<i>Picea</i>	-1	410	201
<i>Abies</i>	-22	470	117
<i>Betula</i>	-2	690	132
<i>Quercus</i>	-6	310	173
$M \pm \sigma$	$-11,7 \pm 9,8$	468 ± 144	$142,2 \pm 36,5$

Мы видим, что значения территориальных температур и осадков, обеспечивающих неизменную величину фитомассы древостоев, являются видоспецифичными. Региональные январские температуры для неизменных значений фитомассы варьируют в диапазоне от -1°C до -22°C , а годовые осадки – от 300 до 690 мм. Средняя статистическая фитомасса подобных древостоев сопоставимой морфоструктуры для всех родов составляет $142,2 \pm 36,5$ т/га при средней январской температуре $-11,7 \pm 9,8$ °C и среднегодовых осадках 468 ± 144 мм.

6.2 Использование построенных моделей, чувствительных к территориальным градиентам температур и осадков, для прогнозирования изменений фитомассы древостоев в темпоральных градиентах температур и осадков на основе принципа пространственно-временного замещения

По аналогии с материалами глав 4 и 5, рассмотрим, какова будет реакция фитомассы древостоев, если при постоянстве территориальных градиентов температур и осадков мы предположим повышение температуры во времени на 1°C и сокращение годовых осадков на 20 мм. На рисунке 6.7 показано изменение фитомассы древостоев (Δa , %) при повышении температуры на 1°C , а на рисунке 6.8 – при снижении осадков на 20 мм, в разных территориальных климатических градиентах, характеризуемых разными соотношениями температуры и осадков.

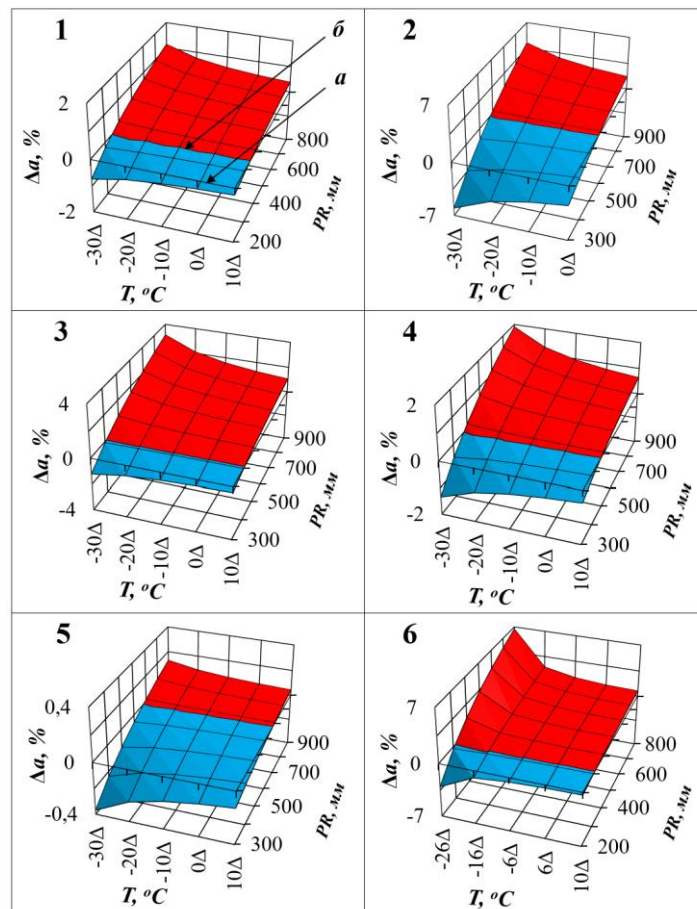


Рисунок 6.7 – Изменение фитомассы древостоев при повышении температуры на 1°C вследствие предполагаемого изменения климата при разных территориальных уровнях температур и осадков

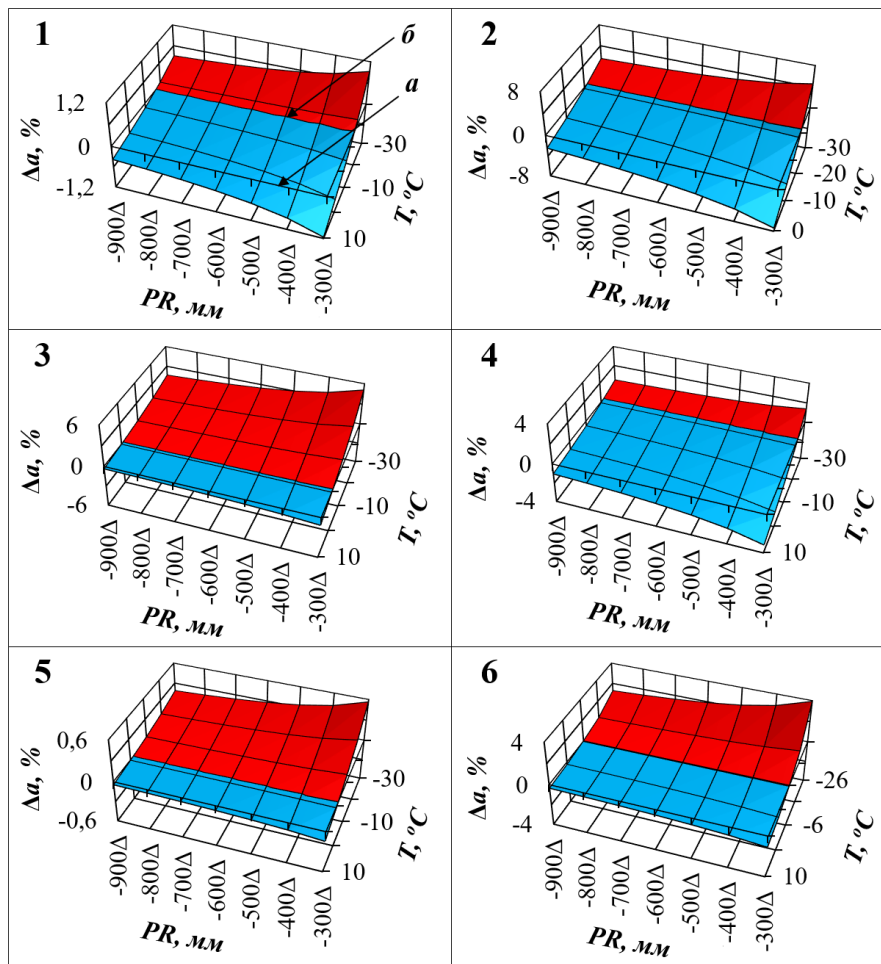


Рисунок 6.8 – Изменение фитомассы древостоев при снижении уровня осадков на 20 мм вследствие предполагаемого изменения климата при разных территориальных уровнях температур и осадков

Как и в предыдущих главах, получена общая закономерность евразийского масштаба: в достаточно влагообеспеченных климатических поясах повышение температуры при неизменном количестве осадков вызывает её увеличение (красные области поверхностей на рисунках 6.7 и 6.8), а во влагодефицитных поясах – снижение (синие области поверхностей на рисунках 6.7 и 6.8).

Численное выражение названных закономерностей представлено в таблице 6.6. Мы видим, что на предельных значениях температур и осадков в их территориальных градиентах процентные увеличения и снижения фитомассы древостоев являются видоспецифичными. В то же время, названные изменения являются односторонними, и в целом повторяются закономерности, обусловленные действием лимитирующего фактора, ранее показанные в территориальных градиентах.

Таблица 6.6 – Изменение надземной фитомассы древостоев при повышении температур и снижении осадков на предельных значениях их темпоральных градиентов

Род (вид)	Пределы	Увеличение (+) и снижение (-) надземной фитомассы древостоев (%) при:			
		повышении температуры на 1°С в влажных условиях ($PR = 900$ мм)	снижении годовичных осадков на 20 мм в холодных регионах ($T = -30^{\circ}\text{C}$)	повышении температуры на 1°С в сухих условиях ($PR = 300$ мм)	снижении годовичных осадков на 20 мм в теплых регионах ($T=10^{\circ}\text{C}$)
<i>Pinus</i>	<i>max</i>	+1,14	+0,93	-0,73	-1,16
	<i>min</i>	+0,38	+0,30	-0,25	-0,38
<i>Нарлохylon</i>	<i>max</i>	+4,23	+4,63	-6,01	-9,60
	<i>min</i>	+1,41	+1,48	-2,08	-3,23
<i>Picea</i>	<i>max</i>	+3,14	+5,08	-1,20	-1,12
	<i>min</i>	+1,05	+1,63	-0,41	-0,37
<i>Abies</i>	<i>max</i>	+1,91	+1,38	-1,33	-3,15
	<i>min</i>	+0,64	+0,45	-0,45	-1,04
<i>Betula</i>	<i>max</i>	+0,13	+0,56	-0,37	-0,14
	<i>min</i>	+0,04	+0,18	-0,12	-0,05
<i>Quercus</i>	<i>max</i>	+6,72	+5,47	-3,03	-1,07
	<i>min</i>	+0,72	+1,75	-0,34	-0,35
$M \pm \sigma$	<i>max</i>	+2,88 ± 2,37	+3,01 ± 2,28	-2,11 ± 2,12	-2,71 ± 3,52
	<i>min</i>	+0,71 ± 0,48	+0,97 ± 0,73	-0,61 ± 0,73	-0,90 ± 1,19

ЗАКЛЮЧЕНИЕ ПО ГЛАВЕ 6

При моделировании возможных климатически обусловленных изменений фитомассы древостоев принята структура многофакторной регрессионной модели, включающая в себя в качестве независимых переменных как морфоструктурные характеристики древостоев (возраст, запас и густота), так и показатели температур и осадков. Вклады структурных и климатических переменных в объяснение изменчивости фитомассы древостоев построенными моделями составили в среднем соответственно 82% и 18%, что почти совпадает с соотношениями вкла-

дов в моделях на уровне деревьев.

Полученные закономерности изменения фитомассы древостоев лесообразующих родов в климатических градиентах Евразии, повторяют закономерности, полученные при моделировании фитомассы деревьев.

В результате выполненного регрессионного анализа впервые установлено, что в трансконтинентальных климатических градиентах действие лимитирующего фактора проявляется при моделировании фитомассы древостоев у всех древесных родов: в холодных условиях лимитирующим фактором является избыток осадков, а в обеспеченных теплом условиях лимитирующим фактором становится их дефицит; во влажных условиях лимитирующим фактором является избыток влаги, а в сухих – ее дефицит. Иными словами, на трансконтинентальном уровне установлено влияние на фитомассу древостоев таких территориально обусловленных лимитирующих факторов, как недостаток или избыток теплообеспеченности, а также недостаток или избыток влагообеспеченности территории.

Таким образом, мы наблюдаем не простую смену одного лимитирующего фактора другим, как это происходит при однофакторном анализе, а смену знака воздействия на продуктивность древостоев при рассмотрении одновременного действия температур и осадков, а именно, смену положительного воздействия на отрицательное и наоборот.

Построенные на эмпирическом материале климатически обусловленные модели фитомассы древостоев, чувствительные к территориальным градиентам температур и осадков, применены при прогнозировании изменений фитомассы во времени на основе принципа пространственно-временного замещения. Установлено, что действие закона лимитирующего фактора проявляется не только в территориальных, но и в предполагаемых темпоральных градиентах температур и осадков. Полученные результаты означают, что климатические сдвиги могут вызвать как увеличение, так и снижение фитомассы древостоев.

Установлены территориальные значения температур и осадков тех регионов, в которых фитомасса древостоев остается относительно стабильной. Эти значения температур и осадков видоспецифичны и варьируют в диапазоне зимних температур от -1°C до -22°C , а годовые осадки – от 300 до 690 мм.

**ГЛАВА 7. РЕГРЕССИОННЫЕ МОДЕЛИ НАДЗЕМНОЙ ЧПП
ДРЕВОСТОЕВ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ РОДОВ ЕВРАЗИИ,
ЧУВСТВИТЕЛЬНЫЕ К ИЗМЕНЕНИЮ ТЕМПЕРАТУР И ОСАДКОВ,
В КОНТЕКСТЕ ЗАКОНА ЛИМИТИРУЮЩЕГО ФАКТОРА**

В настоящем разделе путем многофакторного регрессионного анализа мы намереваемся выяснить, (1) как компоненты ЧПП связаны не только с таксационными показателями и фитомассой древостоев, но также с территориально распределенными в Евразии показателями температуры и влажности и (2) какой вклад в объяснение дисперсии надземной ЧПП вносят таксационные показатели, фитомасса древостоев и климатические переменные.

Для решения поставленной задачи использованы материалы базы данных в количестве 1 300 пробных площадей, приведенные в главе 2 (таблица 2.4), характеристика исходных данных для которых приведена в таблице 7.1.

Таблица 7.1 – Статистики выборок исходных данных древостоев *Pinus L.* и *Picea*

Статистики	Анализируемые показатели							
	A	N	P_a	Z_a	A	N	P_a	Z_a
	Подрод <i>Pinus L.</i>				Род <i>Picea L.</i>			
Mean	53	3,7	98,5	6,8	84	2,7	155,7	127,5
Min	4	0,05	2,0	0,37	3	0,13	0,04	0,003
Max	383	145,0	358,4	21,1	317	281	574	528
SD	39,8	7,8	63,9	3,8	51,7	12,4	98,8	85,3
CV, %	75,5	209,9	64,9	56,3	61,3	48,0	63,5	66,9
n	2797	2797	2679	920	900	900	900	380

Получены регрессионные модели:

– для сосен:

$$\ln Z_a = 10,1713 + 0,0863 (\ln A)(\ln N) + 0,5099 (\ln P_a) - 3,6789 [\ln(T+50)] - 2,1470 (\ln PR) + 0,7005 [\ln(T+50)] \cdot (\ln PR); \text{adj}R^2 = 0,522; \text{SE} = 0,43; \quad (7.1)$$

– для елей:

$$\ln Z_a = 3,7483 + 0,0974 (\ln A)(\ln N) + 0,6329 (\ln P_a) - 1,4516 [\ln(T+50)] - 1,3861 (\ln PR) + 0,3896 [\ln(T+50)] \cdot (\ln PR); \text{adj}R^2 = 0,674; \text{SE} = 0,37. \quad (7.2)$$

Вклады таксационных показателей, фитомассы древостоев и климатических переменных составили соответственно для сосняков 36, 45 и 19% и для ельников 37, 55 и 8%. Уравнения протабулированы по средним значениям возраста, густоты и фитомассы древостоев, представленным в таблице 7.1, и представлены в виде 3-мерных графиков их связи с средними температурами января и с среднегодовыми осадками (рисунок 7.1).

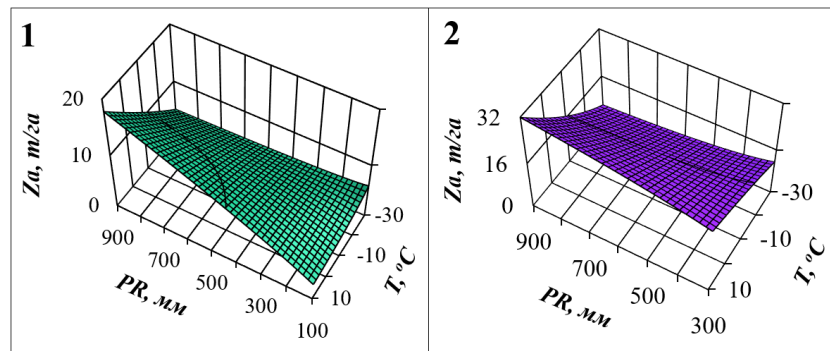


Рисунок 7.1 – Расчетные изменения надземной ЧПП сосняков (1) и ельников (2) в зависимости от средней температуры января (T) и среднего количества осадков (PR)

Согласно рисунку 7.1, зависимость надземной ЧПП от температур и осадков описывается, как и во всех предыдущих разделах, пропеллеро-образной трехмерной поверхностью. В холодных регионах при повышении осадков ЧПП снижается, но по мере перехода к теплым регионам характеризуется противоположным трендом. При повышении температуры во влажных регионах ЧПП увеличивается, но по мере перехода в сухие условия снижается.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ ПО ГЛАВЕ 7

Таким образом, как и в предыдущих разделах, посвященных фитомассе деревьев и древостоев, мы наблюдаем не простую смену одного лимитирующего фактора другим, как это происходит при однофакторном анализе (Kira, Shidei, 1967; Фонти, 2020), а смену знака воздействия на ЧПП древостоев при рассмотрении одновременного действия температур и осадков, а именно, смену положительного воздействия на отрицательное и наоборот.

ГЛАВА 8. ОБОБЩАЮЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЕНИЯ НАДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ ДЕРЕВЬЕВ И ДРЕВОСТОЕВ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ РОДОВ В ТРАНСКОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ГРАДИЕНТАХ СРЕДНЕГОДОВЫХ ОСАДКОВ И СРЕДНИХ ТЕМПЕРАТУР ЯНВАРЯ

С целью визуализировать общий характер изменения фитомассы на уровнях как дерева согласно двум типам моделей, так и древостоя, и соответствие названных изменений принципу Либиха-Шелфорда, мы выполнили совмещение результатов, полученных по моделям разных уровней, на отдельных графиках, специфичных для того или иного рода.

Мы имеем следующие сводные закономерности, выполненные в графической интерпретации (рисунки 8.1-8.4)

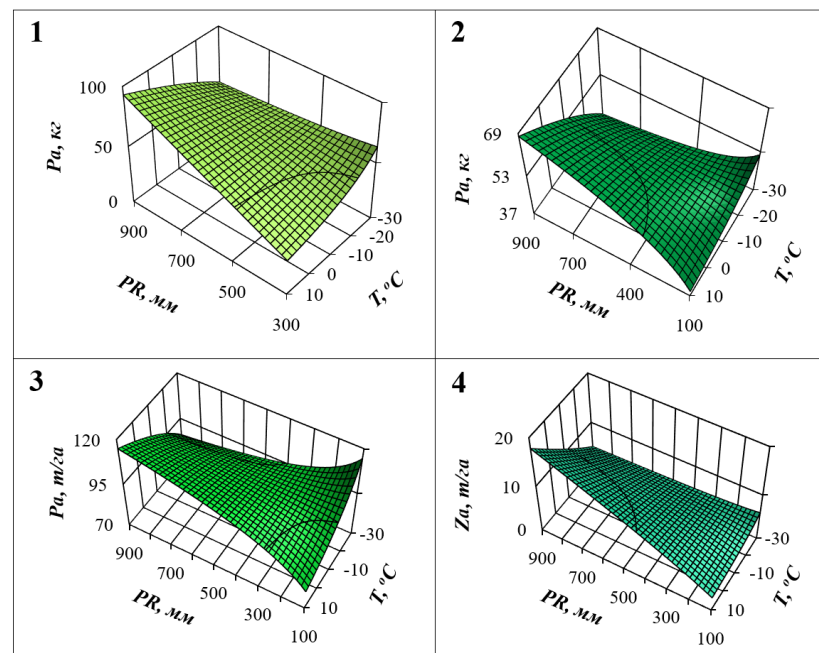


Рисунок 8.1 – Расчетные изменения надземной фитомассы двухвойных сосен в связи со средней температурой января (T) и среднегодовым количеством осадков (PR): 1 – в соответствии с моделью на уровне дерева, предназначенной для оценки фитомассы с помощью лидарного зондирования; 2 – в соответствии с моделью на уровне дерева, предназначенной для оценки фитомассы путем наземной таксации; 3 – в соответствии с моделью на уровне древостоя, предназначенной для оценки надземной фитомассы; 4 – в соответствии с моделью на уровне древостоя, предназначенной для оценки надземной ЧПП

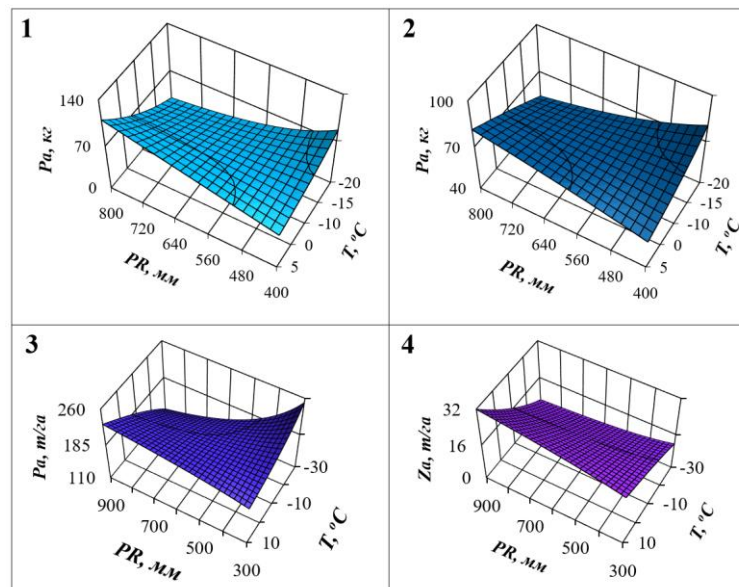


Рисунок 8.2 – Расчетные изменения надземной фитомассы елей в связи со средней температурой января (T) и среднегодовым количеством осадков (PR):

- 1 – в соответствии с моделью на уровне дерева, предназначенной для оценки фитомассы с помощью лидарного зондирования;
- 2 – в соответствии с моделью на уровне дерева, предназначенной для оценки фитомассы путем наземной таксации;
- 3 – в соответствии с моделью на уровне древостоя, предназначенной для оценки надземной фитомассы;
- 4 – в соответствии с моделью на уровне древостоя, предназначенной для оценки надземной ЧПП

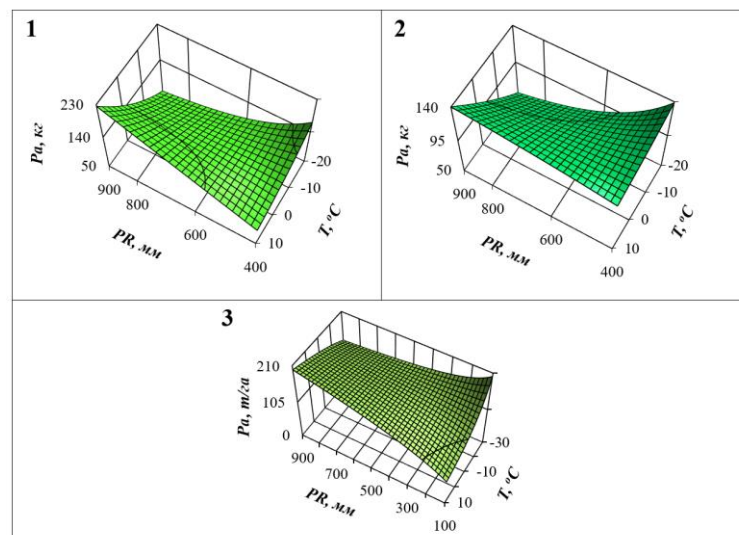


Рисунок 8.3 – Расчетные изменения надземной фитомассы пихт в связи со средней температурой января (T) и среднегодовым количеством осадков (PR):

- 1 – в соответствии с моделью на уровне дерева, предназначенной для оценки фитомассы с помощью лидарного зондирования;
- 2 – в соответствии с моделью на уровне дерева, предназначенной для оценки фитомассы путем наземной таксации;
- 3 – в соответствии с моделью на уровне древостоя, предназначенной для оценки надземной фитомассы

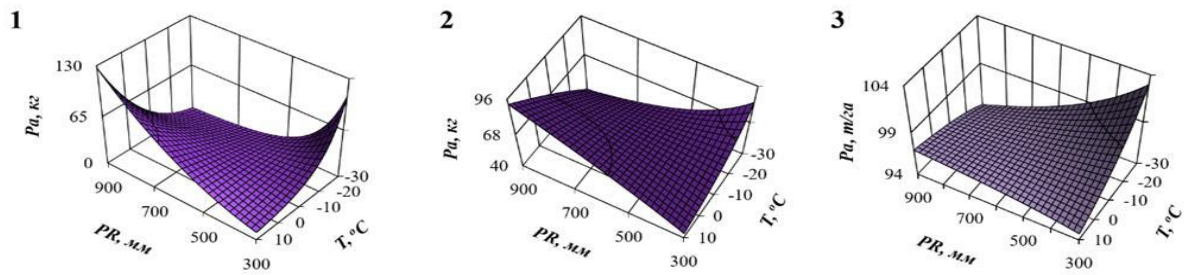


Рисунок 8.4 – Расчетные изменения надземной фитомассы берез в связи со средней температурой января (T) и среднегодовым количеством осадков (PR):

1 – в соответствии с моделью на уровне дерева, предназначенной для оценки фитомассы с помощью лидарного зондирования; 2 – в соответствии с моделью на уровне дерева, предназначенной для оценки фитомассы путем наземной таксации; 3 – в соответствии с моделью на уровне древостоя, предназначенной для оценки надземной фитомассы

В главе 3 отмечалось, что чем выше изменчивость фитомассы той или иной фракции, тем в меньшей степени эта изменчивость объясняется таксационными показателями деревьев и древостоев. По-видимому, сказанное можно отнести к объяснительной способности не только таксационных показателей, но и температур и осадков. В главах 4, 5 и 6 было показано, что если по надземной массе упомянутая закономерность прослеживается у всех родов, то по фракциям хвои (листвы) и ветвей были некоторые отклонения, именно в силу того, что наиболее высокая изменчивость названных двух фракций объективно может объясняться введенными независимыми переменными в наименьшей степени. Поэтому сводные иллюстрации трехмерных зависимостей фитомассы разных подродов и родов мы ограничили надземной фитомассой деревьев и древостоев.

Ранее обсуждалась качественная сторона баз данных, но немаловажное значение имеет их количественная сторона, или видовая наполненность их эмпирическими данными. Идеальным вариантом могла быть ситуация, когда на каждой пробной площади определялась бы фитомасса деревьев как для наземной, так и для лазерной таксации, и на каждой пробной площади определялась бы в т/га как фитомасса древостоя, так и его чистая первичная продукция (ЧПП). Фактически ситуация иная, и количество модельных деревьев с замерами диаметра кроны и высоты дерева намного меньше, чем деревьев с замерами диаметра ствола и высоты дерева. По этой причине исходных данных для моделей фитомассы деревьев

лиственницы, предназначенных для лазерной таксации, оказалось недостаточно, и лиственница не вошла в анализ в разделе 4.

Кроме того, часто публиковались данные о фитомассе древостоев, но данные о фитомассе взятых на этих пробных площадях модельных деревьях не публиковались (как, например, для рода *Quercus* L.), и напротив, публиковались данные о фитомассе модельных деревьев, но отсутствовали данные о фитомассе и чистой первичной продукции в т/га (как, например, для рода *Populus* L.). В результате род *Populus* вошел в анализ фитомассы на уровне дерева, но не вошел в анализ фитомассы на уровне древостоя, и наоборот, род *Quercus* вошел в анализ на уровне древостоя, но не вошел на уровне дерева.

Вследствие разной видовой представленности баз данных, одни роды вошли в анализ только на уровне фитомассы дерева, другие – только на уровне фитомассы древостоя и третьи – только на уровне чистой первичной продукции древостоя. Особенно критична ситуация с оценкой чистой первичной продукции на пробных площадях, которая определялась лишь на каждой третьей пробной площади, а на 2/3 пробных площадей определена лишь фитомасса древостоя. Поэтому в анализ изменений ЧПП в градиентах температур и осадков вошли только подрод *Pinus* L. и род *Picea* L.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ ПО ГЛАВЕ 8

Таким образом, насколько позволяла качественная и количественная специфика наполнения баз данных, для основных лесообразующих родов в градиентах температур и осадков на территории Евразии впервые установлена общая и статистически значимая закономерность изменения биологической продуктивности деревьев и древостоев, соответствующая принципу Либиха-Шелфорда. Установлена не простая смена одного лимитирующего фактора другим, как это происходит при однофакторном анализе, а смена знака воздействия на продуктивность деревьев и древостоев при рассмотрении одновременного действия температур и осадков, а именно, смена положительного воздействия на отрицательное и наоборот.

ГЛАВА 9. ОТНОСИТЕЛЬНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ФИТОМАССЫ ДЕРЕВЬЕВ И ДРЕВОСТОЕВ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ И РОДОВ ЕВРАЗИИ В ТЕРРИТОРИАЛЬНЫХ ГРАДИЕНТАХ ТЕМПЕРАТУР И ОСАДКОВ В КОНТЕКСТЕ ЗАКОНА ЛИМИТИРУЮЩЕГО ФАКТОРА

9.1 Продуктивность ассимиляционного аппарата (ПАА)

В главе 1 было показано, что одной из важных характеристик биопродукционного процесса и биологической продуктивности лесной растительности является продуктивность ассимиляционного аппарата (ПАА) (*foliage efficiency*), определяемая величиной чистой первичной продукции (ЧПП), приходящейся на единицу массы ассимиляционного аппарата, которая до сих пор не исследована на глобальном уровне. При всем многообразии региональных и трансконтинентальных трендов ПАА древесных видов было установлено: закономерности изменения ПАА не всегда подчиняются известным в литературе обезличенным по видовому составу убывающим трендам биопродуктивности в направлении от экваториальной области к полюсам (Anderson et al., 2006; Huston, Wolverton, 2009) и имеют видоспецифичный характер. Величина ПАА у разных древесных видов варьирует в широких диапазонах различных определяющих факторов, поскольку в локальных условиях произрастания масса (поверхность) ассимиляционного аппарата в пологе древостоя обычно далека от состояния «насыщения» (Усольцев, Цепордей и др., 2018г).

Исходя из предположения, что влияние температур и осадков оказывает воздействие не только на фитомассу деревьев и древостоев, но и на продукционную эффективность ассимиляционного аппарата, мы впервые попытались оценить ПАА фитомассы лесобразующих видов (родов) в трансевразийских градиентах температур и осадков.

Целью исследования было:

– установить, проявляется ли действие закона лимитирующего фактора при моделировании изменений ПАА фитомассы древостоев лесобразующих ро-

дов на территории Евразии в связи с территориально обусловленными и темпоральными изменениями температур и осадков;

– рассчитать средние значения ПАА для лесообразующих родов Евразии и выполнить их ранжирование.

В главе 2 были приведены две базы данных, одна из которых содержала 6 838 дат фитомассы (таблица 2.3), а вторая – 2 192 дат фитомассы и ЧПП (таблица 2.4), и количество пробных площадей второй было втрое меньше, чем первой. Показатель ПАА содержит данные как фитомассы хвои (листвы), так и годичного прироста надземной фитомассы. Поскольку не на всех пробных площадях исследователи определяли оба названных показателя, мы смогли привлечь в наш анализ данные лишь 1 514 пробных площадей (таблица 9.1), что составляет около 70% исходных данных, приведенных в таблице 2.4.

Таблица 9.1 – Характеристика 1 514 исходных данных ПАА лесообразующих родов Евразии

Обозначение статистик	Анализируемые показатели					
	<i>A</i>	<i>N</i>	<i>M</i>	<i>Za/Pf</i>	<i>T</i>	<i>PR</i>
Двухвойные сосны (подрод <i>Pinus</i> L.)						
Mean	61	3,8	233,8	1,13	-11	524
Min	5	0,21	7,9	0,26	-30	260
Max	203	120,0	700,0	3,50	10	890
SD	43,5	8,3	147,3	0,54	-	-
CV, %	71,4	219,3	63,0	47,9	-	-
n	496	494	469	493	-	-
Ель (<i>Picea</i> L.)						
Mean	103	2,5	364,0	0,60	-9	635
Min	9	0,13	1,2	0,22	-35	317
Max	350	281,0	1152,0	2,33	5	1140
SD	55,8	15,5	225,7	0,26	-	-
CV, %	54,3	611,0	62,0	43,7	-	-
n	341	340	337	341	-	-

Продолжение таблицы 9.1

Обозначение статистик	Анализируемые показатели					
	<i>A</i>	<i>N</i>	<i>M</i>	<i>Za/Pf</i>	<i>T</i>	<i>PR</i>
Лиственница (<i>Larix Mill.</i>)						
Mean	94	2,1	185,6	1,96	-20	486
Min	13	0,21	5,6	0,40	-35	90
Max	380	15,8	965,0	4,27	4	890
SD	76,4	2,9	144,1	0,81	-	-
CV, %	81,1	135,3	77,7	41,3	-	-
n	110	99	103	110	-	-
Дуб (<i>Quercus L.</i>)						
Mean	58	1,2	128,8	1,89	-6	903
Min	18	0,16	33,1	1,24	-23	444
Max	280	8,3	410,0	4,19	9	1500
SD	30,8	0,9	93,7	0,74	-	-
CV, %	52,6	80,1	72,8	39,0	-	-
n	194	194	194	194	-	-
Береза (<i>Betula L.</i>)						
Mean	46	9,7	127,2	2,31	-11	561
Min	2	0,08	2,00	0,80	-40	190
Max	222	491,4	500,0	5,92	5	2500
SD	24,4	43,9	77,3	0,89	-	-
CV, %	53,3	453,3	60,8	38,6	-	-
n	213	212	213	213	-	-
Осина (<i>Populus L.</i>)						
Mean	47	1,6	138,9	2,27	-10	666
Min	11	0,10	1,5	0,93	-26	90
Max	222	12,5	500,0	5,50	0	1400
SD	23,0	1,9	85,3	0,84	-	-
CV, %	48,8	115,8	61,4	36,8	-	-
n	163	162	162	163	-	-

Каждая пробная площадь, на которой проводилась оценка фитомассы древостоев, по известным координатам наносилась на карты-схемы территориально распределенных климатических показателей: средней январской температуры и среднегодовых осадков (World Weather Maps, 2007). Полученные карты-схемы с нанесенным на них положением пробных площадей были показаны в предыдущих главах и здесь не приводятся.

Выполнен многофакторный регрессионный анализ показателей ПАА согласно структуре модели:

$$\ln(Za/Pf) = a_0 + a_1 (\ln A) + a_2 (\ln M) + a_3 (\ln N) + a_4 (\ln A)(\ln N) + a_5 [\ln(T+50)] + a_6 (\ln PR) + a_7 \{ [\ln(T+50)](\ln PR) \} \quad (9.1)$$

После введения поправок на логарифмическое преобразование (Baskerville, 1972) получены модели, характеристика которых дана в таблице 9.2.

В нашем исследовании процедура регрессионного анализа дает возможность оценить вклад каждой из независимых переменных в объяснение изменчивости искомой переменной (Лиёпа, 1980). Результаты оценки названных вкладов показаны в таблице 9.3, согласно которой вклад климатических переменных в объяснение изменчивости ПАА составил в среднем около 30%. Это несколько больший процент по сравнению с 17%, которые показали модели фитомассы деревьев (таблицы 4.3 и 5.2) и древостоев (таблица 6.3).

Анализ регрессионных коэффициентов при климатических переменных в таблице 9.2 показывает, что мы получили закономерности изменения ПАА с температурой и осадками те же самые, что в моделях фитомассы деревьев, предназначенных как для наземной таксации (глава 4), так и для лазерного зондирования (глава 5), и те же самые, что мы получили в моделях фитомассы и ЧПП древостоев (главы 6 и 7). Эта общность состоит в том, что комбинированная переменная $[\ln(T+50)] \cdot (\ln PR)$ во всех случаях имеет знак плюс. Это означает, что большинство полученных закономерностей подтверждают их соответствие принципу лимитирующего фактора.

Таблица 9.2 – Характеристика моделей (9.1)

Зависимая переменная	a_0	$\ln A$	$\ln M$	$\ln N$	$(\ln A)(\ln N)$	$\ln(T+50)$	$\ln PR$	$[\ln(T+50)](\ln PR)$	$adjR^2$	SE
<i>Двухвойный подрод Pinus L.</i>										
$\ln(Za/Pf)$	18,1522	-0,2793	0,1690	-	0,0230	-5,9478	-3,0351	0,9969	0,390	0,35
<i>Picea L.</i>										
$\ln(Za/Pf)$	17,6710	-0,4588	0,1340	0,3174	-0,1191	-5,1438	-2,7984	0,8417	0,533	0,25
<i>Larix Mill.</i>										
$\ln(Za/Pf)$	28,3711	-0,4008	-	-0,6000	0,1282	-7,7027	-4,1971	1,2442	0,520	0,31
<i>Quercus L.</i>										
$\ln(Za/Pf)$	19,9833	-0,3624	0,2488	-0,0831	-	-4,1347	-3,1373	0,6926	0,775	0,16
<i>Betula L.</i>										
$\ln(Za/Pf)$	17,3056	-0,4679	0,0624	-0,1485	0,0322	-4,4316	-2,5062	0,7356	0,374	0,26
<i>Populus L.</i>										
$\ln(Za/Pf)$	14,8661	-0,4443	0,0583	0,2216	-0,0691	-3,0029	-2,1918	0,5249	0,652	0,18

Таблица 9.3 – Вклад независимых переменных уравнений (9.1) в объяснение изменчивости зависимой переменной, %

Зависимая переменная	lnA (I)	lnN (II)	lnM (III)	(lnA)(lnN) (IV)	(I)+(II)+(III)+ (IV)	ln(T+50) (V)	lnPR (VI)	[ln(T+50)] (lnPR) (VII)	(V)+(VI)+ (VII)
<i>Двухвойный подрод Pinus L.</i>									
ln(Za/Pf)	33,7	-	28,7	14,1	76,5	7,9	7,3	8,3	23,5
<i>Picea L.</i>									
ln(Za/Pf)	31,4	9,9	16,6	14,8	72,7	9,4	8,5	9,4	27,3
<i>Larix Mill.</i>									
ln(Za/Pf)	32,1	14,5	-	13,1	59,7	13,6	13,1	13,6	40,3
<i>Quercus L.</i>									
ln(Za/Pf)	34,3	13,1	28,8	-	76,2	7,1	9,0	7,7	23,8
<i>Betula L.</i>									
ln(Za/Pf)	32,2	11,4	9,0	9,4	62,0	13,1	11,8	13,1	38,0
<i>Populus L.</i>									
ln(Za/Pf)	42,9	8,5	9,0	9,9	70,3	8,5	11,3	9,9	29,7
Итого									
$X \pm \sigma^{(a)}$	$34,4 \pm 4,3$	$11,5 \pm 2,4$	$18,4 \pm 9,9$	$12,3 \pm 2,5$	$69,6 \pm 7,2$	$9,9 \pm 2,8$	$10,2 \pm 2,2$	$10,3 \pm 2,5$	$30,4 \pm 7,2$

Примечание: ^(a) Здесь и далее: $X \pm \sigma$ – среднее значение \pm стандартное отклонение.

Это дает основание сделать вывод, что действие лимитирующего фактора проявляется не только при оценке изменений фитомассы в трансевразийских градиентах температур и осадков, но и при оценке изменений ПАА в тех же градиентах. Этот вывод подтверждается независимо от структуры модели, т. е. независимо от того, предназначена модель для наземной оценки или для дистанционной лазерной, для оценки фитомассы или для оценки ЧПП древостоев.

Выше был дан анализ результатов различных авторов по исследованию возрастной динамики ПАА, и было отмечено наличие пика значений ПАА в возрастном диапазоне от 30 до 60 лет, при этом возрастной сдвиг зависит от типа леса и древесного вида. Наши результаты свидетельствуют о другой закономерности. Подставив в уравнение (9.1) средние значения независимых переменных N , M , T и PR , мы получили монотонную закономерность снижения ПАА с возрастом, единую для всех видов (родов). Но темпы возрастного снижения и абсолютные значения ПАА оказались видоспецифичными. Наименьшими значениями ПАА характеризуются сосны и ели. Из родов с наибольшими значениями ПАА наименее выражен возрастной тренд ПАА у дубов (рисунок 9.1).

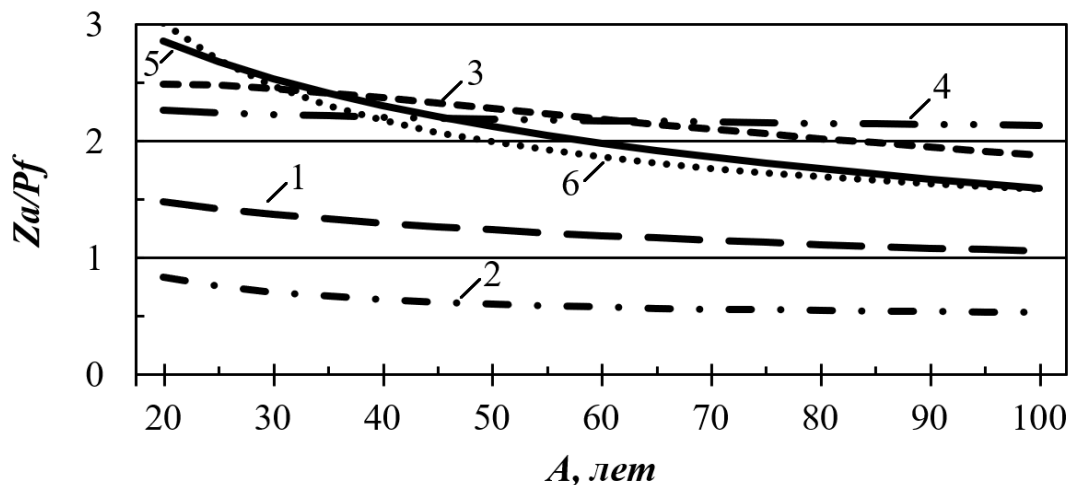


Рисунок 9.1 – Расчетные изменения ПАА лесобразующих родов Евразии с возрастом древостоев

1 – двухвойные сосны, 2 – ель, 3 – лиственница, 4 – дуб, 5 – береза, 6 – осина

Для наглядности полученных закономерностей изменения показателей ПАА по климатическим переменным, модели (9.1) нами представлены в графической 3D-интерпретации. Для этого рассчитаны рекурсивные вспомогательные модели

(9.2) и (9.3) для переменных N и M :

$$\ln(N) = a_0 + a_1 (\ln A); \tag{9.2}$$

$$\ln(M) = a_0 + a_1 (\ln A) + a_2 (\ln N), \tag{9.3}$$

характеристика которых дана в таблице 9.4. Путем последовательного табулирования моделей (9.2), (9.3) и (9.1) получены расчетные зависимости ПАА от январской температуры и годовых осадков (рисунок 9.2).

Таблица 9.4 – Характеристика вспомогательных моделей (9.2) и (9.3)

Зависимая переменная	a_0	$\ln A$	$\ln N$	$adjR^2$	SE
<i>Двухвойный подрод Pinus L.</i>					
$\ln N$	4,8815	-1,0523	-	0,523	0,76
$\ln M$	2,5505	0,7319	-0,1090	0,446	0,70
<i>Picea L.</i>					
$\ln N$	4,4752	-0,9697	-	0,550	0,66
$\ln M$	1,7355	0,9719	-0,1223	0,446	0,90
<i>Larix Mill.</i>					
$\ln N$	4,3789	-0,8944	-	0,369	0,93
<i>Quercus L.</i>					
$\ln N$	4,8967	-1,1778	-	0,606	0,63
$\ln M$	1,5813	0,8889	-0,0278	0,529	0,56
<i>Betula L.</i>					
$\ln N$	7,2557	-1,7443	-	0,632	0,81
$\ln M$	3,0686	0,4946	-0,1101	0,324	0,61
<i>Populus L.</i>					
$\ln N$	4,7086	-1,1135	-	0,509	0,85
$\ln M$	3,7783	0,4202	-0,1517	0,360	0,63

На рисунке 9.2 видно, что зависимость ПАА фитомассы всех древесных родов от температур и осадков описывается трехмерной поверхностью пропеллерообразной формы. В холодных регионах при повышении осадков ПАА увеличивается, но по мере перехода к теплым регионам характеризуется противоположным

трендом. При повышении температуры во влажных регионах ПАА снижается, но по мере перехода в сухие условия начинает возрастать. Таким образом, получены пропеллеро-образные поверхности ПАА, характеризующие смену одного лимитирующего фактора другим, аналогичные таким же поверхностям, полученным для фитомассы на уровнях деревьев и древостоев в главах 4-7.

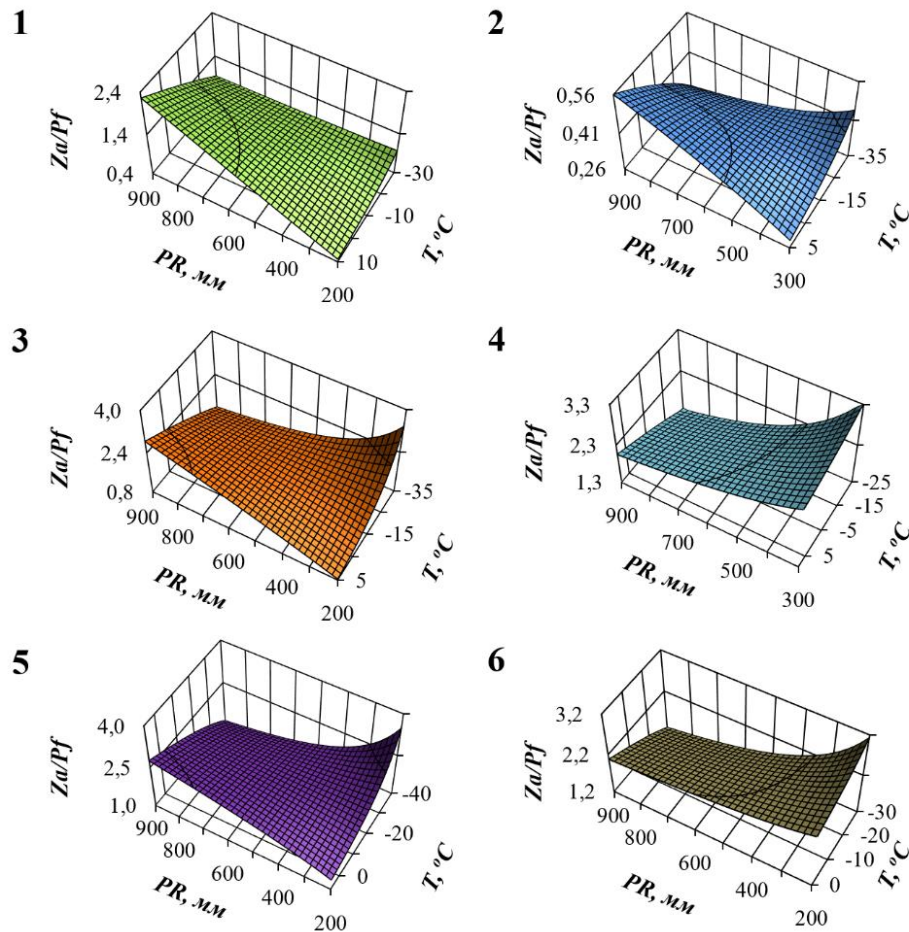


Рисунок 9.2 – Зависимость ПАА от средней температуры января и среднегодовых осадков

1 – двухвойные сосны, 2 – ель, 3 – лиственница, 4 – дуб, 5 – береза, 6 – осина

Чтобы получить представление о том, как будет реагировать ПАА на предполагаемые будущие изменения температур и осадков, мы сняли значения ПАА на двухфакторных поверхностях рисунок 9.2, соответствующие приращениям как температур на 1°C, так и приращениям осадков на 20 мм, и получили закономерности увеличения (красная область) и снижения (голубая область) величины ОПН в %% при предполагаемом увеличении зимней температуры на 1°C (рисунок 9.3) и при предполагаемом снижении годовых осадков на 20 мм (рисунок 9.4).

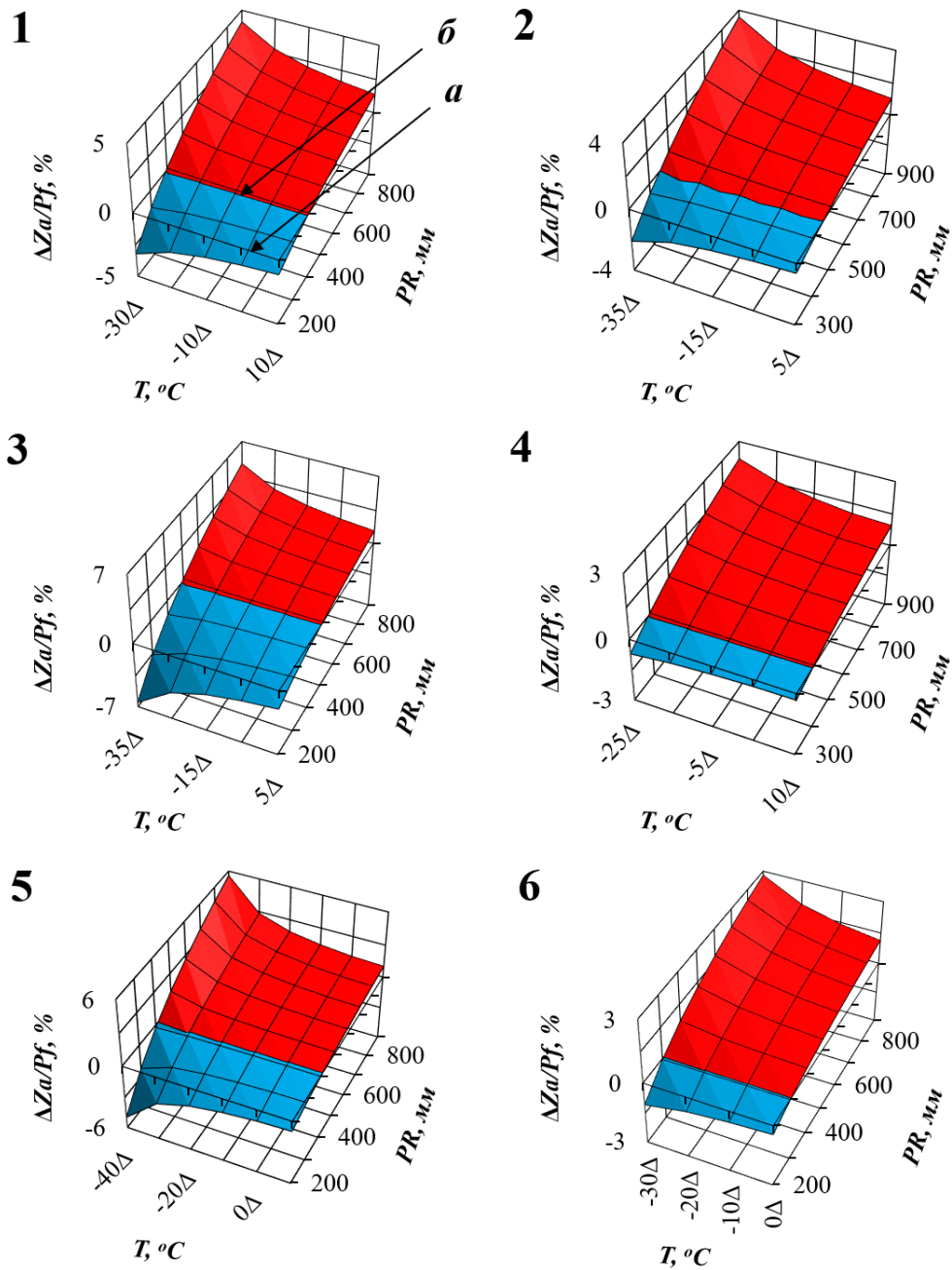


Рисунок 9.3 – Изменение ПАА ($\Delta Z_a/P_f$) при повышении температуры на 1°C вследствие предполагаемого изменения климата при разных территориальных уровнях температур и осадков

- а – плоскость, соответствующая нулевому изменению ПАА при предполагаемом повышении температуры на 1°C ;
- б – линия разграничения положительных и отрицательных изменений ПАА при предполагаемом повышении температуры на 1°C .

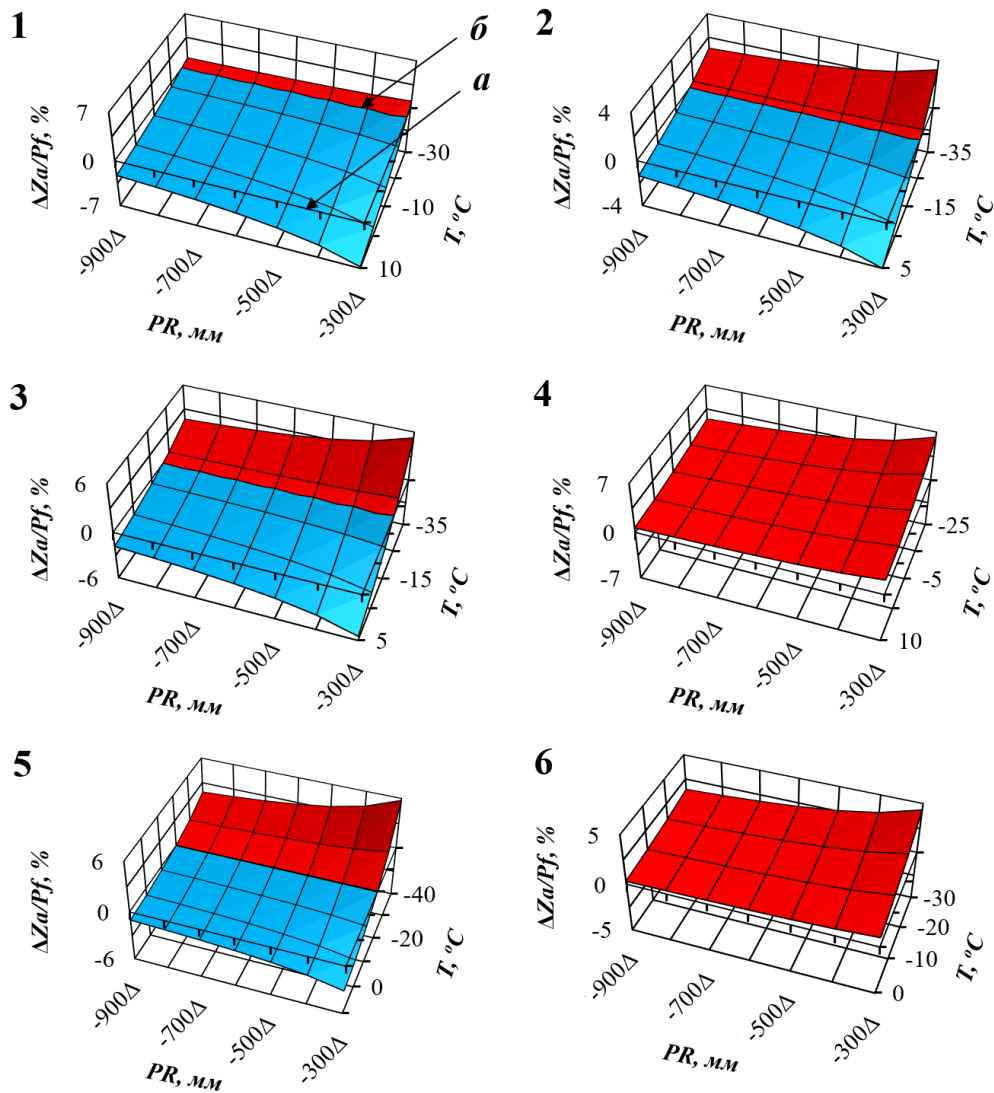


Рисунок 9.4 – Изменение ПАА ($\Delta Z_a/P_f$) при снижении уровня осадков вследствие предполагаемого изменения климата при разных территориальных уровнях температур и осадков
 а – плоскость, соответствующая нулевому изменению ПАА при предполагаемом снижении уровня осадков на 20 мм;
 б – линия разграничения положительных и отрицательных изменений ПАА при предполагаемом снижении осадков на 20 мм.

Поскольку количественный и качественный уровни существующих баз данных не позволяют вывести обобщающие закономерности в объяснении изменчивости ПАА всех лесообразующих родов Евразии, нами выведены для 28 из них средние значения (таблица 9.5), а их ранжирование в убывающей последовательности по величине ПАА представлено на рисунке 9.5. Очевидно, что наибольшей величиной ПАА располагает *Tilia cordata* Mill. в Европе ($4,15 \pm 1,76$) и наимень-

шей – *Thujaopsis dolabrata* в Японии ($0,40 \pm 0,05$). Поскольку некоторые виды представлены ограниченным объёмом данных в узких возрастных диапазонах, представленное их ранжирование по величине ПАА следует считать предварительным.

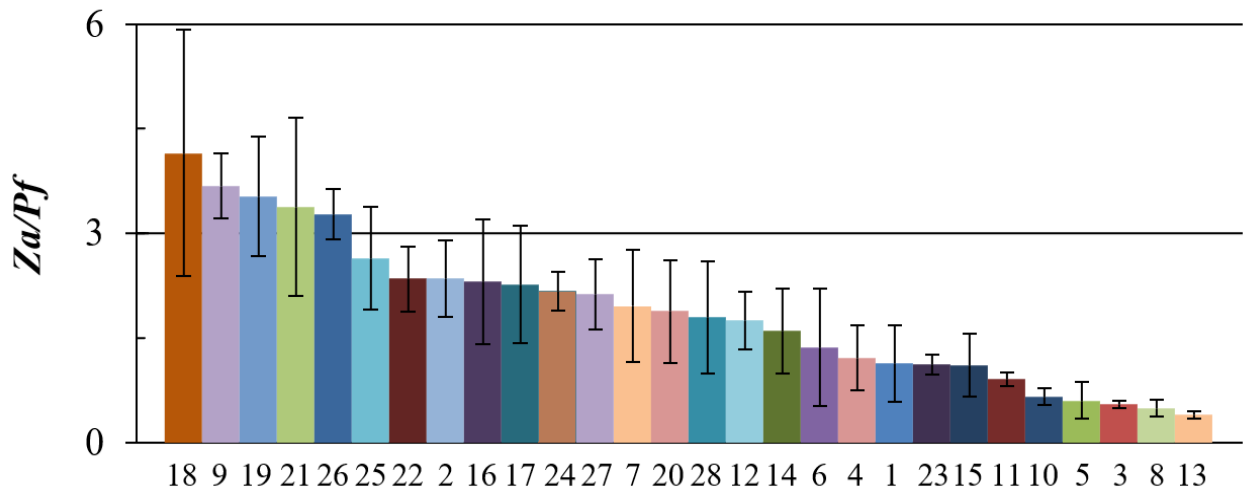


Рисунок 9.5 – Диаграмма распределения 28 лесобразующих видов Евразии по величине ПАА в убывающей последовательности (Нумерацию видов см. в таблице 9.5)

Таким образом, путем моделирования продуктивности ассимиляционного аппарата (ПАА) древостоев 6 лесобразующих видов (родов) Евразии установлено действие принципа лимитирующего фактора Либиха в трансконтинентальных пространственных градиентах температур и осадков. В холодных регионах при повышении осадков ПАА снижается, но по мере перехода к теплым регионам происходит смена лимитирующего фактора, и закономерность характеризуется противоположным трендом. При повышении температуры во влажных регионах ПАА повышается, но по мере перехода в сухие условия происходит смена лимитирующего фактора, и ПАА начинает снижаться.

Сопоставление полученных закономерностей для ПАА с ранее опубликованными закономерностями для надземной фитомассы показывает, что они совпадают. Вклады климатических переменных (около 30%) в объяснение изменчивости ПАА оказались существенно больше по сравнению с вкладами в объяснение изменчивости фитомассы деревьев и древостоев (около 17%).

Таблица 9.5 – Характеристика средних показателей продуктивности ассимиляционного аппарата (ПАА) в древостоях основных видов (родов, подродов) Евразии

№	Наименование вида (рода, подрода)	Страна	Число пробных площадей	Диапазон возраста древостоев	$X \pm \sigma^{(*)}$
1	<i>Pinus sylvestris</i> L.	Россия, Белоруссия, Великобритания, Казахстан, Китай, Украина, Бельгия, Швеция, Япония, Финляндия, Болгария, Литва	493	5-203	1,13 ± 0,54
2	<i>Pinus densiflora</i> Siebold et Zucc.	Япония	15	7-48	2,35 ± 0,55
3	<i>P. sibirica</i> Du Tour	Россия	14	82-200	0,55 ± 0,05
4	<i>Pinus pumila</i> (Pall.) Regel	Россия	3	90-200	1,22 ± 0,47
5	<i>Picea</i> L.	Россия, Германия, Украина, Белоруссия, Китай, Бельгия, Ирландия, Латвия, Болгария, Дания, Чехия, Швеция, Эстония	341	9-350	0,60 ± 0,26
6	<i>Abies alba</i> Mill.	Румыния, Украина	3	55-110	1,37 ± 0,84
7	<i>Larix</i> Mill.	Россия, Япония, Китай, Чехия	110	13-380	1,96 ± 0,81
8	<i>Tsuga (Endl.) Carrière</i>	Япония	2	290-443	0,49 ± 0,12
9	<i>Metasequoia glyptostroboides</i> Hu and W.C.Cheng	Япония	2	9-17	3,68 ± 0,47
10	<i>Cryptomeria japonica</i> (Thunb. ex L.f.) D.Don	Япония	50	9-60	0,66 ± 0,12
11	<i>Chamaecyparis obtuse</i> (S. & Z.) Endl.	Япония	21	20-50	0,92 ± 0,10
12	<i>Camellia japonica</i> L.	Япония	9	60-70	1,76 ± 0,41

Продолжение таблицы 9.5

№	Наименование вида (рода, подрода)	Страна	Число пробных площадей	Диапазон возраста древостоев	$X \pm \sigma^{(*)}$
13	<i>Thujaopsis dolabrata</i> Siebold & Zucc.	Япония	2	25-27	0,40 ± 0,05
14	<i>Cunninghamia lanceolata</i> (Lamb.) Hook.	Китай	97	16-55	1,61 ± 0,61
15	<i>Cupressus</i> L.	Китай	16	15-220	1,11 ± 0,46
16	<i>Betula</i> L.	Россия, Украина, Великобритания, Белоруссия, Дания	213	2-222	2,31 ± 0,89
17	<i>Populus</i> L.	Россия, Белоруссия, Болгария, Казахстан, Таджикистан	163	11-222	2,27 ± 0,84
18	<i>Tilia cordata</i> Mill.	Россия, Швеция	28	13-116	4,15 ± 1,76
19	<i>Alnus</i> Gaertn.	Белоруссия, Бельгия, Россия	8	6-45	3,53 ± 0,86
20	<i>Quercus</i> L.	Россия, Украина, Бельгия, Чехия, Белоруссия, Испания, Индия, Венгрия, Грузия, Азербайджан, Непал, Пакистан, Нидерланды, Великобритания, Польша, Япония, Франция, Швеция	194	18-280	1,89 ± 0,74
21	<i>Fagus</i> L.	Германия, Украина, Франция, Япония, Болгария, Швеция, Бельгия, Дания, Италия, Польша	36	25-161	3,38 ± 1,27
22	<i>Castanopsis cuspidata</i> (Thunb.) Schottky	Япония	6	12-60	2,35 ± 0,46
23	<i>Cyclobalanopsis gilva</i> (Blume) Oerst.	Япония	3	50	1,12 ± 0,14
24	<i>Acer</i> L.	Япония	2	50	2,17 ± 0,28

Окончание таблицы 9.5

№	Наименование вида (рода, подрода)	Страна	Число пробных площадей	Диапазон возраста древостоев	$X \pm \sigma^{(*)}$
25	<i>Carpinus</i> L.	Словакия, Япония	2	50-60	2,65 ± 0,74
26	<i>Acacia</i> Mill.	Япония	8	3-7	3,27 ± 0,36
27	<i>Tectona grandis</i> L.f.	Индия	5	4-30	2,13 ± 0,50
28	<i>Shorea robusta</i> C.F.Gaertn.	Индия	2	60-65	1,79 ± 0,81
Итого			1 848	-	1,89 ± 0,55

9.2 Отношение подземной фитомассы к надземной (ОПН)

Как было показано в главе 2, эффективность результатов анализа и синтеза существующих баз данных о фитомассе деревьев и древостоев с целью выявления климатически обусловленных закономерностей может быть существенно ограничена качественным уровнем исходного материала, особенно по фитомассе корней. Наличие евразийской базы данных породило надежду оценить влияние температур и осадков не только на надземную, но и на подземную фитомассу, т. е. на фитомассу корней деревьев.

Подобная попытка была нами предпринята путем построения моделей фитомассы корней деревьев, в которых в качестве независимых переменных входили высота дерева, диаметр его кроны, а также климатические факторы в виде температур и осадков (Усольцев, Цепордей, 2022г). Однако данных о фитомассе корней (897 модельных деревьев) оказалось слишком мало по сравнению с данными по надземной фитомассе (6 221 дерево, см. таблицу 2.2 в главе 2). Поэтому из двух климатических переменных для двухвойных сосен и дубов не оказалась статистически значимой ни та, ни другая. Для лиственниц и елей январская температура оказалась значимой со знаком минус, а для берез и буков – со знаком плюс. Подобная неопределенность склонила нас к тому, чтобы проанализировать не абсолютные, а относительные показатели массы корней, т.е. отношение подземной фитомассы к надземной (ОПН).

В разделе 1.5.2 было показано, что оценивание ОПН в литературных источниках выполняется обычно под влиянием одного фактора: или температуры, или осадков. Это оценивание по единственному климатическому фактору приводит к противоречивым результатам: одни авторы утверждают, что основным фактором, влияющим на ОПН фитомассы, являются осадки, другие приходят к противоположному выводу, что ОПН фитомассы определяется только температурой и не связано с засушливостью климата, а третьи установили, что ОПН определяется климатом и таксационными показателями лишь на 5%. Возможно, поэтому попытка выявить какие-либо закономерности в изменении ОПН фитомассы под

влиянием комплекса абиотических и биотических факторов на глобальном уровне не увенчалась успехом (Cairns et al., 1997).

Тем не менее, нами такая попытка предпринята, причем на уровне не деревьев, а древостоев, по той причине, что по фитомассе корней древостоев фактических данных в евразийской базе оказалось гораздо больше, чем по фитомассе корней деревьев (1 782 против 897). Это дало нам возможность попытаться оценить изменение ОПН фитомассы древостоев одновременно от температур и осадков.

Была поставлена цель: оценить изменение ОПН фитомассы лесообразующих видов (родов) в транс-евразийских градиентах температур и осадков. Для ее реализации поставлены три задачи:

- установить, проявляется ли действие закона лимитирующего фактора при моделировании изменений ОПН фитомассы древостоев лесообразующих видов на территории Евразии в связи с территориально обусловленными и темпоральными изменениями температур и осадков;

- рассчитать средние значения ОПН для лесообразующих видов и родов Евразии и выполнить их ранжирование.

На предварительном этапе исследований из упомянутой базы данных (Usoltsev, 2020b) были отобраны 2 312 пробных площадей 8 лесообразующих родов в пределах их ареалов. В результате предварительного регрессионного анализа оказалось, что из 8 родов только 5 показали наличие статистически значимого влияния температур и осадков на ОПН. Причина может быть, скорее всего, одна: остаточная дисперсия ОПН, обусловленная методическими и расчетными ошибками, которая не подлежит какому-либо статистическому объяснению, в упомянутых трёх случаях превалирует над дисперсией, обусловленной климатическими сигналами. К сожалению, другой, более совершенной базы данных сегодня мы не имеем.

Характеристика исходных данных ОПН фитомассы древостоев 5 родов, принятых для дальнейшего анализа, дана в таблице 9.6.

Таблица 9.6 – Характеристика 1782 исходных данных ОПН лесобразующих родов Евразии

Обозначение статистик	Анализируемые показатели						
	<i>A</i>	<i>D</i>	<i>N</i>	<i>M</i>	<i>Pr/Pa</i>	<i>T</i>	<i>PR</i>
Двухвойные сосны (подрод <i>Pinus</i> L.)							
Mean	59	-	3,2	194,2	0,21	-9	662
Min	6	-	0,11	4,9	0,07	-	-
Max	236	-	83,0	655,0	0,61	-	-
SD	40,0	-	7,3	127,8	0,07	-	-
CV, %	67,6	-	231,3	65,8	33,1	-	-
n	1017	-	1017	1016	1017	-	-
Пятихвойные сосны (<i>P. sibirica</i> Du Tour и <i>P. koraiensis</i> S. & Z. - подрод <i>Haploxydon</i>, или <i>Strobus</i>)							
Mean	118	22,7	1,7	249,4	0,24	-19	550
Min	7	1,3	0,12	0,17	0,17	-	-
Max	380	58,0	36,2	820,0	0,67	-	-
SD	80,9	13,4	4,3	211,4	0,10	-	-
CV, %	68,7	58,9	250,2	84,8	43,7	-	-
n	152	153	153	153	57	-	-
Пихта (<i>Abies</i> Mill.)							
Mean	51	-	11,9	274,3	0,22	1	1133
Min	4	-	0,22	12,2	0,04	-	-
Max	283	-	1000,0	1294,0	0,50	-	-
SD	47,8	-	91,6	207,1	0,06	-	-
CV, %	94,1	-	772,3	75,5	25,3	-	-
n	166	-	165	160	166	-	-
Береза (<i>Betula</i> L.)							
Mean	46	-	2,5	170,1	0,30	-10	549
Min	6	-	0,16	0,34	0,14	-	-
Max	120	-	29,5	484,0	1,40	-	-
SD	19,6	-	3,5	96,4	0,11	-	-
CV, %	42,2	-	142,3	56,7	37,9	-	-
n	271	-	263	271	271	-	-

Продолжение таблицы 9.6

Обозначение статистик	Анализируемые показатели						
	<i>A</i>	<i>D</i>	<i>N</i>	<i>M</i>	<i>Pr/Pa</i>	<i>T</i>	<i>PR</i>
Осина (<i>Populus L.</i>)							
Mean	48	-	2,0	168,9	0,33	-11	635
Min	10	-	0,10	3,2	0,13	-	-
Max	222	-	32,2	600,0	0,50	-	-
SD	24,0	-	3,8	113,8	0,08	-	-
CV, %	49,8	-	185,7	67,4	25,8	-	-
n	185	-	184	185	185	-	-

Данные об ОПН фитомассы, характеристики которых приведены в таблице 9.6, обработаны методом множественного регрессионного анализа. Выполнен расчет показателей ОПН согласно структуре модели:

$$\begin{aligned} \ln(Pr/Pa) = a_0 + a_1(\ln A) + a_2(\ln D) + a_3(\ln M) + a_4(\ln N) + a_5(\ln A)(\ln N) + \\ + a_6(\ln A)(\ln M) + a_7[\ln(T+50)] + a_8[\ln(T+50)]^2 + a_9(\ln PR) + \\ + a_{10}\{[\ln(T+50)](\ln PR)\}. \end{aligned} \quad (9.4)$$

После введения поправок на логарифмическое преобразование получены модели, характеристика которых дана в таблице 9.7.

Ранее было показано, что климатические показатели объясняют несущественную долю изменчивости фитомассы древостоев (Stegen et al., 2011; Forrester et al., 2017). В нашем исследовании процедура выполненного регрессионного анализа дает возможность оценить вклад каждой из независимых переменных в объяснение изменчивости искомой переменной (Лиёпа, 1980). Результаты оценки названных вкладов показаны в таблице 9.8, согласно которой вклад климатических переменных в объяснение изменчивости ОПН составил в среднем около 52%, что существенно выше, чем было установлено в отношении аналогичного вклада в объяснение изменчивости надземной фитомассы деревьев (около 17%), надземной фитомассы древостоев (около 31%) и продуктивности ассимиляционного аппарата (около 30%).

Таблица 9.7 – Характеристика моделей (9.4)

Зависимая переменная	a_0	$\ln A$	$\ln D$	$\ln M$	$(\ln A) \times (\ln M)$	$\ln N$	$(\ln A) \times (\ln N)$	$\ln(T+50)$	$[\ln(T+50)]^2$	$\ln PR$	$[\ln(T+50)] \times (\ln PR)$	$adjR^2$	SE
<i>Двухвойный подрод Pinus L.</i>													
$\ln(Pr/Pa)$	-24,008	0,0736	-	-0,1270	-	-0,2183	0,0687	6,2471	-	3,6896	-1,0072	0,195	0,28
<i>Пятихвойные сосны Pinus sibirica и P. koraiensis (подрод Haploxyton, или Strobis)</i>													
$\ln(Pr/Pa)$	-197,10	-	0,3693	-0,1288	-	0,1172	-	55,683	-	31,643	-9,0232	0,694	0,16
<i>Abies Mill.</i>													
$\ln(Pr/Pa)$	-22,110	-	-	-0,0679	-	-	0,0077	5,4158	-	3,1701	-0,8139	0,355	0,14
<i>Betula L.</i>													
$\ln(Pr/Pa)$	-7,8005	-	-	-0,3221	-	-0,0462	-	-	0,6119	2,4869	-0,6798	0,333	0,27
<i>Populus L.</i>													
$\ln(Pr/Pa)$	-9,5184	0,3937	-	0,1974	-0,0856	-	-	-	0,4429	2,1321	-0,5132	0,297	0,24

Таблица 9.8 – Вклад независимых переменных моделей (9.4) в объяснение изменчивости зависимой переменной, %

Зависимая переменная	lnA (I)	lnD (II)	lnN (III)	lnM (IV)	(lnA)(lnM) (V)	(lnA)(lnN) (VI)	(I)+(II)+(III)+ (IV)+(V)+(VI)	ln(T+50) (VII)	[ln(T+50)] ² (VIII)	lnPR (IX)	[ln(T+50)] × (lnPR) (X)	(VII)+(VIII)+ (IX)+(X)
<i>Двухвойный подрод Pinus L.</i>												
ln(Pr/Pa)	7,6	-	10,9	20,4	-	12,7	51,6	16,0	-	16,0	16,4	48,4
<i>Пятихвойные сосны Pinus sibirica и P. koraiensis (подрод Haploxyton, или Strobilus)</i>												
ln(Pr/Pa)	-	14,0	11,7	13,4	-	-	39,1	19,9	-	20,5	20,5	60,9
<i>Abies Mill.</i>												
ln(Pr/Pa)	-	-	-	15,4	-	6,2	21,6	25,2	-	27,2	26,0	78,4
<i>Betula L.</i>												
ln(Pr/Pa)	-	-	12,5	58,4	-	-	70,9	-	9,7	9,7	9,7	29,1
<i>Populus L.</i>												
ln(Pr/Pa)	20,4	-	-	14,5	22,3	-	57,2	-	13,6	15,6	13,6	42,8
Итого												
$X \pm \sigma^{(a)}$	14,0 ± 9,1	-	11,7 ± 0,8	24,4 ± 19,2	-	9,5 ± 4,6	48,1 ± 18,7	20,4 ± 4,6	11,7 ± 2,8	17,8 ± 6,5	17,2 ± 6,3	51,9 ± 18,7

Для наглядности полученных закономерностей изменения показателей ОПН по климатическим переменным, модели (9.4) нами представлены в графической 3D-интерпретации. Для этого в модели (9.4) подставлены средние значения таксационных показателей по каждому древесному роду (подроду) и построены зависимости ОПН от январской температуры и годовых осадков (рисунок 9.6).

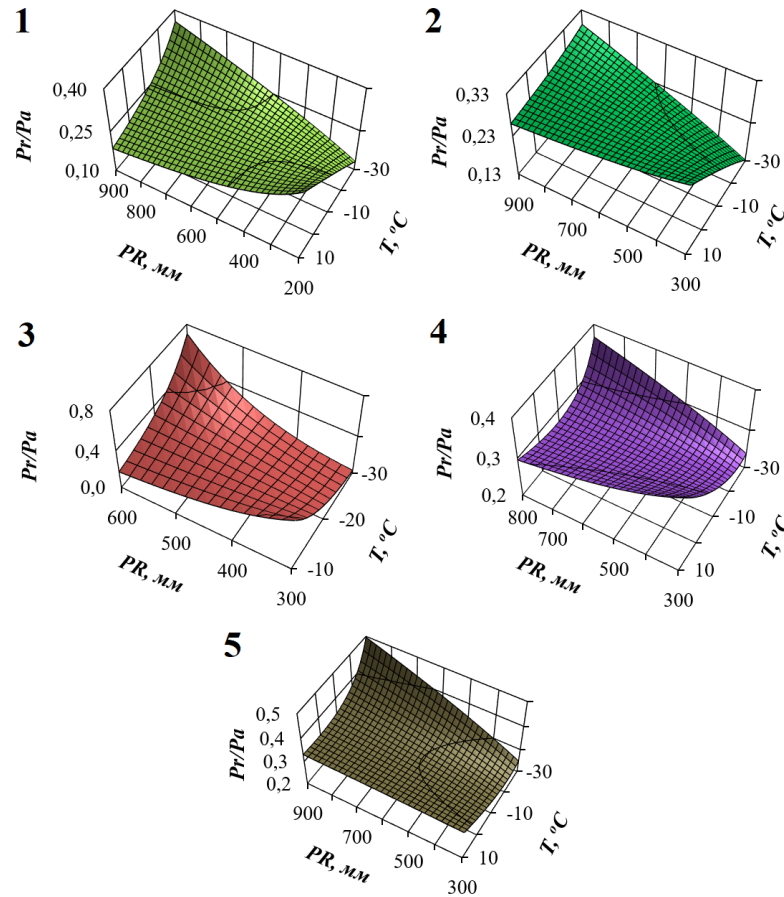


Рисунок 9.6 – Изменение расчетных значений ОПН фитомассы в градиентах температур и осадков при неизменных таксационных показателях древостоев; индексы 1, 2, 3, 4, 5 обозначают здесь и далее древостои соответственно сосны, пихты, кедра, березы и осины

Как можно видеть на рисунке 9.6, зависимость ОПН фитомассы основных древесных видов (родов) от температур и осадков описывается трехмерной поверхностью пропеллеро-образной формы. В холодных регионах при повышении осадков ОПН увеличивается, но по мере перехода к теплым регионам характеризуется противоположным трендом. При повышении температуры во влажных регионах ОПН снижается, но по мере перехода в сухие условия начинает возрастать.

Чтобы получить представление о том, как будет реагировать ОПН на предполагаемые будущие изменения температур и осадков, мы взяли значения ОПН на двухфакторных поверхностях (рисунок 9.6), соответствующие приращениям как температур на 1°C , так и приращениям осадков на 20 мм, и получили закономерности увеличения (красная область) и снижения (голубая область) величины ОПН в %% при предполагаемом увеличении зимней температуры на 1°C (рисунок 9.7), и закономерности увеличения и снижения ОПН при предполагаемом снижении годовых осадков на 20 мм (рисунок 9.8).

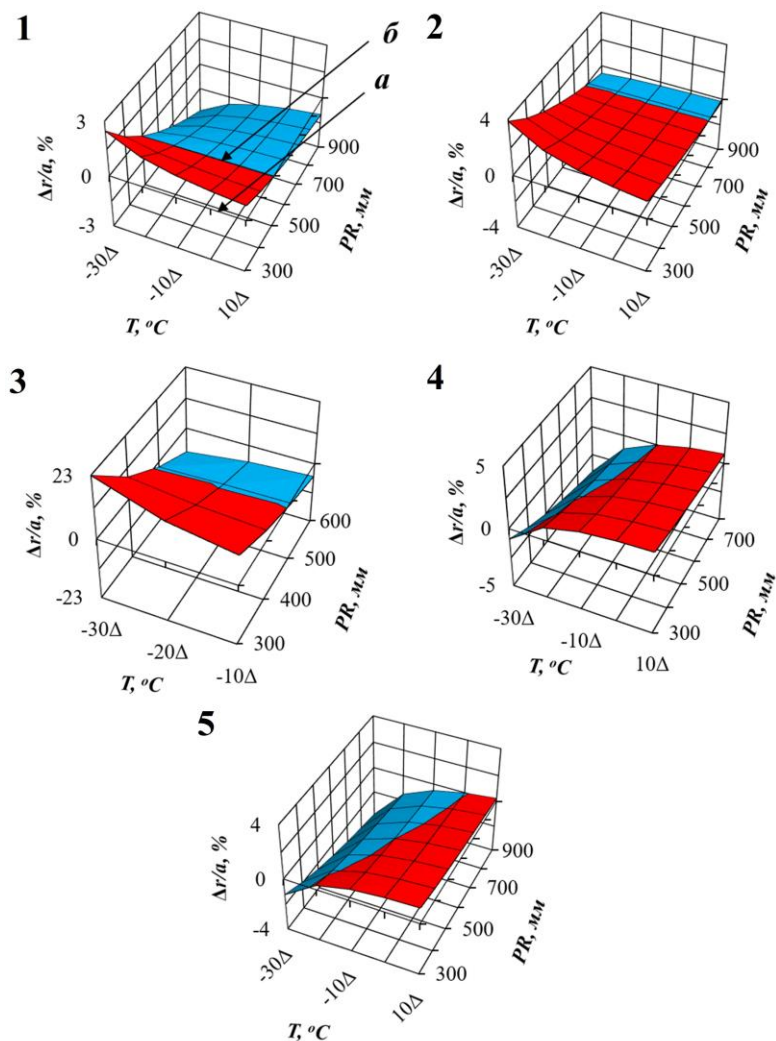


Рисунок 9.7 – Изменение ОПН ($\Delta r/a$, %) при повышении температуры на 1°C вследствие предполагаемого изменения климата при разных территориальных уровнях температур и осадков

а – плоскость, соответствующая нулевому изменению ОПН при предполагаемом повышении температуры на 1°C ;

б – линия разграничения положительных и отрицательных изменений ОПН при предполагаемом повышении температуры на 1°C .

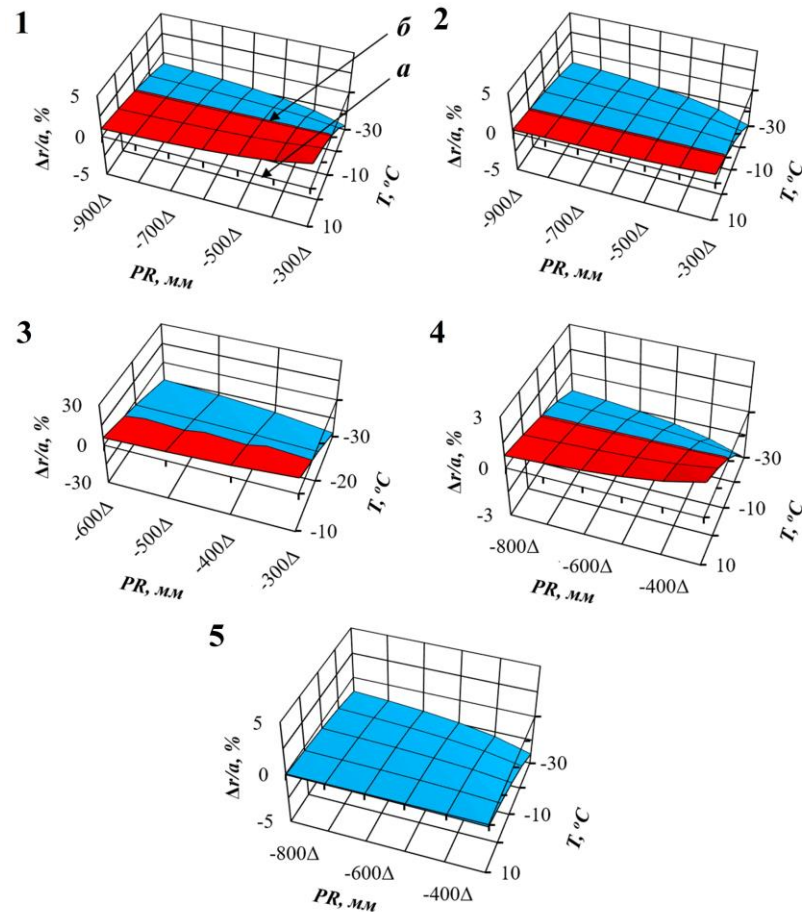


Рисунок 9.8 – Изменение ОПН ($\Delta r/a$, %) при снижении уровня осадков вследствие предполагаемого изменения климата при разных территориальных уровнях температур и осадков

а – плоскость, соответствующая нулевому изменению ОПН при предполагаемом снижении уровня осадков на 20 мм;

б – линия разграничения положительных и отрицательных изменений ОПН при предполагаемом снижении осадков на 20 мм.

Полученная нами закономерность (рисунок 9.7) согласуется с результатами глобального мета-анализа ОПН, охватывающего более 300 мировых исследований и включающего покрытосеменные и голосеменные растения, а также различные биомы (пахотные земли, пустыни, леса, луга, тундра и водно-болотные угодья). Мета-анализ показал, что потепление на $2,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ вызывает увеличение ОПН на 8%. Причем оно выражено на 15% больше в сухих местообитаниях (Zhou et al., 2022).

Аналогичные пропеллеро-образные поверхности, характеризующие смену одного лимитирующего фактора другим, на уровнях деревьев и древостоев были получены нами в предыдущих главах для наземной фитомассы деревьев и древостоев и для ПАА. Сопоставление их с полученными закономерностями для

ОПН показывает, что они отличаются в главном: прямо противоположным характером выведенных закономерностей, т. е. факторы, лимитирующие величину надземной фитомассы, являются стимулирующими величину ОПН фитомассы и наоборот. Опубликованные графические закономерности изменения надземной фитомассы и ОПН по осям координат прямо противоположные, что означает, что чем больше надземная фитомасса как показатель продуктивности, тем меньшей долей корневой массы по отношению к надземной обходится древостой.

Эта зеркальность (разнонаправленность) в соотношениях надземной и подземной фитомасс в их реакции на климатические факторы отражает общую жизненную стратегию устойчивого роста исследуемых древесных видов. На любой климатический фактор, снижающий продуктивность надземной фитомассы, древостой отвечает увеличением относительной массы корней (Базилевич, Родин, 1968). Стремление растений освоить корнями максимальный объем ризосферы за счет преобладающего развития сосущих корней является общей стратегией их выживания в условиях засушливого климата (Усольцев, 1985; Farooq et al., 2009).

Поскольку количественный и качественный уровни существующих баз данных не позволяют вывести обобщающие закономерности в объяснении изменчивости ОПН всех лесообразующих видов (родов) Евразии, нами выведены для 24 из них средние значения (таблица 9.9), а их ранжирование в убывающей последовательности видов (родов) по величине ОПН представлено на рисунке 9.9. Очевидно, наибольшей величиной ОПН располагает *Fraxinus* в Европе ($0,37 \pm 0,10$) и наименьшей – *Dipterocarpus* в Тайланде ($0,11 \pm 0,03$).

Для сравнения: при исследовании ОПН лесообразующих видов Китая в количестве 1 554 наблюдений, взятых из 511 источников, установлен диапазон варьирования ОПН от 0,16 для *Pinus massoniana* до 0,32 для *Quercus* (Luo et al., 2012), что находится в пределах диапазона ОПН, выявленного для всей Евразии.

Поскольку некоторые виды представлены ограниченным объёмом данных в узких возрастных диапазонах, представленное их ранжирование по величине ОПН следует считать предварительным.

Таблица 9.9 – Характеристика средних показателей относительной фитомассы корней (ОПН) в древостоях основных видов (родов, подродов) Евразии

№	Наименование вида (рода, подрода)	Страна	Число пробных площадей	Диапазон возраста древостоев	$M \pm \sigma$
1	<i>Pinus sylvestris</i> L.	Россия, Белоруссия, Великобритания, Казахстан, Китай, Украина, Бельгия, Швеция, Япония, Финляндия, Болгария, Литва	1 017	4-290	0,21 ± 0,07
2	<i>P. sibirica</i> Du Tour, <i>P. koraiensis</i> S. & Z.	Россия	57	7-380	0,24 ± 0,10
3	<i>Picea</i> L.	Россия, Германия, Украина, Белоруссия, Китай, Бельгия, Ирландия, Латвия, Болгария, Дания, Чехия, Швеция, Эстония	432	5-350	0,25 ± 0,09
4	<i>Abies</i> Mill.	Россия, Япония, Непал, Словакия, Украина	166	4-283	0,22 ± 0,06
5	<i>Larix</i> Mill.	Россия, Япония, Китай, Чехия,	179	10-350	0,31 ± 0,16
6	<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb.) Franco	Нидерланды, Франция, Болгария, Бельгия	12	9-70	0,21 ± 0,02
7	<i>Cryptomeria japonica</i> (Thunb. ex L.f.) D.Don	Япония	38	5-59	0,24 ± 0,04
8	<i>Chamaecyparis obtusa</i> (S. & Z.) Endl.	Япония	26	17-50	0,29 ± 0,02
9	<i>Cunninghamia lanceolata</i> (Lamb.) Hook.	Китай	97	16-55	0,22 ± 0,04
10	<i>Betula</i> L.	Россия, Украина, Великобритания, Белоруссия, Дания	271	6-120	0,30 ± 0,11
11	<i>Populus</i> L.	Россия, Белоруссия, Болгария, Казахстан, Таджикистан	185	10-222	0,33 ± 0,08
12	<i>Tilia</i> L.	Россия, Украина, Швеция	8	5-150	0,27 ± 0,11

Продолжение таблицы 9.9

№	Наименование вида (рода, подрода)	Страна	Число пробных площадей	Диапазон возраста древостоев	$M \pm \sigma$
13	<i>Alnus Gaertn</i>	Белоруссия, Литва, Бельгия, Великобритания	36	3-70	$0,22 \pm 0,07$
14	<i>Quercus L.</i>	Россия, Украина, Бельгия, Чехия, Белоруссия, Испания, Индия, Венгрия, Грузия, Азербайджан, Непал, Пакистан, Нидерланды, Великобритания, Польша, Япония, Франция, Швеция	365	5-280	$0,28 \pm 0,15$
15	<i>Fagus sylvatica L.</i>	Германия, Украина, Франция, Япония, Италия, Болгария, Швеция, Бельгия, Дания, Италия, Румыния. Чехия, Россия	110	8-400	$0,22 \pm 0,09$
16	<i>Fraxinus L.</i>	Россия, Белоруссия, Бельгия	4	30-80	$0,37 \pm 0,10$
17	<i>Carpinus betulus L.</i>	Украина, Россия, Словакия, Япония	5	36-60	$0,32 \pm 0,10$
18	<i>Robinia pseudoacacia L.</i>	Словакия	3	8-49	$0,21 \pm 0,06$
19	<i>Acacia Mill.</i>	Япония, Индонезия	15	3-7	$0,24 \pm 0,11$
20	<i>Paraserianthes falcataria (L.) Nielsen</i>	Индонезия	4	3-7	$0,19 \pm 0,03$
21	<i>Dipterocarpus C.F.Gaertn.</i>	Тайланд	6	-	$0,11 \pm 0,03$
22	<i>Tectona grandis L.f.</i>	Индия	9	5-40	$0,24 \pm 0,02$
23	<i>Shorea robusta Roth</i>	Индия	15	5-65	$0,23 \pm 0,04$
24	<i>Eucalyptus tereticornis Sm.</i>	Индия	5	5-9	$0,15 \pm 0,03$
Итого			3 065	-	$0,25 \pm 0,07$

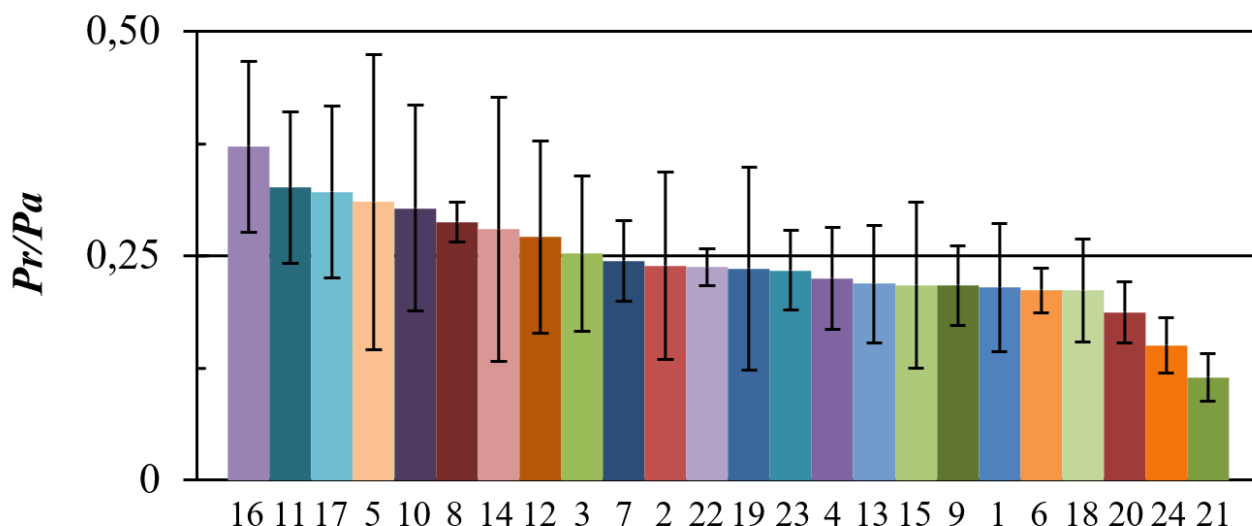


Рисунок 9.9 – Диаграмма распределения 24 лесобразующих родов Евразии по величине ОПН в убывающей последовательности (Нумерацию видов см. в таблице 9.9)

Таким образом, путем моделирования относительной фитомассы корней (ОПН) древостоев лесобразующих видов (родов) Евразии установлено действие принципа лимитирующего фактора Либиха в трансконтинентальных пространственных градиентах температур и осадков. В холодных регионах при повышении осадков ОПН увеличивается, но по мере перехода к теплым регионам происходит смена лимитирующего фактора, и закономерность характеризуется противоположным трендом. При повышении температуры во влажных регионах ОПН снижается, но по мере перехода в сухие условия происходит смена лимитирующего фактора, и ОПН начинает возрастать.

Сопоставление полученных закономерностей с ранее опубликованными закономерностями для надземной фитомассы показывает, что они прямо противоположны, т. е. факторы, лимитирующие величину надземной фитомассы, являются стимулирующими величину ОПН и наоборот.

Эта зеркальность в соотношениях надземной и подземной фитомасс в их реакции на климатические факторы отражает общую жизненную стратегию устойчивого роста исследуемых древесных видов. На любой климатический фактор, снижающий продуктивность надземной фитомассы, древостой отвечает увеличением относительной массы корней.

9.3 Плотность охвоения (облиствения) побегов (ПОП) деревьев лесообразующих видов в географических и климатических градиентах Евразии

В разделе 1.6.3 были показаны закономерности изменения охвоенности побегов сосны обыкновенной в географических градиентах Евразии. Сосна была выбрана для анализа по причине наибольшей представленности в базе данных по отношению к остальным лесообразующим видам. Сделан вывод, что в направлениях с севера на юг и с запада на восток происходит увеличение плотности охвоенности побегов (ПОП) на 0,44% и на 0,50% соответственно на каждый градус широты и долготы. Таким образом, на примере сосны обыкновенной было показано, что ПОП сосны обыкновенной увеличивается не только по мере приближения к источнику атмосферных загрязнений, но также в широтном и долготном градиентах по мере ухудшения климатических условий произрастания. В направлении с севера на юг это ухудшение связано со снижением влагообеспеченности территорий по мере перехода от таежной зоны в зону степи, а в направлении с запада на восток – с повышением континентальности климата и снижением влагообеспеченности местообитаний.

В разделе 1.6.3 было установлено, что в модели ПОП, описывающей ее зависимость от дендрометрических показателей деревьев, их происхождения и географических координат, происхождение деревьев оказалось статистически не значимым, и была построена модель ПОП, общая для естественных древостоев и культур.

В настоящем разделе предпринята попытка установления закономерностей изменения ПОП двухвойных сосен естественного и искусственного происхождения в градиентах температур и осадков Евразии, а также основных лесообразующих родов (видов) Евразии как в градиентах географических координат, так и в градиентах температур и осадков.

9.3.1 Показатель ПОП деревьев сосны обыкновенной естественного и искусственного происхождения в градиентах температур и осадков Евразии

Целью настоящего исследования было установить наличие или отсутствие различий естественных древостоев и культур в моделях ПОП, описывающих их изменение в градиентах температур и осадков на территории Евразии. Для достижения этой цели были использованы эмпирические данные ПОП сосны обыкновенной из разных регионов в количестве 558 модельных деревьев, представленные как естественными древостоями, так и культурами. Характеристика исходного материала приведена в табл. 1.2 раздела 1.6.3.

При моделировании реакции фитомассы двухвойных сосен на среднюю температуру января и среднегодовые осадки с учетом происхождения древостоев принадлежность деревьев к естественным древостоям и культурам кодировалась бинарной переменной $X = 0$ и $X = 1$ соответственно (Usoltsev et al., 2020e). Ввод в уравнение только одной бинарной переменной X , означает, что трехмерная поверхность (температура – осадки – фитомасса) в координатах X - Y - Z смещается между деревьями естественного и искусственного происхождения только вдоль оси Z (оси ординат) на величину коэффициента регрессии при бинарной переменной X . Известно, однако, что фитомасса деревьев в естественных насаждениях и культурах по-разному реагирует на изменение возраста из-за их различий в скорости роста (Золотухин, 1966; Jordan, Farnworth, 1982; Макаренко, Бирюкова, 1982; Поляков и др., 1986; Usoltsev, Vanclay, 1995; Романов и др., 2014). Чтобы учесть эти различия, в разработанной модели, наряду с X , был введен синергизм ($X \times \ln A$) в качестве еще одной независимой переменной.

Основываясь на вышесказанном и исходных данных, статистические характеристики которых приведены в таблице 1.2 (раздел 1.6.3), мы протестировали следующую структуру модели:

$$\ln(\text{ПОП}) = a_0 + a_1(\ln A) + a_2(\ln D) + a_3(\ln H) + a_4 [\ln(T+50)] + a_5(\ln PR) + a_6 [\ln(T+50)] \times (\ln PR) + a_7(X) + a_8(X \times \ln A), \quad (9.5)$$

в которой коэффициенты регрессии a_1 , a_3 и a_6 для переменных $(\ln A)$, $(\ln H)$ и $[\ln(T+50)] \times (\ln PR)$ по критерию Стьюдента оказались статистически не значимыми

на уровне $p < 0,05$ ($t = 0,6, 1,1$ и $1,1 < t_{05} = 1,96$) и были исключены из дальнейшего анализа.

Получена окончательная модель:

$$\ln(\text{ПОП}) = 7,1670 - 0,0273(\ln D) - 0,5074[\ln(T+50)] - 0,1631(\ln PR) - 0,4000(X) + 0,0899(X \times \ln A); \text{adj}R^2 = 0,335; \text{SE} = 0,10. \quad (9.6)$$

Согласно критерию Стьюдента, все коэффициенты регрессии в модели (9.6) являются значимыми на уровне $p < 0,01$ ($t = 3,0...11,3 > t_{01} = 2,58$). Согласно знаку при независимой переменной ($\ln D$), ПОП имеет отрицательную зависимость от диаметра ствола. По-видимому, эта закономерность связана с концентрацией фитомассы хвои на единице длины побега у угнетенных деревьев, имеющих относительно меньший диаметр ствола (Яблоков, 1934). Вышесказанное согласуется с результатом, полученным в 35-летнем древостое ели европейской: с увеличением диаметра ствола с 4 до 30 см ПОП уменьшается с 60% до 50% (Burger, 1939).

Вклад дендрометрических переменных (т. е. возраста и диаметра ствола), климатических переменных (т. е. температур и осадков) и происхождения древостоев (естественных и искусственных) в объяснение изменчивости искомого показателя ПОП по модели (9.6) составил соответственно 15, 53 и 30%. Таким образом, при моделировании показателя ПОП по географическим градиентам, его различие между естественными древостоями и культурами было не значимым (см. раздел 1.6.3), а при моделировании по климатическим переменным (температуре и осадкам) названное различие оказалось статистически значимым, и вклад происхождения древостоев в объяснение изменчивости ПОП составил 30%.

Судя по знаку при независимой переменной X , величина ПОП в культурах ниже, чем в естественных лесах, а судя по знаку при переменной ($X \times \ln A$), отмеченная разница уменьшается или меняет знак по мере увеличения возраста деревьев. Эта закономерность была упомянута при моделировании фитомассы хвои в культурах и естественных древостоях (Usoltsev, Vanclay, 1995), но с противоположным знаком: в молодом возрасте фитомасса хвои в культурах выше, чем в естественных древостоях, но затем с возрастом происходит изменение этого соотношения, и естественные древостои получают преимущество перед культурами

по показателю фитомассы хвой (Usoltsev, Vanclay, 1995).

Судя по знакам при независимых переменных $[\ln(T+50)]$ и $(\ln PR)$, показатель ПОП при неизменных значениях возраста и диаметра ствола отрицательно связан как со средней температурой января, так и с годовыми осадками. Первая закономерность объясняется повышением температуры января и связанным с ним снижением влагообеспеченности территорий в направлении от таежной зоны к степной, а вторая – увеличением континентальности климата в направлении к центру Евразии и связанным с ней снижением влагообеспеченности местообитаний.

С целью графической интерпретации названной закономерности в модель (9.6) мы подставили значения возраста дерева (46 лет) и диаметра ствола на высоте груди (15,6 см), средние для всех регионов. Затем, в соответствии с заданными значениями температуры января и годового количества осадков, построена соответствующая 3D-поверхность для ПОП естественных насаждений и культур (рисунок 9.10).

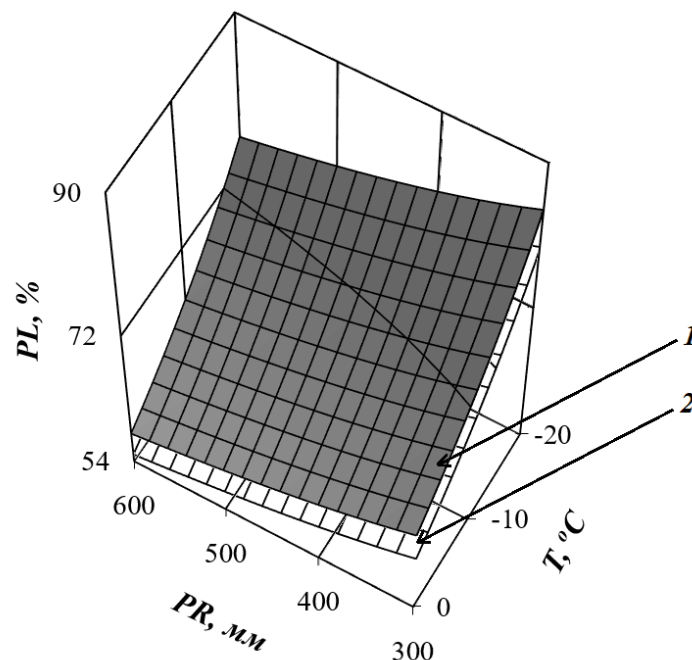


Рисунок 9.10 – Изменение расчетных значений ПОП (PL) в координатах средней температуры января и среднегодового количества осадков при возрасте 46 лет и диаметре ствола 15,6 см; 1 – естественные древостои, 2 – культуры

Мы можем видеть на рисунке 9.10, что при неизменных значениях возраста и диаметра ствола величина ПОП в естественных насаждениях выше, чем в культурах, и эта разница статистически значима. В обоих случаях ПОП увеличивается как с понижением температуры, так и с уменьшением количества осадков. По рисунку 9.10 мы рассчитали, что при уменьшении годового количества осадков с 600 до 300 мм происходит увеличение ПОП на 0,2-0,3% на каждые 10 мм снижения годового количества осадков, как в естественных насаждениях, так и в культурах. Когда температура января повышается с -20°C до 0°C , ПОП сокращается на 0,8-1,0% на каждый градус повышения температуры.

Чтобы проследить, как меняется соотношение ПОП в культурах и естественных сосновых древостоях с возрастом, рассчитано вспомогательное уравнение:

$$\ln(D) = -1,6929 + 0,8144(\ln A) + 0,3396 [\ln(T+50)] + 0,0114(\ln PR) + 0,8537(X) - 0,1846(X \times \ln A); \text{adj}R^2 = 0,552; \text{SE} = 0,34. \quad (9.7)$$

Графическая интерпретация уравнения (9.7) при значениях $T = -18^{\circ}\text{C}$ и $PR = 570$ мм (рисунок 9.11) показывает, что на начальных стадиях роста диаметр ствола в культурах выше, чем в естественных насаждениях, но с увеличением возраста это соотношение меняется на противоположное.

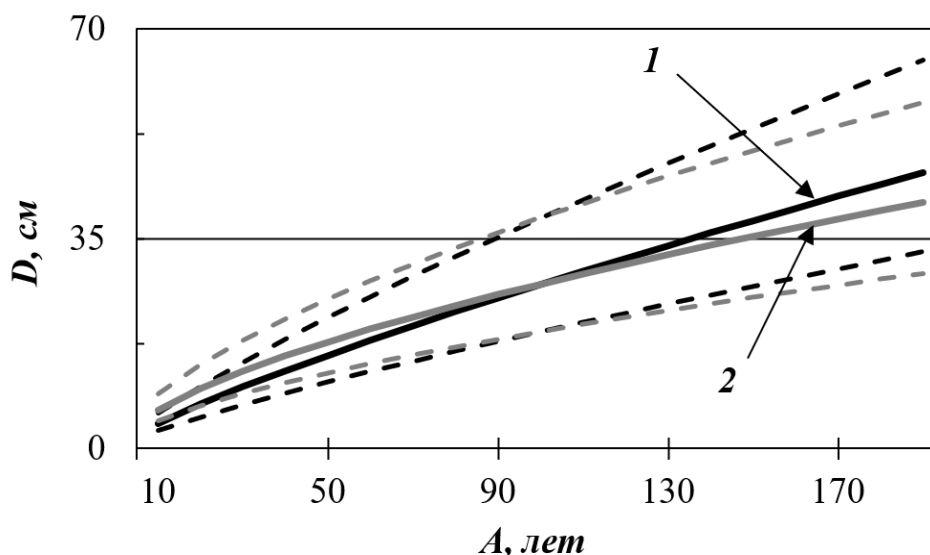


Рисунок 9.11 – Соотношение расчетных значений диаметра ствола на высоте груди в естественных насаждениях (1) и культурах (2) в зависимости от возраста дерева

Здесь и далее пунктирной линией показана стандартная ошибка уравнения

Подставив уравнение (9.7) в (9.6) и протабулировав полученное выражение по задаваемому возрасту деревьев при средних значениях $T = -18 \text{ }^\circ\text{C}$ и $PR = 570 \text{ мм}$, мы получили возрастное соотношение ПОП деревьев в естественных насаждениях и культурах (рисунок 9.12).

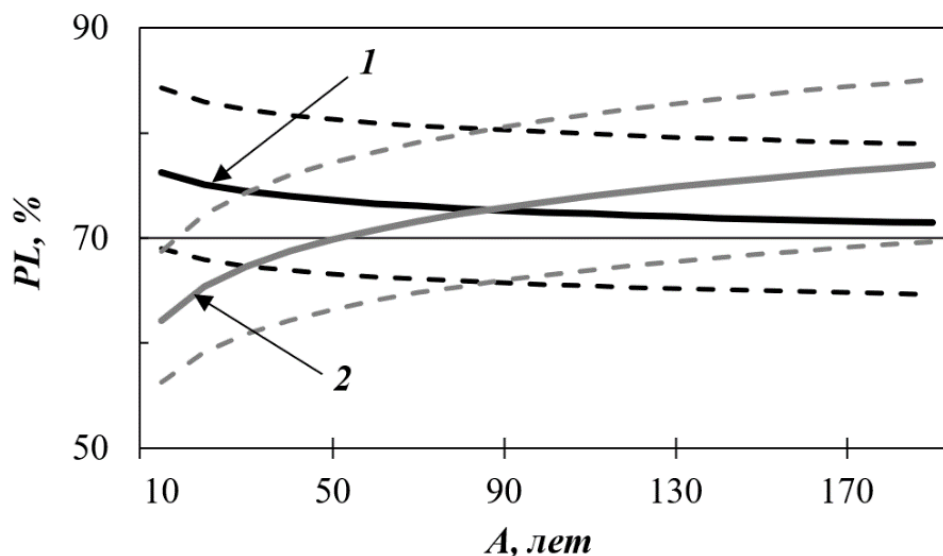


Рисунок 9.12 – Изменение расчетных значений ПОП (PL) с возрастом деревьев в естественных насаждениях (1) и культурах (2) при средних значениях $T = -18 \text{ }^\circ\text{C}$ и $PR = 570 \text{ мм}$

Таким образом, установлено, что на начальных этапах роста ПОП в культурах значительно ниже, чем в естественных древостоях, но по мере увеличения возраста деревьев это соотношение меняется на противоположное. Как отмечалось выше, в отношении фитомассы хвои, культуры и естественные насаждения коррелируют противоположным образом: на начальных этапах роста фитомасса хвои в культурах выше из-за более высоких темпов роста, но с возрастом темпы роста выравниваются или меняются местами, и соответственно сменяется соотношение фитомассы тех и других. Это означает, что увеличение ПОП связано со снижением скорости роста деревьев вследствие: (1) увеличения как возраста, так и степени угнетения деревьев в пологе, и (2) как повышения температуры в направлении с севера на юг, так и сокращения осадков в направлении с запада на восток.

9.3.2 Показатель ПОП деревьев лесообразующих видов в градиентах температур и осадков Евразии

Целью исследования было выявить закономерности изменения ПОП деревьев лесообразующих родов в климатических градиентах Евразии. Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

- скомпоновать исходную базу данных о ПОП деревьев лесообразующих родов;
- разработать регрессионную модель изменения ПОП в связи с дендрометрическими показателями дерева;
- выявить возможность модификации полученной модели в климатических градиентах Евразии;
- установить вклад дендрометрических и климатических независимых переменных, а также видовой принадлежности, в объяснение изменчивости ПОП деревьев;
- выполнить ранжирование древесных видов Евразии по показателю ПОП деревьев.

Из упомянутой базы данных (Usoltsev, 2020c) взяты эмпирические данные ПОП лесообразующих родов из разных регионов Евразии в количестве 1 480 модельных деревьев. Характеристика исходного материала приведена в таблице 9.10.

Таблица 9.10 – Статистики анализируемых показателей 1 480 модельных деревьев 15 лесообразующих родов Евразии

Обозначение статистик	Анализируемые показатели							
	<i>A</i>	<i>D</i>	<i>H</i>	<i>ПОП</i>	<i>LAT</i>	<i>LON</i>	<i>T</i>	<i>PR</i>
<i>Pinus sylvestris</i> L.								
Mean	46	15,5	14,3	72,2	54,2	62,6	-16	393
Min	9	0,6	1,9	41,5	-	-	-	-
Max	186	55,0	36,6	95,6	-	-	-	-
SD	28,5	8,4	6,7	9,3	-	-	-	-
CV, %	62,1	54,0	46,6	12,8	-	-	-	-
n	558	558	558	558	-	-	-	-

Продолжение таблицы 9.10

Обозначение статистик	Анализируемые показатели							
	<i>A</i>	<i>D</i>	<i>H</i>	<i>ПОП</i>	<i>LAT</i>	<i>LON</i>	<i>T</i>	<i>PR</i>
<i>Pinus sylvestris</i> L.								
Mean	46	15,5	14,3	72,2	54,2	62,6	-16	393
Min	9	0,6	1,9	41,5	-	-	-	-
Max	186	55,0	36,6	95,6	-	-	-	-
SD	28,5	8,4	6,7	9,3	-	-	-	-
CV, %	62,1	54,0	46,6	12,8	-	-	-	-
n	558	558	558	558	-	-	-	-
<i>Pinus nigra</i> L.								
Mean	30	12,6	7,2	65,6	45,8	33,5	0	444
Min	7	2,2	1,1	40,0	-	-	-	-
Max	72	33,0	17,8	85,2	-	-	-	-
SD	14,8	6,4	3,8	12,2	-	-	-	-
CV, %	49,5	50,8	52,9	18,6	-	-	-	-
n	37	35	37	37	-	-	-	-
<i>Picea</i> L.								
Mean	78	21,3	17,1	69,1	57,3	50,3	-15	501
Min	18	2,0	4,1	50,0	-	-	-	-
Max	134	51,5	25,1	86,1	-	-	-	-
SD	29,3	9,8	5,9	8,7	-	-	-	-
CV, %	37,4	46,0	34,3	12,6	-	-	-	-
n	155	155	93	155	-	-	-	-
<i>Abies</i> Mill.								
Mean	66	16,1	13,4	64,1	55,1	52,4	-15	497
Min	8	0,8	1,7	41,9	-	-	-	-
Max	164	46,2	28,9	82,6	-	-	-	-
SD	31,9	10,6	7,3	8,6	-	-	-	-
CV, %	48,5	65,5	54,4	13,4	-	-	-	-
n	208	208	208	208	-	-	-	-

Продолжение таблицы 9.10

Обозначение статистик	Анализируемые показатели							
	<i>A</i>	<i>D</i>	<i>H</i>	<i>ПОП</i>	<i>LAT</i>	<i>LON</i>	<i>T</i>	<i>PR</i>
<i>Pinus sibirica</i> Du Tour.								
Mean	96	19,4	16,8	86,0	59,1	60,6	-18	444
Min	50	8,1	7,5	77,6	-	-	-	-
Max	165	29,3	24,0	91,3	-	-	-	-
SD	37,1	6,1	4,7	2,9	-	-	-	-
CV, %	38,5	31,3	28,0	3,3	-	-	-	-
n	45	45	45	45	-	-	-	-
<i>Larix</i> Mill.								
Mean	89	15,0	13,6	44,7	61,2	72,1	-23	358
Min	39	2,3	2,9	25,0	-	-	-	-
Max	380	38,0	24,9	69,9	-	-	-	-
SD	83,3	7,0	4,6	11,3	-	-	-	-
CV, %	93,8	46,6	33,9	25,2	-	-	-	-
n	80	80	80	80	-	-	-	-
<i>Betula</i> L.								
Mean	47	15,0	17,1	53,3	52,8	45,0	-13	570
Min	10	2,5	4,5	30,1	-	-	-	-
Max	88	44,0	26,9	73,4	-	-	-	-
SD	21,9	8,2	5,6	10,0	-	-	-	-
CV, %	46,2	54,7	32,8	18,7	-	-	-	-
n	129	129	110	129	-	-	-	-
<i>Populus</i> L.								
Mean	24	13,1	16,5	39,8	52,1	32,4	-8	570
Min	7	2,0	4,7	27,0	-	-	-	-
Max	55	32,0	28,1	57,0	-	-	-	-
SD	12,6	7,6	6,3	6,7	-	-	-	-
CV, %	51,5	58,4	38,2	16,8	-	-	-	-
n	46	46	46	46	-	-	-	-

Продолжение таблицы 9.10

Обозначение статистик	Анализируемые показатели							
	<i>A</i>	<i>D</i>	<i>H</i>	<i>ПОП</i>	<i>LAT</i>	<i>LON</i>	<i>T</i>	<i>PR</i>
<i>Tilia L.</i>								
Mean	77	18,2	-	38,6	55,8	37,4	-10	570
Min	-	4,0	-	29,4	-	-	-	-
Max	-	38,6	-	44,0	-	-	-	-
SD	-	10,1	-	4,9	-	-	-	-
CV, %	-	55,8	-	12,6	-	-	-	-
n	15	15	-	15	-	-	-	-
<i>Quercus L.</i>								
Mean	48	19,8	17,6	60,5	49,5	32,0	-6	570
Min	8	3,6	4,1	50,5	-	-	-	-
Max	128	46,1	31,5	71,0	-	-	-	-
SD	26,5	9,1	6,4	5,3	-	-	-	-
CV, %	54,6	46,2	36,5	8,8	-	-	-	-
n	49	49	49	49	-	-	-	-
<i>Alnus Gaertn.</i>								
Mean	36	15,9	17,2	58,7	50,9	26,2	-8	570
Min	7	1,9	4,2	42,1	-	-	-	-
Max	95	37,7	27,5	82,4	-	-	-	-
SD	19,7	7,9	5,5	8,0	-	-	-	-
CV, %	55,4	49,5	32,2	13,6	-	-	-	-
n	83	83	83	83	-	-	-	-
<i>Fagus sylvatica L.</i>								
Mean	35	11,6	15,5	56,2	48,5	24,0	-5	700
Min	11	2,5	3,9	48,0	-	-	-	-
Max	61	23,3	25,0	68,0	-	-	-	-
SD	16,1	6,1	6,4	6,3	-	-	-	-
CV, %	46,0	52,8	41,0	11,2	-	-	-	-
n	12	12	12	12	-	-	-	-

Окончание таблицы 9.10

Обозначение статистик	Анализируемые показатели							
	<i>A</i>	<i>D</i>	<i>H</i>	<i>ПОП</i>	<i>LAT</i>	<i>LON</i>	<i>T</i>	<i>PR</i>
<i>Fraxinus L.</i>								
Mean	38	18,0	18,3	64,8	49,3	28,8	-5	570
Min	7	3,6	5,1	47,3	-	-	-	-
Max	80	39,6	33,4	79,0	-	-	-	-
SD	24,1	9,7	7,0	7,9	-	-	-	-
CV, %	62,8	54,2	38,2	12,2	-	-	-	-
n	21	21	21	21	-	-	-	-
<i>Carpinus betulus L.</i>								
Mean	42	14,0	17,0	53,3	49,4	29,8	-5	570
Min	7	1,7	2,5	30,3	-	-	-	-
Max	89	24,8	24,5	66,0	-	-	-	-
SD	24,2	6,4	5,7	9,3	-	-	-	-
CV, %	57,0	45,8	33,4	17,4	-	-	-	-
n	27	27	27	27	-	-	-	-
<i>Robinia pseudoacacia L.</i>								
Mean	41	17,2	14,6	58,2	48,3	35,1	0	444
Min	3	4,5	5,8	40,3	-	-	-	-
Max	89	28,6	22,7	76,2	-	-	-	-
SD	23,1	7,0	5,0	10,1	-	-	-	-
CV, %	56,1	40,9	34,3	17,4	-	-	-	-
n	15	15	15	15	-	-	-	-

Согласно таблице 9.10, древесные виды представлены в базе данных крайне неравномерно: от 555 по сосне обыкновенной до 15 деревьев по робинии. Разная представленность их как по общему количеству, так и в географических координатах в пределах ареалов, может обусловить нарушения однонаправленности (однотипности) реакции видов на внешние факторы в географических градиентах (Molteberg, Нøибø, 2007).

Исходя из разной представленности видов в имеющейся базе данных, мы предполагаем, руководствуясь принципом «гармонизации» видоспецифичных закономерностей (Jacobs, Cunia, 1980), в первом приближении построить аллометрические модели ПОП смешанного типа (mixed-effects models) (Zeng et al., 2011; Fu et al., 2012; Zeng, 2017; Usoltsev et al., 2021a, b), включающие как численные (дендрометрические показатели и климатические переменные), так и фиктивные переменные, кодирующие видовую принадлежность исходных данных (таблица 9.11).

Таблица 9.11 – Схема кодирования 15 лесообразующих родов Евразии, у которых определен показатель ПОП

Вид	Блок фиктивных переменных													
	X ₁	X ₂	X ₃	X ₄	X ₅	X ₆	X ₇	X ₈	X ₉	X ₁₀	X ₁₁	X ₁₂	X ₁₃	X ₁₄
<i>Pinus sylvestris</i> L.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pinus nigra</i> L.	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Picea</i> L.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Abies</i> Mill.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pinus sibirica</i> Du Tour.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Larix</i> Mill.	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Betula</i> L.	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Populus</i> L.	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tilia</i> L.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Quercus</i> L.	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Alnus</i> Gaertn.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Fagus sylvatica</i> L.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Fraxinus</i> L.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Carpinus betulus</i> L.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1

За основу модели, объясняющей изменчивость ПОП деревьев лесообразующих родов в градиентах температур и осадков Евразии, принята структура аллометрической модели (9.5), предложенная в разделе 9.3.1. Модификация модели

состоит в том, что вместо переменных X и $(X \times \ln A)$ в качестве независимых переменных включен блок фиктивных переменных $\sum a_i X_i$, кодирующий видовую принадлежность деревьев, и принята исходная структура модели:

$$\ln(\text{ПОП}) = a_0 + b_1 (\ln A) + b_2 (\ln D) + b_3 (\ln H) + b_4 [\ln(T+50)] + b_5 (\ln PR) + b_6 [\ln(T+50)] \times (\ln PR) + \sum a_i X_i \quad (9.8)$$

В результате регрессионного анализа исходных данных (см. таблицу 9.10) получена модель:

$$\begin{aligned} \ln(\text{ПОП}) = & -11,4367 - 0,0446 \ln(A) + 0,0521 \ln(D) + 4,6840 \ln(T+50) + \\ & + 2,6058 \ln(PR) - 0,7756 [\ln(T+50)] \times (\ln PR) - 0,0777X_1 + 0,0090X_2 - 0,0491X_3 + \\ & + 0,2164X_4 - 0,4575X_5 - 0,2357X_6 - 0,5106X_7 - 0,5149X_8 - 0,0730X_9 - 0,1221X_{10} - \\ & - 0,0554X_{11} - 0,0107 X_{12} - 0,1533X_{13} - 0,2040X_{14}; \text{adj}R^2 = 0,598; \text{SE} = 0,14. \end{aligned} \quad (9.9)$$

Согласно критерию Стьюдента, все регрессионные коэффициенты при численных переменных в модели (9.9) значимы на уровне $p < 0,001$ ($t = 4,4-5,9 > t_{001} = 3,29$). Согласно знакам при независимых переменных ($\ln A$) и ($\ln D$), охвоенность побегов имеет отрицательную связь с возрастом дерева, а при одном и том же возрасте есть положительная связь с диаметром ствола.

Судя по знакам при независимых климатических переменных, показатель ПОП при неизменных значениях возраста и диаметра ствола связан положительно как с температурой, так и с осадками, но это соотношение модифицируется совместным эффектом воздействия температур и осадков, поскольку регрессионный коэффициент при переменной $[\ln(T+50)] \times (\ln PR)$ имеет знак минус. Это означает, что в достаточно влагообеспеченных климатических поясах повышение температуры вызывает снижение показателя ПОП, а во влагодефицитных поясах – его увеличение; в теплых климатических поясах сокращение уровня осадков вызывает увеличение показателя ПОП, а в холодных – снижение, т. е. мы имеем пропеллеро-образную 3D-поверхность, характер которой показывает смену лимитирующего фактора в градиентах как температур, так и осадков.

С целью графической интерпретации названной закономерности, в модель (9.9) подставлены средние для всех регионов значения возраста дерева (55 лет) и диаметра ствола (16,3 см). Благодаря специфике фиктивных переменных, видовые

различия зависимости ПОП от климатических переменных определяются только величиной свободного члена, т. е. сдвигом регрессии по оси ординат. Поскольку конфигурация названной линии регрессии для всех древесных видов одна и та же, геометрическую интерпретацию модели (9.9) мы показали только для сосны. По задаваемым значениям температур и осадков построена соответствующая 3D-поверхность (рисунок 9.13).

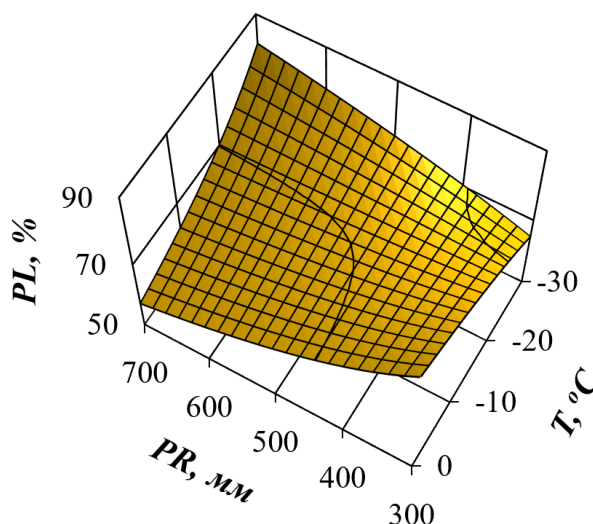


Рисунок 9.13 – Связь расчетных значений ПОП (PL) с средней температурой января и осадками (Обозначения см. в таблице 9.10)

В предыдущих главах, посвященных анализу изменчивости базисной плотности и надземной фитомассы деревьев и древостоев основных лесообразующих видов Евразии под влиянием зимних температур и годовых осадков, были показаны возможности применения климатически обусловленных моделей фитомассы при прогнозировании ее темпоральных изменений на основе принципа пространственно-временного замещения. В результате реализации принципов лимитирующего фактора Либиха и пространственно-временного замещения была установлена общая для основных древесных видов (родов) закономерность: в достаточно влагообеспеченных климатических поясах повышение температуры вызывает увеличение надземной фитомассы, а во влагодефицитных поясах – ее снижение; в теплых климатических поясах сокращение уровня осадков вызывает снижение фитомассы, а в холодных – ее увеличение, т. е. в обоих случаях происходит смена лимитирующего фактора. Это означает, что в одних условиях лимитирующим

фактором является как недостаток, так и избыток тепла, а в других условиях – как недостаток, так и избыток осадков относительно некоторой нормы. Тем самым было показано проявление закона лимитирующего фактора по отношению к фитомассе деревьев и древостоев на трансконтинентальном уровне.

Судя по рисунку 9.13, закономерности изменения показателя ПОП в градиентах температур и осадков у всех 15 древесных видов (родов) Евразии повторяют закономерности изменения надземной фитомассы деревьев и древостоев, но с противоположным знаком.

В процессе расчета модели (9.9) по программе регрессионного анализа был оценён вклад независимых переменных в объяснение изменчивости её зависимой переменной. Вклады независимых переменных ($\ln A$), ($\ln D$), $\ln(T+50)$, $\ln(PR)$, $[\ln(T+50)] \times (\ln PR)$ и $\sum a_i X_i$ в объяснение изменчивости искомого показателя ПОП составили соответственно 1,7; 2,3; 2,1; 2,0; 2,1 и 90,0%. Таким образом, 4,0% объясненной изменчивости приходится на дендрометрические переменные (возраст и диаметр ствола), 6,0% изменчивости – на климатические составляющие (температура и осадки) и 90,0% – на видовую принадлежность деревьев.

Отмеченный высокий процент объясненной изменчивости ПОП видовой принадлежностью деревьев означает большое различие видов по величине ПОП. Для количественного выражения этого различия мы построили диаграммы распределения видов по величине ПОП. Диаграммы построены по средним для всех видов значениям возраста дерева (55 лет), диаметра ствола (16,3 см), средней январской температуры (-14°C) и годовых осадков (470 мм). Диаграммы убывающей последовательности видов по величине ПОП представлены на рисунке 9.14.

В убывающей последовательности родов на рисунке 9.14 максимальным значением ПОП характеризуются кедры и ели, а минимальным – липы и осины.

Таким образом, по разделу 9.3 в целом можно заключить, что при неизменных значениях возраста дерева и диаметра ствола показатель ПОП связан положительно как с температурой, так и с осадками, но это соотношение модифицируется совместным эффектом воздействия температур и осадков. Это означает, что в достаточно влагообеспеченных климатических поясах повышение температуры

вызывает снижение показателя ПОП, а во влагодефицитных поясах – его увеличение; в теплых климатических поясах сокращение уровня осадков вызывает увеличение показателя ПОП, а в холодных – снижение, т. е. мы имеем пропеллерообразную 3D-поверхность, характер которой показывает смену лимитирующего фактора в градиентах как температур, так и осадков.

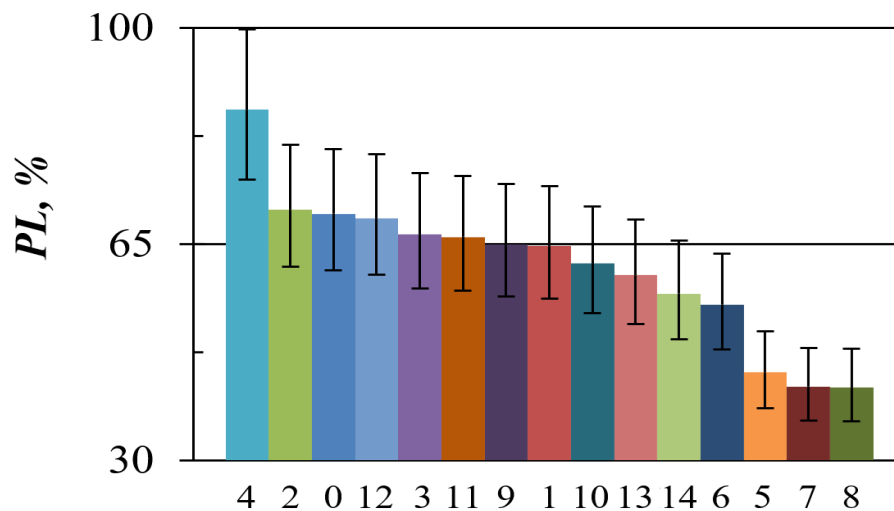


Рисунок 9.14 – Расчетные значения ПОП (PL) лесообразующих родов Евразии в убывающей последовательности
 Обозначения видов по оси абсцисс идентичны номерам фиктивных переменных в таблице 9.11

Закономерности изменения показателя ПОП в градиентах температур и осадков у всех 15 древесных видов (родов) Евразии повторяют закономерности изменения надземной фитомассы деревьев и древостоев, но с противоположным знаком. Мы получили для ПОП ту же зеркальную по отношению к надземной фитомассе закономерность, что для относительной массы корней.

Таким образом, значения температур и осадков, стимулирующие величину надземной фитомассы, являются лимитирующими для относительной массы корней и степени охвоения побегов. Сказанное согласуется с общим положением: чем неблагоприятнее условия произрастания, тем меньше надземная фитомасса деревьев и древостоев и тем больше относительная масса корней и степень охвоенности побегов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ ПО ГЛАВЕ 9

Таким образом, путем моделирования продуктивности ассимиляционного аппарата (ПАА) древостоев лесообразующих видов Евразии установлено действие принципа лимитирующего фактора Либиха в трансконтинентальных пространственных градиентах температур и осадков. В холодных регионах при повышении осадков ПАА снижается, но по мере перехода к теплым регионам происходит смена лимитирующего фактора, и закономерность характеризуется противоположным трендом. При повышении температуры во влажных регионах ПАА повышается, но по мере перехода в сухие условия происходит смена лимитирующего фактора, и ПАА начинает снижаться. Мы имеем пропеллеро-образные 3D-поверхности, характер которых показывает смену лимитирующего фактора в градиентах как температур, так и осадков.

Это означает, что мы получили закономерности изменения ПАА с температурой и осадками те же самые, что в моделях фитомассы деревьев, предназначенных как для наземной таксации, так и для лазерного зондирования, и те же самые, что мы получили в моделях фитомассы и ЧПП древостоев. Следовательно, большинство полученных закономерностей подтверждают их соответствие принципу лимитирующего фактора. Это дает основание сделать вывод, что действие лимитирующего фактора проявляется не только при оценке изменений фитомассы в трансевразийских градиентах температур и осадков, но и при оценке изменений ПАА в тех же градиентах. Этот вывод подтверждается независимо от структуры модели, т. е. независимо от того, предназначена модель для наземной оценки или для дистанционной лазерной, для оценки фитомассы или для оценки ЧПП древостоев.

Установленные зависимости отношения подземной фитомассы к надземной (ОПН) и плотности охвоения побегов (ПОП) основных древесных видов от температур и осадков показывают, что в холодных регионах при повышении осадков искомые показатели увеличиваются, но по мере перехода к теплым регионам характеризуются противоположным трендом. При повышении температуры во

влажных регионах ОПН и ПОП снижаются, но по мере перехода в сухие условия начинают возрастать.

Закономерности изменения показателей ОПН и ПОП в градиентах температур и осадков у всех 15 древесных видов (родов) Евразии повторяют закономерности изменения надземной фитомассы деревьев и древостоев, но с противоположным знаком. Иными словами, мы получили для ОПН и ПОП закономерности, зеркальные по отношению к надземной фитомассе.

Таким образом, значения температур и осадков, стимулирующие величину надземной фитомассы, являются лимитирующими для относительной массы корней и степени охвоения побегов. Сказанное согласуется с общим положением: чем неблагоприятнее условия произрастания, тем меньше надземная фитомасса деревьев и древостоев и тем больше относительная масса корней и степень охвоенности побегов.

Вклады климатических переменных в объяснение изменчивости ПАА (около 30%) оказались существенно больше по сравнению с вкладами в объяснение изменчивости фитомассы деревьев и древостоев (около 17%), но меньше по сравнению с вкладом климатических переменных ОПН (около 52%).

Наименьший вклад климатические переменные вносят в объяснение изменчивости ПОП (около 6%). Основная доля изменчивости ПОП (90%) приходится на видовую принадлежность деревьев.

ГЛАВА 10. КВАЛИМЕТРИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ФИТОМАССЫ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ РОДОВ ЕВРАЗИИ В ГРАДИЕНТАХ ТЕМПЕРАТУР И ОСАДКОВ В КОНТЕКСТЕ ЗАКОНА ЛИМИТИРУЮЩЕГО ФАКТОРА

10.1 Изменение базисной плотности (БП) древесины и коры лесообразующих родов Евразии в градиентах температур и осадков

В разделе 1.8.1.2 были построены модели зависимости БП древесины и коры деревьев от их дендрометрических показателей, географических координат и видовой принадлежности деревьев и установлены статистически значимые закономерности снижения БП древесины и коры равновеликих деревьев в направлениях с юга на север и с запада на восток, действительные в пределах ареалов основных лесообразующих видов Евразии.

В настоящем разделе поставлена цель ответить на следующие вопросы:

– действует ли закон лимитирующего фактора на трансконтинентальном уровне при моделировании изменений БП древесины и коры деревьев лесообразующих видов Евразии в связи с территориально обусловленными показателями температур и осадков;

– используя принцип пространственно-временного замещения, проверить возможность применения построенных моделей БП древесины и коры деревьев, чувствительных к территориальным градиентам температур и осадков, при прогнозировании изменений БП деревьев во времени;

– установить, реагирует ли БП древесины и коры деревьев на изменения температур и осадков аналогично реакции на них фитомассы деревьев и древостоев, одинаковой для всех видов, или же реакция БП на климатические изменения будет видоспецифичной и отличной от ранее установленных реакций фитомассы на климатические сдвиги.

Для решения поставленных задач мы использовали авторскую базу эмпирических данных о БП девяти лесообразующих родов Евразии (Usoltsev, 2020c) в

количестве 3 450 модельных деревьев. Их распределение по древесным видам представлено в таблице 10.1. Были отобраны лесообразующие виды с наиболее многочисленными данными при условии наличия в числе измеренных характеристик деревьев полного набора дендрометрических и квалиметрических показателей. Деревья, не обладающие полным набором данных, в наших расчетах не участвовали.

Таблица 10.1 – Статистики показателей 3 450 модельных деревьев, включенных в регрессионный анализ

Обозначение статистик	Анализируемые показатели					
	<i>A</i>	<i>D</i>	<i>DW</i>	<i>DB</i>	<i>T</i>	<i>PR</i>
<i>Pinus L.</i>						
Mean	46	12,5	398,4	290,7	-14	378
Min	5	1,1	254,0	264,3	-25	317
Max	186	55,0	640,4	636,4	-3	570
SD	33,5	9,5	52,1	61,9	3,8	87,9
CV, %	72,8	76,3	13,1	21,3	-27,2	23,2
n	966	957	966	966	966	966
<i>Haploxyton (Koehne)</i>						
Mean	42	9,3	354,7	717,9	-18	522
Min	15	1,5	245,8	298,7	-19	500
Max	165	29,3	509,9	969,5	-10	826
SD	37,5	6,7	51,1	214,4	2,3	82,4
CV, %	90,4	71,5	14,4	29,9	-12,4	15,8
n	74	74	74	74	74	74
<i>Larix</i>						
Mean	81	13,7	511,7	335,8	-26	401
Min	15	0,3	382,4	186,3	-30	317
Max	400	52,8	735,5	545,3	-15	444
SD	73,2	8,9	43,0	69,7	5,6	60,3
CV, %	90,5	64,7	8,4	20,8	-21,5	15,1
n	193	194	194	194	194	194

Продолжение таблицы 10.1

Обозначение статистик	Анализируемые показатели					
	<i>A</i>	<i>D</i>	<i>DW</i>	<i>DB</i>	<i>T</i>	<i>PR</i>
<i>Picea</i>						
Mean	48	12,4	393,7	432,4	-15	528
Min	11	1,0	255,0	176,7	-17	500
Max	163	51,5	648,1	866,7	0	826
SD	32,6	10,2	64,1	125,3	4,1	58,7
CV, %	68,0	81,8	16,3	29,0	-27,9	11,1
n	279	279	279	279	279	279
<i>Abies</i>						
Mean	70	20,3	364,2	429,2	-10	585
Min	8	1,6	272,8	299,1	-17	500
Max	180	46,2	513,0	606,7	-5	826
SD	40,2	11,0	41,3	71,1	5,5	107,7
CV, %	57,6	54,2	11,3	16,6	-55,0	18,4
n	92	92	92	92	92	92
<i>Betula</i>						
Mean	43	14,1	499,2	532,7	-15	415
Min	4	1,0	352,3	215,1	-30	317
Max	142	48,0	769,4	1083,3	-5	826
SD	22,8	8,0	45,9	97,8	4,5	123,2
CV, %	52,7	56,9	9,2	18,4	-29,4	29,7
n	898	901	901	901	901	901
<i>Populus</i>						
Mean	32	15,7	417,3	468,0	-15	379
Min	3	1,1	301,0	311,0	-18	317
Max	57	45,7	500,0	692,0	-5	826
SD	13,1	9,0	23,7	36,1	4,8	111,4
CV, %	41,3	57,1	5,7	7,7	-32,0	29,4
n	317	317	317	317	317	317

Продолжение таблицы 10.1

Обозначение статистик	Анализируемые показатели					
	<i>A</i>	<i>D</i>	<i>DW</i>	<i>DB</i>	<i>T</i>	<i>PR</i>
<i>Tilia</i>						
Mean	52	17,7	415,8	483,8	-15	588
Min	10	3,1	252,3	248,5	-16	570
Max	115	38,6	647,8	900,0	-10	826
SD	22,2	8,4	73,6	105,5	2,1	65,2
CV, %	42,4	47,7	17,7	21,8	-14,2	11,1
n	202	202	202	202	202	202
<i>Quercus</i>						
Mean	41	16,4	582,8	412,8	-5	574
Min	6	1,9	450,0	269,6	-10	570
Max	166	50,5	800,0	800,0	-5	826
SD	23,9	9,4	50,6	71,4	0,6	32,6
CV, %	58,2	57,1	8,7	17,3	-12,5	5,7
n	425	425	425	425	425	425

В основу исследования положена структура модели (1.20), показанной в разделе 1.8.1.2. В соответствии с задачей настоящего исследования в нее были внесены структурные изменения, в частности, независимые переменные, опосредованные географическими координатами, были заменены климатическими переменными:

$$\ln(DW) \text{ и } \ln(DB) = a_0 + b_1 \ln(A) + b_2 \ln(D) + b_3 [\ln(T+50)] + b_4 (\ln PR) + b_5 [\ln(T+50)] \cdot (\ln PR) + \sum a_i X_i, \quad (10.1)$$

где $\sum a_i X_i$ – блок фиктивных переменных в количестве $(i + 1)$ (см. таблицу 1.4 в разделе 1.8.1.2). В процессе регрессионного анализа высота дерева как независимая переменная оказалась коррелированной с возрастом дерева и статистически не значимой, т. к. критерий Стьюдента составил 0,6 для *DW* и 1,5 для *DB* ($p < 0,05$), и она была исключена из анализа.

В результате регрессионного анализа получены модели:

– для БП древесины ствола:

$$\begin{aligned} \ln(DW) = & 18,3231 + 0,0694 \ln A - 0,0451 \ln D - 3,5227 \ln(T+50) - \\ & - 2,1416 \ln(PR) + 0,6053[\ln(T+50)] \cdot (\ln PR) - 0,1235X_1 + 0,2638X_2 - \\ & - 0,0553X_3 - 0,1670X_4 + 0,2060X_5 + 0,0463X_6 + 0,0121X_7 + \\ & + 0,2973X_8; \text{adj}R^2 = 0,621; \text{SE} = 0,11, \end{aligned} \quad (10.2)$$

– и для БП коры ствола:

$$\begin{aligned} \ln(DB) = & 57,7517 - 0,0334 \ln A - 0,0299 \ln D - 14,5700 \ln(T+50) - \\ & - 8,4924 \ln(PR) + 2,3879[\ln(T+50)] \cdot (\ln PR) + 0,8044X_1 + 0,0468X_2 + \\ & + 0,2878X_3 + 0,2575X_4 + 0,4970X_5 + 0,3526X_6 + 0,4504X_7 + \\ & + 0,1445X_8; \text{adj}R^2 = 0,565; \text{SE} = 0,20. \end{aligned} \quad (10.3)$$

Численные переменные в уравнениях (10.2) и (10.3) оказались значимыми на уровне $p < 0,001$. Уравнения (10.2) и (10.3) действительны в пределах диапазона варьирования независимых переменных для каждого вида (таблица 10.1). Судя по знакам регрессионных коэффициентов переменных A и D , БП древесины имеет положительную корреляцию с возрастом дерева и отрицательную – с диаметром ствола. И та, и другая закономерности связаны с увеличением доли поздней древесины в годичном кольце и подтверждаются ранее выполненными исследованиями других авторов (Howe, 1974; Lachowicz et al., 2019). В отличие от БП древесины, БП коры имеет с возрастом отрицательную связь вследствие возрастного увеличения доли корки (Андреева, Родман, 2003).

Чтобы выполнить анализ изменений БП в координатах температур и осадков, мы подставляем в уравнения средние значения A и D из таблицы 10.1 и выполняем трехмерную геометрическую интерпретацию уравнений на примере сосны обыкновенной. Использование фиктивных переменных в моделях (10.2) и (10.3) означает, что различия БП разных древесных видов определяются лишь сдвигом свободного члена уравнений по оси абсцисс при постоянстве регрессионных коэффициентов численных переменных. Поэтому мы строим трехмерное изображение зависимости БП древесины и коры от климатических переменных только для одного вида, в частности, для сосны обыкновенной (рисунок 10.1), по-

скольку для остальных древесных видов конфигурация трехмерных поверхностей изменения БП в координатах температур и осадков повторяется.

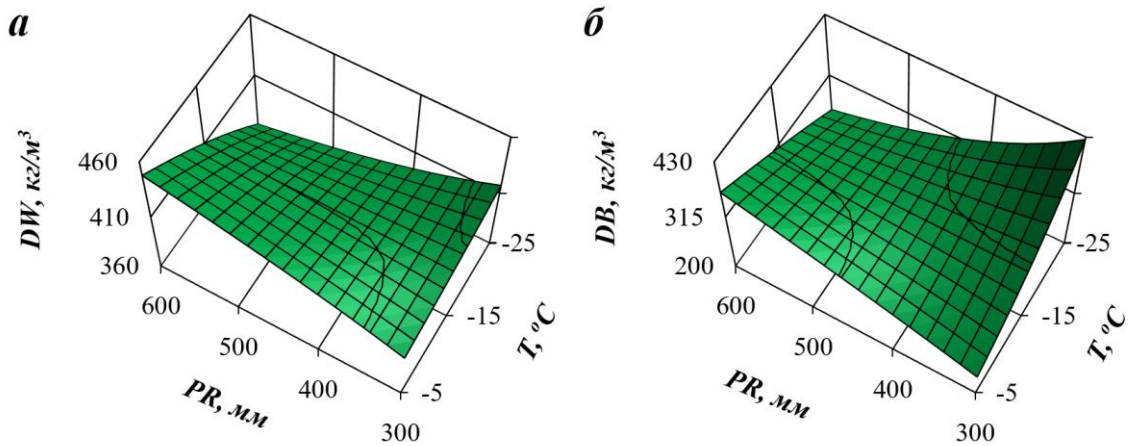


Рисунок 10.1 – Изменение расчетных значений БП древесины (а) и коры (б) стволов сосны обыкновенной в территориальных градиентах зимних температур и осадков (Обозначения см. в таблице 10.1)

На основе принципа пространственно-временного замещения (см. раздел 1.7) мы использовали закономерности изменения базисной плотности древесины и коры в пространственных градиентах температур и осадков для прогнозирования изменений названных показателей при возможном увеличении средней температуры января на 1°C , предполагая неизменными осадки, и при возможном сокращении годовых осадков на 20 мм, предполагая неизменной температуру. Для этого мы взяли первую производную от 3D зависимостей в координатах температур и осадков, показанных на рисунке 10.1, и результаты графически представили на рисунках 10.2 и 10.3.

Судя по рисункам 10.1-10.3, закономерности изменения БП древесины и коры в градиентах температур и осадков у всех 9 древесных видов Евразии полностью повторяют закономерности изменения надземной фитомассы деревьев и древостоев, отмеченные в предыдущих разделах.

Результаты регрессионного анализа дали возможность выполнить еще одну задачу нашего исследования – оценить вклады дендрометрических переменных, географического положения пробных площадей и видовой принадлежности в объяснение изменчивости БП древесины и коры стволов (таблица 10.2).

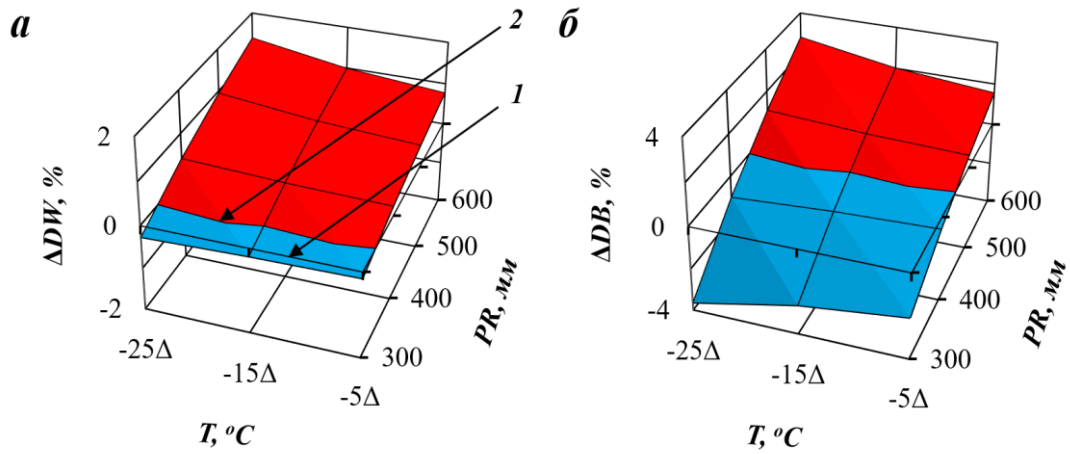


Рисунок 10.2 – Изменение БП древесины (а) и коры (б) сосны обыкновенной при повышении температуры на 1°С в связи с ожидаемым изменением климата на разных территориальных уровнях температур и осадков
Здесь и далее: (1) – плоскость, соответствующая нулевому изменению БП при ожидаемом повышении температуры на 1°С; (2) – линия разграничения положительных и отрицательных изменений БП при ожидаемом повышении температуры на 1°С.

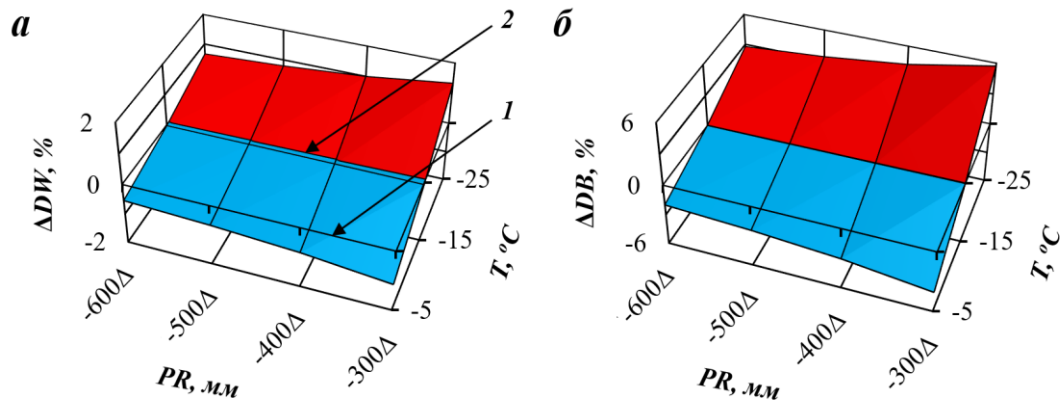


Рисунок 10.3 – Изменение БП древесины (а) и коры (б) сосны обыкновенной при сокращении среднегодовых осадков на 20 мм в связи с ожидаемым изменением климата на разных территориальных уровнях температур и осадков

Таблица 10.2 – Вклад дендрометрических переменных, климатических переменных и видовой принадлежности в объяснение изменчивости БП древесины и коры стволов, %

Номер модели	$\ln A$ (I)	$\ln D$ (II)	(I)+(II)	$\ln(T+50)$ (III)	$\ln PR$ (IV)	$[\ln(T+50)] \cdot (\ln PR)$ (V)	(III)+(IV)+(V)	$\Sigma a_i X_i$
(10.2)	8,7	6,6	15,3	3,3	3,5	3,6	10,6	74,1
(10.3)	2,0	2,0	4,0	6,2	6,2	6,3	18,7	77,3

Судя по данным таблицы 10.2, дендрометрические переменные объясняют изменчивость БП на уровне от 4 до 15%, климатические переменные – от 11 до 19%, и наибольший вклад в объяснение общей изменчивости БП вносит видовая принадлежность деревьев – от 74 до 77%. Близкие к названным процентным соотношениям были получены при другой структуре моделей БП (см. таблицу 1.5 в разделе 1.8). Подтверждается вывод некоторых исследователей, что межвидовая изменчивость БП несопоставимо выше по сравнению с внутривидовой (Kerfriden et al., 2021).

Столь большой процент объясненной изменчивости БП видовой принадлежностью предполагает очень большое различие видов по величине БП, и в этой связи представляет интерес их ранжирование. Диаграмма распределения древесных видов по величине БП построена по средним для всех видов значениям возраста дерева (45 лет) и его диаметра (14,4 см), при $T = -13^{\circ}\text{C}$ и $PR = 460$ мм. Диаграмма убывающей последовательности видов по величине БП представлена на рисунке 10.4.

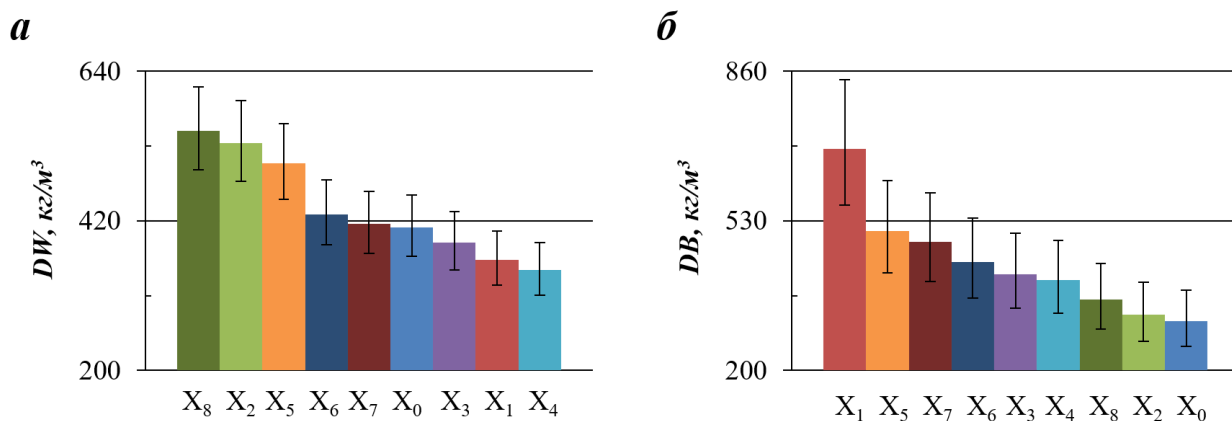


Рисунок 10.4 – БП древесины (а) и коры (б) равновеликих деревьев 9 лесообразующих видов Евразии в убывающей последовательности
 Обозначения видов по оси абсцисс: X₀ – *Pinus* L., X₁ – *Pinus sibirica* Du Tour., X₂ – *Larix* Mill., X₃ – *Picea* L., X₄ – *Abies* Mill., X₅ – *Betula* L., X₆ – *Populus* L., X₇ – *Tilia* L., X₈ – *Quercus* L.

Согласно рисунку 10.4, БП древесины снижается в последовательности: дуб, лиственница, береза, осина, липа, сосна, ель, кедр и пихта. Закономерность снижения БП коры совершенно другая: кедр, береза, липа, осина, ель, пихта, дуб,

лиственница и сосна. Это означает, что каждый из исследованных видов характеризуется специфичным соотношением БП древесины и коры. Следовательно, при оценке фитомассы стволов деревьев в абсолютно сухом состоянии с целью повышения точности результата необходимо замерять объем и массу диска отдельно для древесины и коры, а не диска в коре в целом.

10.2 Изменение содержания сухого вещества (ССВ) в фитомассе деревьев лесообразующих родов Евразии в градиентах температур и осадков

Целью наших исследований в разделе 10.2 было выявить закономерности изменения содержания сухого вещества (ССВ) в фитомассе деревьев лесообразующих видов Евразии в градиентах температур и осадков.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

- разработать аллометрические модели для оценки ССВ, включающие в качестве независимых переменных дендрометрические показатели деревьев и климатические показатели;
- используя принцип пространственно-временного замещения, выполнить прогноз изменения ССВ в фитомассе деревьев при климатических сдвигах;
- оценить вклад дендрометрических и климатических переменных в объяснение изменчивости ССВ в фитомассе деревьев;
- установить, насколько закономерности изменения ССВ в фитомассе деревьев соответствует изменению базисной плотности (БП) древесины и коры и надземной фитомассы в тех же градиентах.

Для решения поставленных задач мы использовали авторскую базу эмпирических данных о ССВ 13 лесообразующих видов Северной Евразии (Usoltsev, 2020c). Из нее отобрано 2574 модельных деревьев распределение которых по 13 древесным видам представлено в таблице 10.3.

Таблица 10.3 – Статистики показателей 2 574 модельных деревьев, включенных в регрессионный анализ

Обозначение статистик	Анализируемые показатели								
	<i>A</i>	<i>D</i>	<i>H</i>	<i>Sw</i>	<i>Sbk</i>	<i>Sf</i>	<i>Sbr</i>	<i>T</i>	<i>PR</i>
<i>Pinus L.</i>									
Mean	37	10,8	10,2	46,4	49,6	47,4	47,0	-15	371
Min	7	0,5	1,5	30,0	28,6	29,0	27,5	-20	317
Max	200	55,0	36,6	74,1	77,1	75,0	75,0	-1	570
SD	30,3	8,5	6,4	7,2	9,7	6,7	6,9	3,3	84,6
CV, %	82,6	78,8	63,1	15,6	19,5	14,2	14,7	-22,3	22,8
n	1738	1736	1647	1528	1366	1440	980	1741	1741
<i>Pinus sibirica Du Tour.</i>									
Mean	93	19,2	16,7	46,4	53,6	42,3	46,0	-18	700
Min	50	8,1	7,5	35,7	36,6	37,4	40,3	-18	700
Max	165	29,3	24,0	63,9	61,9	47,0	54,1	-18	700
SD	35,0	6,1	4,8	7,0	6,2	2,6	2,8	-	-
CV, %	37,6	31,9	28,6	15,0	11,5	6,2	6,2	-	-
n	71	71	71	41	41	43	43	71	71
<i>Larix Mill.</i>									
Mean	79	15,3	13,7	58,7	46,8	28,1	51,1	-20	376
Min	39	2,3	2,9	45,0	30,2	19,3	41,5	-28	317
Max	380	38,0	24,9	71,3	66,7	33,8	67,0	-14	444
SD	75,9	6,8	4,2	6,7	9,7	3,9	4,8	7,0	63,6
CV, %	95,9	44,6	30,9	11,4	20,8	13,8	9,5	-34,3	16,9
n	104	104	104	42	42	76	76	104	104
<i>Picea L.</i>									
Mean	67	16,0	14,7	47,8	44,6	46,7	53,7	-13	560
Min	10	1,0	1,5	32,2	32,3	30,8	34,6	-18	444
Max	185	51,5	25,1	68,1	67,1	66,9	80,7	-5	620
SD	36,9	10,5	7,1	7,6	6,7	4,3	6,4	3,8	39,9
CV, %	54,9	65,6	48,1	15,9	14,9	9,3	11,9	-28,5	7,1
n	390	388	191	158	166	306	280	390	390

Продолжение таблицы 10.3

Обозначение статистик	Анализируемые показатели								
	<i>A</i>	<i>D</i>	<i>H</i>	<i>Sw</i>	<i>Sbk</i>	<i>Sf</i>	<i>Sbr</i>	<i>T</i>	<i>PR</i>
<i>Abies Mill.</i>									
Mean	70	16,9	14,1	43,0	43,9	43,8	48,0	-16	578
Min	8	0,8	1,7	31,3	30,3	30,0	30,0	-18	570
Max	164	46,2	28,9	57,2	57,2	63,6	65,3	-5	620
SD	32,1	10,2	7,1	5,3	5,8	4,5	6,1	4,7	18,2
CV, %	45,8	60,5	50,4	12,3	13,1	10,2	12,8	-29,7	3,2
n	280	280	280	214	214	213	206	280	280
<i>Betula L.</i>									
Mean	49	14,7	17,0	56,5	49,6	37,7	54,6	-12	554
Min	8	0,8	3,7	42,8	28,7	23,4	37,4	-18	444
Max	142	44,0	26,9	72,0	77,7	63,0	85,1	-5	570
SD	25,5	8,5	5,6	5,7	13,5	6,6	7,0	4,8	41,4
CV, %	51,6	57,9	32,9	10,0	27,3	17,6	12,8	-39,9	7,5
n	512	512	306	371	369	361	304	512	512
<i>Populus L.</i>									
Mean	32	12,1	13,6	56,3	49,9	40,6	58,0	-9	536
Min	3	0,5	1,7	43,9	34,1	28,1	42,9	-23	444
Max	130	44,3	28,1	68,0	67,5	62,1	79,8	-5	570
SD	25,4	8,8	6,9	4,6	6,3	7,7	9,8	4,7	54,9
CV, %	79,4	72,8	50,6	8,2	12,6	19,0	16,9	-49,9	10,2
n	124	124	97	60	60	121	70	124	124
<i>Tilia L.</i>									
Mean	69	16,4	8,8	53,5	50,3	28,6	46,5	-10	549
Min	26	1,6	3,4	47,9	46,3	24,4	43,2	-10	444
Max	77	38,6	11,8	58,8	54,6	34,0	49,5	-10	570
SD	19,6	10,2	4,7	2,8	2,9	3,2	1,8	-	48,3
CV, %	28,6	62,4	53,2	5,3	5,7	11,2	3,9	-	8,8
n	18	18	3	15	15	18	18	18	18

Продолжение таблицы 10.3

Обозначение статистик	Анализируемые показатели								
	<i>A</i>	<i>D</i>	<i>H</i>	<i>Sw</i>	<i>Sbk</i>	<i>Sf</i>	<i>Sbr</i>	<i>T</i>	<i>PR</i>
<i>Quercus L.</i>									
Mean	44	17,4	15,6	58,2	57,5	43,4	57,0	-4	516
Min	8	1,1	2,5	40,4	44,7	26,7	47,7	-10	500
Max	128	46,1	31,5	66,1	77,2	62,0	67,6	-3	570
SD	25,8	9,7	7,0	3,7	7,2	6,6	4,3	2,1	29,6
CV, %	58,8	55,7	44,6	6,3	12,5	15,3	7,5	-53,1	5,7
n	74	74	74	67	67	57	45	74	74
<i>Fagus sylvatica L.</i>									
Mean	35	11,8	15,5	57,0	48,8	44,2	53,0	-5	620
Min	10	2,5	3,9	51,3	39,0	36,0	47,3	-5	620
Max	62	23,3	25,0	62,4	55,2	52,0	58,8	-5	620
SD	16,7	5,7	6,0	2,8	4,5	5,1	3,5	-	-
CV, %	48,1	48,5	38,8	5,0	9,3	11,5	6,5	-	-
n	17	17	17	17	17	12	14	17	17
<i>Fraxinus L.</i>									
Mean	38	17,4	17,8	69,1	60,3	36,5	67,7	-3	497
Min	7	3,6	5,1	62,8	46,6	28,7	57,8	-10	444
Max	80	39,6	33,4	72,9	79,6	44,0	72,1	-3	500
SD	23,7	10,0	7,2	2,7	7,5	4,4	3,4	1,5	11,9
CV, %	62,6	57,4	40,2	3,9	12,4	12,1	5,0	-45,0	2,4
n	22	22	22	21	21	22	22	22	22
<i>Carpinus betulus L.</i>									
Mean	42	14,0	17,0	57,6	53,1	42,0	57,6	-3	500
Min	7	1,7	2,5	42,5	38,5	24,2	48,7	-3	500
Max	89	24,8	24,5	70,8	65,0	54,3	64,1	-3	500
SD	24,2	6,4	5,7	7,4	6,2	6,2	3,9	-	-
CV, %	57,0	45,8	33,4	12,9	11,7	14,8	6,7	-	-
n	27	27	27	27	27	27	22	27	27

Окончание таблицы 10.3

Обозначение статистик	Анализируемые показатели								
	<i>A</i>	<i>D</i>	<i>H</i>	<i>Sw</i>	<i>Sbk</i>	<i>Sf</i>	<i>Sbr</i>	<i>T</i>	<i>PR</i>
<i>Robinia pseudoacacia</i> L.									
Mean	43	18,0	15,2	60,4	63,0	43,6	60,4	-3	480
Min	12	7,8	6,5	50,7	54,9	38,8	47,8	-3	480
Max	89	28,6	22,7	69,5	70,4	52,3	70,5	-3	480
SD	21,9	6,6	4,7	6,5	5,1	3,9	7,0	-	-
CV, %	51,0	36,5	31,1	10,8	8,2	9,0	11,6	-	-
n	13	13	13	13	13	13	13	13	13

Примечание: Здесь и далее: *Sw*, *Sk*, *Sf* и *Sb* – соответственно в древесине ствола, коре ствола, хвое (листве) и ветвях, %.

Согласно таблице 10.3, древесные виды представлены в базе данных крайне неравномерно: от 1 528 по сосне обыкновенной до 13 деревьев по робинии. Исходя из разной представленности видов в имеющейся базы данных, мы предполагаем построить аллометрические модели ССВ смешанного типа (mixed-effects models) (Zeng et al., 2011; Fu et al., 2012; Zeng, 2017), включающие как численные (дендрометрические и климатические показатели), так и фиктивные переменные, кодирующие видовую принадлежность исходных данных (см. таблицу 1.7 в главе 4).

С учетом изложенного принята следующая структура аллометрической модели смешанного типа:

$$\ln(S_i) = a_0 + b_1 \ln(A) + b_2 \ln(D) + b_3 \ln(H) + b_4 \ln(T+50) + b_5 \ln(PR) + b_6 [\ln(T+50)] \cdot (\ln PR) + \sum a_i X_i, \quad (10.4)$$

где S_i – ССВ в i -й фракции фитомассы (см. таблицу 10.4), %; $\sum a_i X_i$ – блок фиктивных переменных в количестве $(i + 1)$ (см. таблицу 1.7 в главе 4).

Регрессионный анализ эмпирических данных выявил, что значимость высоты дерева оказалась ниже стандартного уровня ($t = 0,8-1,7 < t_{05} = 1,96$). В результате регрессионного анализа получены модели, представленные в таблице 10.5. Большая часть регрессионных коэффициентов численных переменных в моделях, представленных в таблице 10.4, достоверны на уровне $p < 0,001$.

Таблица 10.4 – Результаты расчета моделей (10.4)

Зависимые переменные	Регрессионные коэффициенты и независимые переменные				
	a_0	$b_1 \ln(A)$	$b_2 \ln(D)$	$b_3 \ln(T+50)$	$b_4 \ln(PR)$
$\ln(Sw)$	2,6496	0,1873	-0,0804	0,2753	-0,0448
$\ln(Sbk)$	1,6527	0,1015	-0,0370	0,8416	-0,1732
$\ln(Sf)$	39,6318	0,0274	0,0328	-9,4818	-5,8283
$\ln(Sbr)$	50,3488	0,0410	0,0026	-12,9509	-7,5157
Зависимые переменные	Регрессионные коэффициенты и независимые переменные				
	$b_5 [\ln(T+50)] \cdot (\ln PR)$	$a_1 X_1$	$a_2 X_2$	$a_3 X_3$	$a_4 X_4$
$\ln(Sw)$	-	-0,0765	0,2185	-0,0440	-0,1340
$\ln(Sbk)$	-	0,2109	-0,1076	-0,0737	-0,0573
$\ln(Sf)$	1,5327	0,1424	-0,5602	0,1142	0,0794
$\ln(Sbr)$	2,0850	0,0888	0,0190	0,1608	0,0577
Зависимые переменные	Регрессионные коэффициенты и независимые переменные				$adjR^2$
	$a_5 X_5$	$a_6 X_6$	$a_7 X_7$	$a_8 X_8$	
$\ln(Sw)$	0,1759	0,2624	0,0089	0,1797	0,563
$\ln(Sbk)$	0,0004	0,0065	-0,0665	-0,0153	0,257
$\ln(Sf)$	-0,1092	-0,0302	-0,3976	0,0025	0,510
$\ln(Sbr)$	0,1721	0,2350	-0,0005	0,2225	0,384
Зависимые переменные	Регрессионные коэффициенты и независимые переменные				SE
	$a_9 X_9$	$a_{10} X_{10}$	$a_{11} X_{11}$	$a_{12} X_{12}$	
$\ln(Sw)$	0,1862	0,3918	0,1590	0,2149	0,11
$\ln(Sbk)$	-0,1043	0,0469	-0,1015	0,0672	0,18
$\ln(Sf)$	0,0418	-0,1619	-0,0226	0,0148	0,13
$\ln(Sbr)$	0,0821	0,4225	0,2424	0,3282	0,12

Примечание: Жирным шрифтом выделен регрессионный коэффициент, не значимый на уровне $p < 0.05$.

Судя по знакам регрессионных коэффициентов при переменной $\ln(A)$, ССВ во всех компонентах фитомассы увеличивается пропорционально возрасту дерева. Это соответствует ранее выведенным зависимостям ССВ в хвое и ветвях ели

сибирской, но противоречит аналогичным зависимостям для березы повислой на Урале (Усольцев и др., 2012б). Положительная связь ССВ ветвей и древесины и отрицательная связь ССВ хвои с возрастом дерева установлена для кедра сибирского на Урале (Усольцев и др., 2012а). Судя по знакам регрессионных коэффициентов при переменной $\ln(D)$, ССВ древесины и коры снижается с диаметром дерева, а ССВ хвои и ветвей с диаметром дерева увеличивается. Аналогичное снижение ССВ древесины и коры с диаметром дерева было обнаружено у березы повислой на Урале (Усольцев и др., 2012б), но противоположная закономерность изменения ССВ коры с диаметром ствола обнаружена у кедра сибирского на Урале (Усольцев и др., 2012а).

Таким образом, установленные трансконтинентальные закономерности изменения ССВ в компонентах фитомассы лесообразующих видов в регионах иногда подтверждаются у некоторых видов, а иногда этого не происходит.

В отношении климатических переменных $\ln(T+50)$ и $\ln PR$, прежде всего, обращает на себя внимание наличие статистически значимой комбинированной независимой переменной $[\ln(T+50)] \cdot (\ln PR)$ в модели, объясняющей изменчивость ССВ листвы и ветвей. Уровень ее значимости по Стьюденту составил соответственно $t = 13,3$ и $18,3$, что существенно выше стандартного значения $t_{05} = 1,96$. Эта переменная характеризует совместное действие двух климатических переменных и означает, во-первых, наличие действия лимитирующих факторов в отношении ССВ на трансевразийском уровне, и, во-вторых, смену действия одного климатического фактора по мере изменения другого. Это явление было многократно показано нами ранее на примере фитомассы деревьев и древостоев лесообразующих видов Евразии (см. главы с 4 по 7), причем по отношению не только к фитомассе деревьев и древостоев, но и к чистой первичной продукции древостоев. Игнорирование совместного действия двух независимых переменных может привести к некорректным выводам. Например, использование совместного действия повышенной температуры воздуха и повышенного содержания CO_2 в воздухе в модели ЧПП привело к увеличению ЧПП ели европейской, большему на 49% по сравнению с вариантом, где названные два показателя задействованы

порознь (Zheng et al., 2002).

Мы можем видеть также, что в модели, объясняющей изменчивость ССВ древесины и коры ствола синергизм $[\ln(T+50)] \cdot (\ln PR)$ отсутствует, поскольку он был исключен из анализа по причине низкой статистической значимости: уровень его значимости по Стьюденту составил соответственно $t = 1,2$ и $0,3$, что существенно ниже стандартного значения $t_{05} = 1,96$.

Для геометрического 3D-изображения моделей (10.4) в градиентах температур и осадков в модели были подставлены средние значения возраста дерева и диаметра ствола (таблица 10.4). Благодаря специфике фиктивных переменных, видовые различия трехмерных изображений в климатических координатах определяются только величиной свободного члена, т.е. сдвигом трехмерной поверхности по оси ординат. Поскольку конфигурация трехмерной геометрической интерпретации моделей (10.4) для всех древесных видов одна и та же, на рисунке 10.5 мы показываем ее только для сосны обыкновенной.

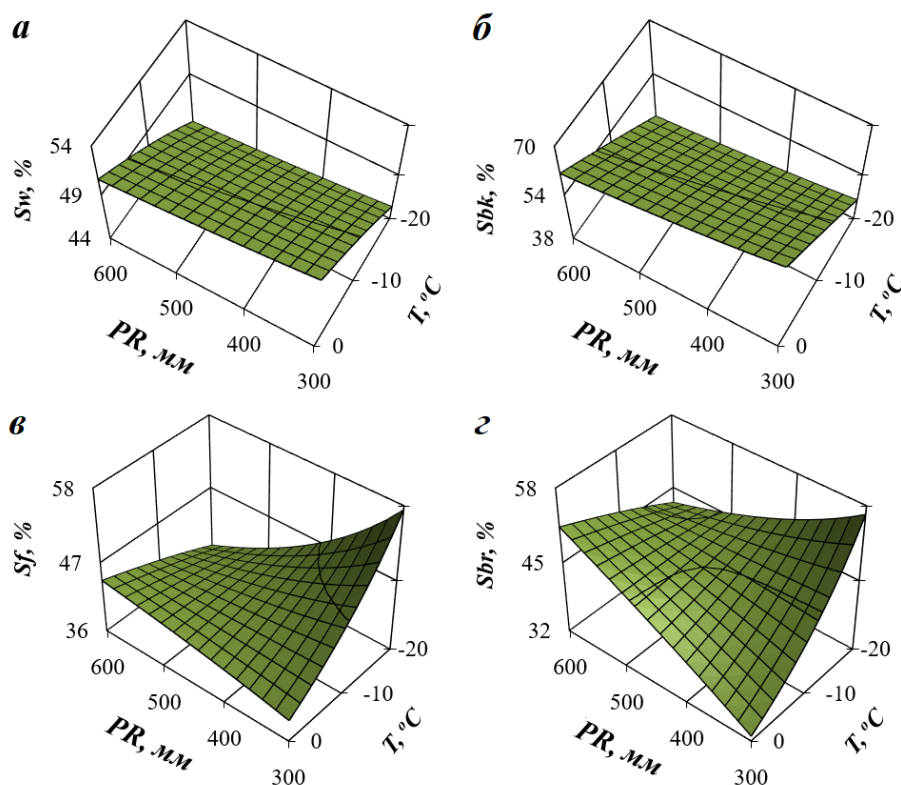


Рисунок 10.5 – Изменение расчетных значений ССВ в древесине ствола (а), коре ствола (б), хвое (в) и ветвях (г) сосны обыкновенной в территориальных градиентах зимних температур и осадков
Обозначения см. в таблице 10.3.

На рисунках 10.4а и 10.4б мы видим существенное снижение ССВ древесины и коры в направлении от теплых регионов ($T = 0^{\circ}\text{C}$) к холодным ($T = -20^{\circ}\text{C}$), но в градиенте осадков изменение не столь заметно. Это объясняется тем, что вклад температуры в объяснение изменчивости ССВ примерно вчетверо больше, чем вклад осадков. На рисунках 10.4в и 10.4г мы видим аналогичное снижение ССВ хвои и ветвей в направлении от теплых регионов к холодным, но только в регионах достаточного увлажнения ($PR = 600$ мм). По мере перехода к влагодефицитным регионам ($PR = 300$ мм) эта закономерность сменяется на противоположную.

Основываясь на принципе пространственно-временного замещения (Pollanschütz, 1968; Blois et al., 2013), мы использовали закономерности изменений ССВ в пространственных градиентах температуры и осадков для прогнозирования изменений этих показателей при возможном повышении средней температуры января на 1°C при условии неизменности осадков и с возможным сокращением годового количества осадков на 20 мм при условии неизменности температуры. Для этого мы взяли приращения ССВ на 3D-графиках, соответствующие приращениям январских температур на 1°C и приращениям годовых осадков на 20 мм в координатах температур и осадков, показанных на рисунке 10.5. Результаты графически представлены на рисунках 10.6 и 10.7. На рисунке 10.6, значения $-20\Delta \dots 0\Delta$ нанесены вдоль оси абсцисс, где $-20\Delta = 20 + 1^{\circ}\text{C}$, $-10\Delta = 10 + 1^{\circ}\text{C}$ и т. д. На рисунке 10.7, значения of $-400\Delta \dots -900\Delta$ нанесены вдоль оси абсцисс, где $-400\Delta = 400 - 20$ мм, $-300\Delta = 300 - 20$ мм и т. д.

При возможном повышении температуры января на 1°C на рисунке 10.6а показано увеличение ССВ в древесине ствола на 0,9% и 0,5% (красная область) в холодной и теплой зонах соответственно, а на рисунке 10.6б показано увеличение ССВ в коре ствола на 2,8% и 1,5% (красная область) соответственно в холодной и теплой зонах. Что касается ССВ в хвое и ветвях, то здесь закономерности иные. При возможном повышении температуры на 1°C на рисунке 10.6в показано увеличение ССВ в хвое на 1-2% (красная область) в регионах с достаточным увлажнением и снижение ССВ в хвое на 1,5-2,5% (синяя область) в регионах с недостаточным увлажнением. Соответственно, рис. 10.6г показывает примерно ту же картину для ССВ в ветвях.

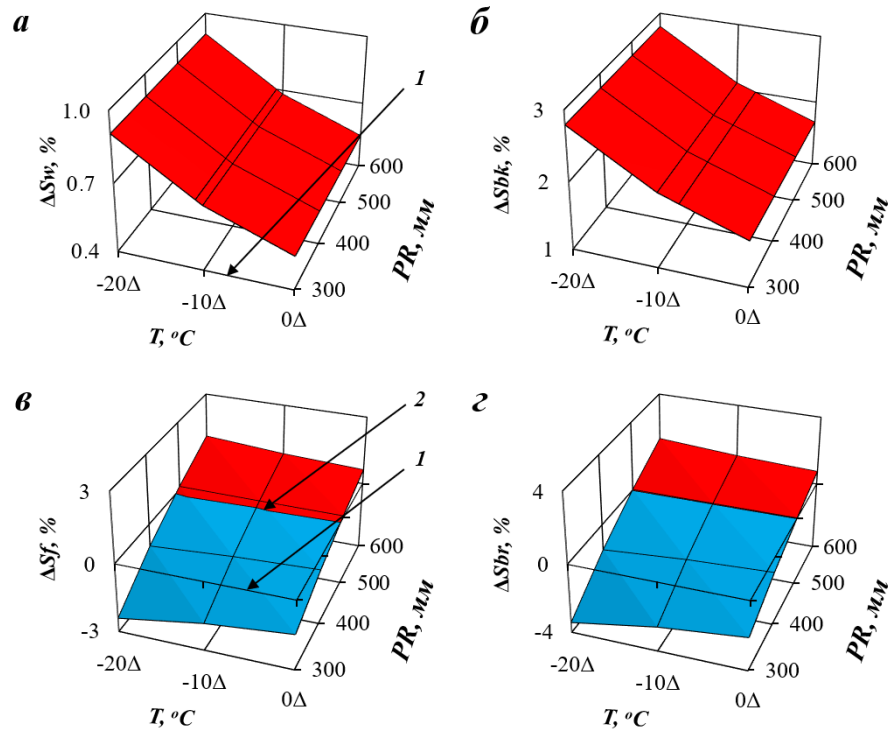


Рисунок 10.6 – Темпоральные изменения СВ в древесине ствола (*a*), коре ствола (*б*), хвое (*в*) и ветвях (*г*) сосны обыкновенной при повышении температуры на $1^\circ C$ вследствие ожидаемого изменения климата при разных территориальных уровнях температур и осадков

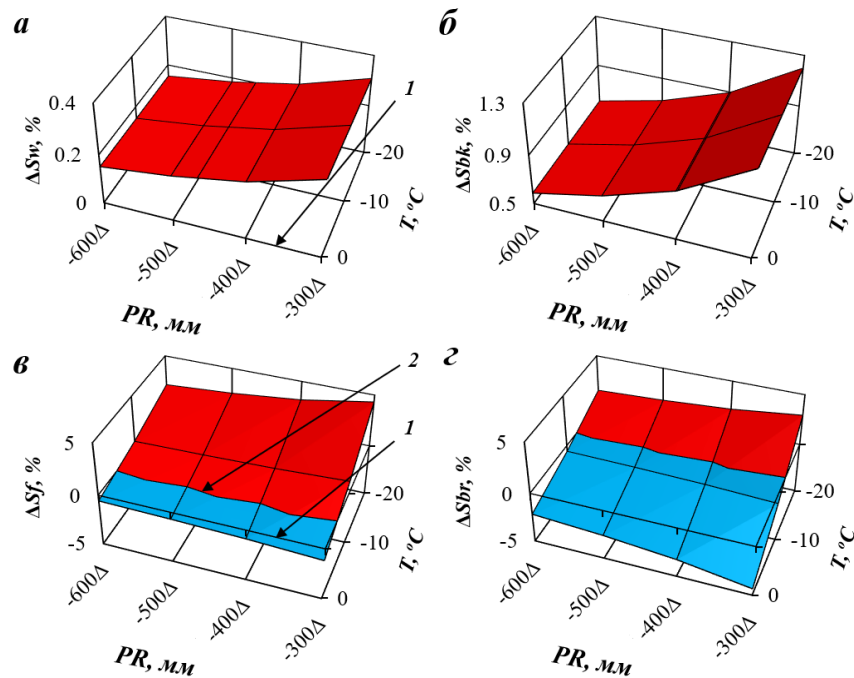


Рисунок 10.7 – Темпоральные изменения СВ в древесине ствола (*a*), коре ствола (*б*), хвое (*в*) и ветвях (*г*) сосны обыкновенной при возможном сокращении среднегодового количества осадков на 20 мм вследствие ожидаемого изменения климата при разных территориальных уровнях температур и осадков

При возможном сокращении годового количества осадков на 20 мм на рисунке 10.7а показано увеличение ССВ в стволовой древесине на 0,15% в условиях достаточной влажности и на 0,3% в условиях недостаточной влажности (красная область). Аналогичная картина видна на рисунке 10.7б в отношении ССВ в коре ствола, но процент в этом случае выше (красная область). Что касается ССВ в хвое (рисунок 10.7в) и ветвях (рисунок 10.7г), то здесь закономерности имеют иной характер. При возможном сокращении годового количества осадков на 20 мм увеличение ССВ в хвое составит 4-5% в холодных регионах (красная область), и этот показатель снизится на 1-2% в теплых регионах (синяя область). Аналогичная картина характерна для ССВ в ветвях (рисунок 10.7г), но с иными значениями процентов.

Программное обеспечение Statgraphics-19 позволяет оценить вклад независимых переменных в объяснение изменчивости зависимой переменной в моделях (10.4). Результат этого расчета приведен в таблице 10.5. В таблице 10.5 мы видим, что средний вклад дендрометрических и климатических переменных в объяснение изменчивости ССВ составляет 16 и 28% соответственно. Наибольший вклад в объяснение общей изменчивости ССВ вносит видовая принадлежность деревьев – 56%. Отмеченный высокий процент объясненной изменчивости ССВ по видовой принадлежности означает большие межвидовые различия в значениях ССВ. Чтобы количественно оценить эту разницу, мы построили диаграммы распределения видов по величине ССВ для каждой фракции фитомассы. Диаграммы основаны на средних значениях для всех видов: возраст дерева 48 лет, диаметр ствола 13,2 см, средняя температура января составляет -14 °С, а среднегодовое количество осадков 460 мм. Диаграммы в убывающей последовательности видов по ССВ показаны на рисунке 10.8.

Согласно рисунку 10.8, ССВ в стволовой древесине последовательно уменьшается от ясеня к пихте, в коре ствола и листве от кедра к лиственнице и в ветвях от ясеня к липе. На рисунке 10.8 видно, что каждый из изученных видов характеризуется определенным соотношением ССВ в фракциях фитомассы.

Таблица 10.5 – Вклад дендрометрических и климатических переменных, а также видовой принадлежности, в объяснение изменчивости ССВ в фракциях фитомассы, %

Зависимые переменные	Независимые переменные модели (10.4)			
	$\ln A$ (I)	$\ln D$ (II)	(I)+(II)	$\ln(T+50)$ (III)
$\ln(Sw)$	19,2	10,6	29,8	6,7
$\ln(Sbk)$	15,6	7,4	23,0	31,7
$\ln(Sf)$	3,4	5,5	8,9	9,3
$\ln(Sbr)$	4,0	0,3	4,3	11,0
$M \pm \sigma$	$10,6 \pm 8,0$	$6,0 \pm 4,3$	$16,4 \pm 11,9$	$14,7 \pm 1,5$
Зависимые переменные	Независимые переменные модели (10.4)			
	$\ln PR$ (IV)	$[\ln(T+50)] \cdot (\ln PR)$ (V)	(III)+(IV)+(V)	$\sum a_i X_i$
$\ln(Sw)$	1,5	-	8,2	62,0
$\ln(Sbk)$	8,0	-	40,6	36,4
$\ln(Sf)$	9,8	9,3	28,4	62,7
$\ln(Sbr)$	11,0	11,0	33,0	62,7
$M \pm \sigma$	$7,6 \pm 4,2$	$10,2 \pm 1,2$	$27,6 \pm 13,8$	$56,0 \pm 3,0$

Выявленные закономерности изменения ССВ в листе (хвое) и ветвях деревьев полностью повторяют ранее установленные закономерности изменения БП древесины и коры деревьев, а также фитомассы деревьев, фитомассы древостоев и ЧПП древостоев в градиентах температур и осадков Евразии. Это означает, что климатическая обусловленность исследуемых биопродукционных показателей имеет общий характер как для количественных, так и для квалиметрических показателей деревьев и древостоев.

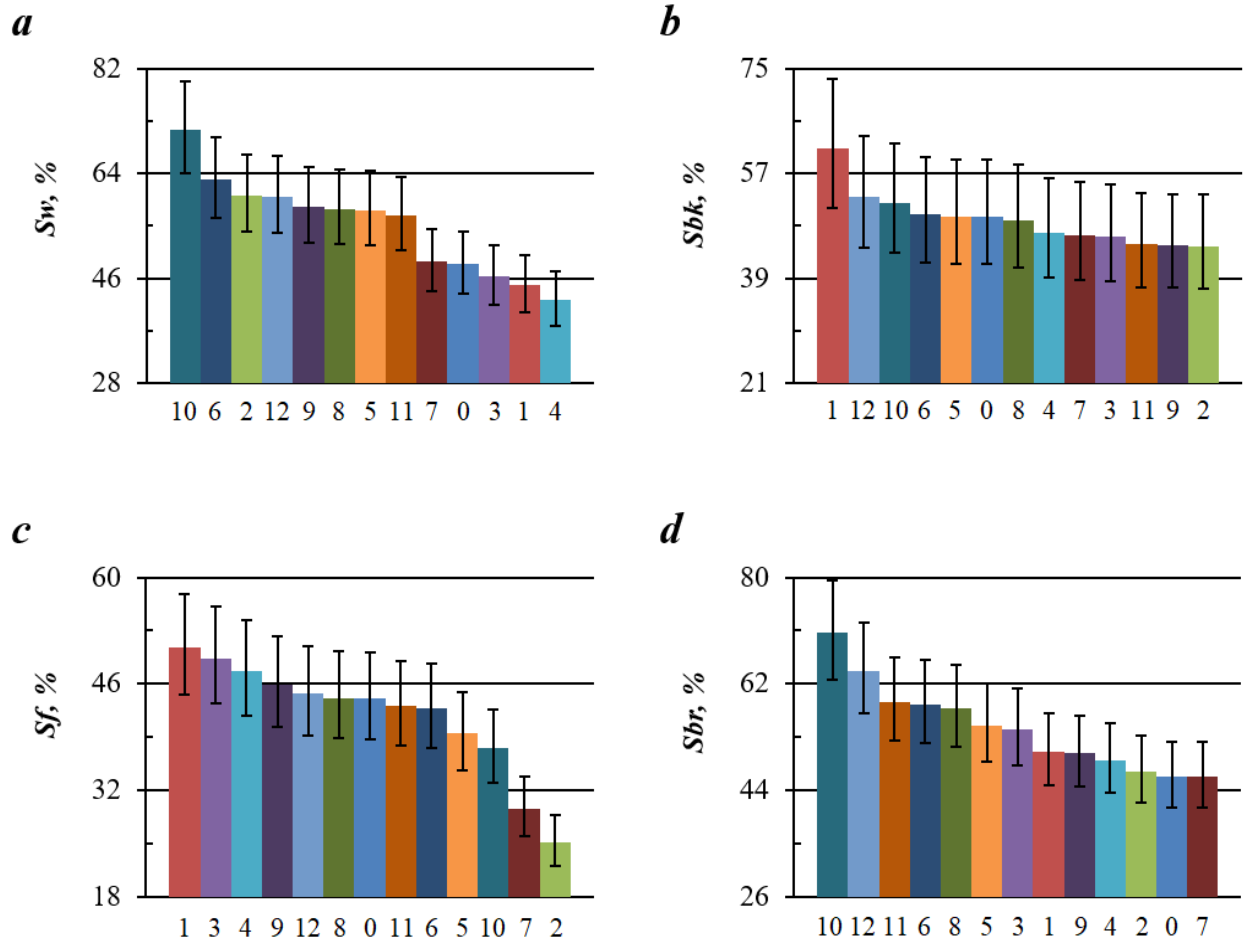


Рисунок 10.8 – Расчетные значения ССВ в древесине ствола (а), коре ствола (б), хвое (в) и ветвях (г) 13 лесообразующих видов Северной Евразии в убывающей последовательности

Обозначения видов по оси абсцисс: 0 – *Pinus* L., 1 – *Pinus sibirica* Du Tour., 2 – *Larix* spp., 3 – *Picea* spp., 4 – *Abies* spp., 5 – *Betula* spp., 6 – *Populus* spp., 7 – *Tilia* L., 8 – *Quercus* spp., 9 – *Fagus sylvatica* L., 10 – *Fraxinus* L., 11 – *Carpinus betulus* L., 12 – *Robinia pseudoacacia* L.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ ПО ГЛАВЕ 10

Таким образом, мы можем резюмировать:

- при моделировании изменений БП древесины и коры и ССВ в листе (хвое) и ветвях деревьев лесообразующих видов Евразии в связи с территориально обусловленными показателями температур и осадков на трансконтинентальном уровне подтверждено действие закона лимитирующего фактора;
- показана возможность применения построенных моделей БП древесины

и коры деревьев и ССВ в фракциях фитомассы, чувствительных к территориальным изменениям температур и осадков, при прогнозировании изменений БП и ССВ в фракциях фитомассы деревьев во времени на основе принципа пространственно-временного замещения;

– выявленные закономерности изменения ССВ в листве (хвое) и ветвях деревьев полностью повторяют ранее установленные закономерности изменения БП древесины и коры деревьев, а также фитомассы деревьев, фитомассы древостоев и ЧПП древостоев в градиентах температур и осадков Евразии. Это означает, что климатическая обусловленность исследуемых биопродукционных показателей имеет общий характер как для количественных, так и для квалитетических показателей деревьев и древостоев;

– в построенных моделях БП дендрометрические переменные объясняют ее изменчивость на уровне от 4 до 15%, климатические переменные – от 11 до 19%, и наибольший вклад в объяснение общей изменчивости БП вносит видовая принадлежность деревьев – от 74 до 77%. В построенных моделях ССВ дендрометрические переменные объясняют ее изменчивость на 16%, а климатические переменные – на 28%. Наибольший вклад в объяснение общей изменчивости ССВ вносит видовая принадлежность деревьев – 56%. Тем самым подтвержден ранее полученный вывод (Kerfriden et al., 2021), что межвидовая изменчивость квалитетических показателей фитомассы деревьев существенно выше по сравнению с внутривидовой;

– путем ранжирования древесных видов по величине БП и ССВ установлено, что каждый из изученных видов характеризуется определенным соотношением ССВ и БП в фракциях наземной фитомассы;

– полученные закономерности изменений БП и ССВ в фракциях фитомассы основных лесообразующих видов Евразии в зависимости от дендрометрических показателей деревьев и климатических переменных должны способствовать более корректной оценке депонирования углерода в фитомассе древесных видов Евразии.

ОБЩЕЕ ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Проблема оценки биологической продуктивности и углерод депонирующей способности лесов и ее прогнозирования в связи с климатическими сдвигами является одной из наиболее востребованных в мире. Однако мы до конца не знаем, является ли биота планеты источником или депозитарием парниковых газов. Поскольку реакция растений на стрессы проявляется в изменении их фитомассы, представляет интерес знание того, как изменится фитомасса и углерод депонирующая способность лесов вследствие климатических сдвигов.

2. Известные распределения показателей биологической продуктивности глобальных лесов показывают общую тенденцию снижения от экватора к полюсам, но эти тренды обезличены по видовому составу и морфоструктуре древостоев и не связаны с градиентами температур и осадков.

3. При извлечении климатического сигнала из древесно-кольцевых хронологий анализируется влияние или температуры, или осадков. В зональном градиенте устанавливается смена одного лимитирующего фактора другим, например, смена влияния тепла влиянием осадков и наоборот, но не исследуется совокупное влияние тепла и осадков.

4. Китайская модель фитомассы, «чувствительная к изменению климата», показывает, насколько изменяется фитомасса в территориальном градиенте температур при неизменных осадках и насколько изменяется фитомасса в территориальном градиенте осадков при неизменной температуре. Однако модель не дает оценок фитомассы при совокупном действии территориально распределенных температур и осадков, а ее применение ограничено территорией Китая.

5. Наличие эффекта взаимодействия температур и осадков при оценке радиального прироста впервые было выявлено в болотных сосняках Западной Сибири (Глебов, Литвиненко, 1976). В их модели совместное влияние температур и осадков на прирост учтено зависимостью от комбинированной переменной в виде произведения температур и осадков. В результате установлено действие принципа

Либиха-Шелфорда, но только по показателю ширины годичного кольца и только в локальных условиях болотных сосняков Западной Сибири.

6. Наличие трех баз данных о фактических значениях биопродукционных показателей деревьев и древостоев Евразии позволило сформулировать цель нашего исследования: разработать модели количественных и квалиметрических показателей фитомассы деревьев и древостоев лесообразующих родов Евразии, чувствительные к изменению температур и осадков с учетом их взаимодействия.

7. На основании выполненных исследований в территориальных градиентах температур и осадков Евразии построены модели изменения следующих продукционных показателей лесообразующих древесных родов: надземная фитомасса деревьев, оцениваемая при наземной и лазерной таксации, надземная фитомасса и чистая первичная продукция древостоев, а также продуктивность ассимиляционного аппарата, отношение массы корней к надземной, степень охвоения побегов, базисная плотность древесины и коры стволов деревьев и содержание сухого вещества в фракциях фитомассы.

8. Во всех случаях впервые получило подтверждение действие закона лимитирующего фактора Либиха-Шелфорда на трансконтинентальном уровне.

9. В моделях для надземная фитомасса деревьев, оцениваемой при наземной и лидарной таксации, для надземной фитомассы и ЧПП древостоев, а также для продуктивности ассимиляционного аппарата, базисной плотности древесины и коры стволов деревьев и содержания сухого вещества в листве (хвое) и ветвях регрессионные коэффициенты при комбинированной переменной $[\ln(T+50)] \cdot (\ln PR)$ имеют знак плюс. Это означает, что при низком уровне осадков продукционный показатель лимитируется повышенной температурой, а при высоком уровне осадков - дефицитом тепла. Соответственно в теплых регионах продукционный показатель лимитируется недостаточным увлажнением, а в холодных – избытком влаги.

10. В моделях для отношения фитомассы корней к надземной и для плотности охвоения побегов в градиентах температур и осадков основных древесных родов Евразии регрессионные коэффициенты при комбинированной переменной

$[\ln(T+50)] \cdot (\ln PR)$ имеют знак минус. Это означает, что при высоком уровне осадков продукционный показатель лимитируется повышенной температурой, а при низком уровне осадков – дефицитом тепла. Соответственно в холодных регионах продукционный показатель лимитируется недостаточным увлажнением, а в теплых – избытком влаги.

11. Таким образом, все полученные модели подтверждают действие закона Либиха-Шелфорда на трансконтинентальном уровне, и некоторые из них повторяют закономерности изменения надземной фитомассы деревьев и древостоев, но с противоположным знаком. Значения температур и осадков, стимулирующие величину надземной фитомассы, продуктивности ассимиляционного аппарата, базисной плотности древесины и коры и содержания сухого вещества в хвое (листве) и ветвях, являются лимитирующими для относительной массы корней и степени охвоения побегов. Сказанное согласуется с общим положением: чем неблагоприятнее условия произрастания, тем меньше надземная фитомасса деревьев и древостоев и тем больше относительная масса корней и степень охвоенности побегов.

12. Полученные закономерности использованы для прогнозирования изменений продукционных показателей лесообразующих древесных родов в территориальных градиентах температур и осадков Евразии при возможном повышении температуры на 1°C и снижении годовых осадков на 20 мм на основе принципа пространственно-временного замещения. Однако они отражают долгосрочные адаптивные реакции продукционных показателей на региональные климатические условия и не учитывают быстрых текущих изменений окружающей среды, которые накладывают серьезные ограничения на способность продукционных показателей адаптироваться к новым климатическим условиям. Необходимы исследования адаптационных возможностей древесных видов при региональных климатических сдвигах.

13. Материалы баз данных получены исследователями разных стран на пробных площадях в течение около 50 лет. Территориальное распределение температур и осадков в Евразии складывалось в течение тысячелетий. Средние ме-

сячные температуры снижаются в направлении к полюсу и вызывают снижение фитомассы независимо от того, температуру какого месяца мы приняли в качестве независимой переменной. Но в плане прогнозирования фитомассы на будущие времена на основе принципа пространственно-временного замещения имеет значение период действия температурного фактора. Из всех месяцев календарного периода наиболее интенсивно сегодня изменяется и будет изменяться температура января, что предполагает, что вклад температуры января в объяснение изменчивости фитомассы может быть наибольшим по сравнению с вкладом температуры любого другого месяца. Здесь нет причинно-следственной связи типа «температура – ширина годичного кольца», а речь идет о статистической процедуре извлечения действующего фактора из общего «шума», и использование зимней территориально распределенной температуры гипотетически позволяет выполнить это извлечение статистически более надежно. Эту биолого-экологическую предпосылку предстоит проверить в дальнейших исследованиях путем сравнительного анализа влияния температур разных месяцев на биопродукционные показатели деревьев и древостоев Евразии. Это позволит выяснить, оправдывается ли принцип выбора оптимального диапазона действующего фактора, в данном случае выбора средней январской температуры из всего календарного диапазона, а не летней и не среднегодовой, с целью получения максимально адекватных закономерностей.

14. Несмотря на всеобщий характер реакции продукционных показателей лесообразующих родов на изменения температур и осадков, между родами есть некоторые отличия по степени реакции. Однако дать биологическое объяснение этих различий между родами сегодня невозможно по причине недостатков существующих баз данных. Имеется множество методических и технических разногласий и недочетов при получении эмпирических данных разными исследователями в прошлые годы. Эти недочеты формируют «шумовую» дисперсию, не подлежащую объяснению. Но она накладывается в разной степени на влияние климатических факторов и существенно искажает влияние последних на продукционные показатели того или иного рода.

15. Построенные ранжирования лесообразующих родов по величине различных продукционных показателей могут быть полезны при выявлении их вкладов в общий продукционный потенциал лесного покрова Евразии.

16. Полученные результаты могут быть полезны в менеджменте биосферных функций лесов, что важно при осуществлении мероприятий по стабилизации климата, а также при эмпирической проверке результатов имитационных экспериментов по оценке углерод депонирующей способности лесов. Они дают также предварительное представление о возможных смещениях показателей биологической продуктивности лесов под влиянием изменения климата.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

1. Предложенные всеобщие аллометрические модели фитомассы деревьев дают возможность в первом приближении выполнять расчеты фитомассы и углерод депонирующей способности древостоев лесообразующих видов Евразии на основе данных наземной традиционной таксации пробных площадей. Всеобщие модели, предназначенные для лидарной таксации фитомассы деревьев, при совмещении их с метриками лидара на основе инновационных методологий бортового лазерного сканирования дают возможность в режиме реального времени не только выполнять текущую оценку фитомассы деревьев и древостоев, но и оценивать ее изменение с течением времени при минимальных затратах средств.

2. Построенные ранжирования лесообразующих родов по величине различных продукционных показателей дают возможность выявления их вкладов в общий продукционный потенциал лесного покрова Евразии.

3. Предложенные модели фитомассы, чувствительные к изменению климата, дают основу для прогнозирования изменений показателей биологической продуктивности деревьев и древостоев лесообразующих видов Евразии при различных климатических сценариях.

4. Полученные результаты полезны в менеджменте биосферных функций лесов, что важно при осуществлении мероприятий по стабилизации климата, а также при эмпирической проверке результатов имитационных экспериментов по оценке углерод депонирующей способности лесов.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абражко, М. А. Пространственное распределение и динамика биомассы корней ели / М. А. Абражко. – Текст : непосредственный // Факторы регуляции экосистем еловых лесов. – Л. : Наука, 1983. – С. 89-97.
2. Абрамова, Л. П. Джабык-Карагайский бор / Л. П. Абрамова, Л. И. Аткина, Е. А. Жучков, С. В. Залесов и др. – Текст : непосредственный // Екатеринбург : Уральский государственный лесотехнический университет. – 2005. – 213 с.
3. Алексеев, В. А. Световой режим леса / В. А. Алексеев. – Текст : непосредственный // Л. : Наука, 1975. – 227 с.
4. Алексеев, В. А. Углерод в экосистемах лесов и болот России / В. А. Алексеев, Р. А. Бердси. – Текст : непосредственный // Красноярск : Институт леса СО РАН, 1994. – 224 с.
5. Алехин, В. В. География растений с основами ботаники / В. В. Алехин, Л. В. Кудряшов, В. С. Говорухин. – Текст : непосредственный // М. : Госучпедгиз, 1961. – 532 с.
6. Алисов, Б. П. Климатология / Б. П. Алисов, Б. В. Полтараус. – Текст : непосредственный // М. : Изд-во МГУ, 1974. – 300 с.
7. Андреева, И. И. Ботаника / И. И. Андреева, Л. С. Родман. – Текст : непосредственный // 3-е изд. М. : Колос, 2003. – 528 с.
8. Антанайтис, В. Стандартизация в области древесного прироста / В. Антанайтис, Р. Жадейкис. – Текст : непосредственный // Каунас-ЛитСХА, 1977. – 103 с.
9. Аткин, А. С. Масса корней сосны на гранитных интрузиях Казахского мелкосопочника / А. С. Аткин. – Текст : непосредственный // Вестник сельскохозяйственной науки Казахстана. – 1978. – № 6. – С. 82-86.
10. Аугустайтис, А. А. Закономерности роста сосновых древостоев при различном уровне загрязнения природной среды : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.16 / Аугустайтис Альгирдас Альгирдович. – М., 1992. – 22 с.

11. Аугустайтис, А. А. Особенности формирования надземной фитомассы сосновых молодняков в условиях загрязнения природной среды / А. А. Аугустайтис. – Текст : непосредственный // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – Т. 12. – Л. : Гидрометеоздат. – 1989. – С. 32-51.

12. Афонасенко, А. В. Лабораторные и лидарные измерения спектральных характеристик листьев берёзы в различные периоды вегетации / А. В. Афонасенко, А. Н. Иглакова, Г. Г. Матвиенко, В. К. Ошлаков, В. Е. Прокопьев. – Текст : непосредственный // Оптика атмосферы и океана. – 2012. – Т. 25. – № 1. – С. 237-241.

13. Бабенко, Т. С. Закономерности роста деревьев и древостоев ели сибирской в высокогорьях Южного Урала (на примере г. Малый Ирмель) / Т. С. Бабенко, З. Я. Нагимов, П. А. Моисеев. – Текст : непосредственный // Екатеринбург : Уральский государственный лесотехнический университет. – 2008. – 125 с.

14. Бабич, Н. А. Фитомасса культур сосны и ели в европейской части России / Н. А. Бабич, М. Д. Мерзленко, И. В. Евдокимов. – Текст : непосредственный // Архангельск : АГТУ. – 2004. – С. 112.

15. Баглай, А. Н. Формирование корневых систем сосны в культурах южной части Усманского бора в зависимости от условий местопроизрастания : автореф. дис. ... канд. с.-х. наук : 06.03.03 / А. Н. Баглай. – Киев : УСХА, 1962. – 19 с. – Текст : непосредственный.

16. Базилевич, Н. И. Запасы органического вещества в подземной сфере растительных сообществ суши Земли / Н. И. Базилевич, Л. Е. Родин. – Текст : непосредственный // Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы (Международный симпозиум СССР). – Л. : Наука. Ленинградское отделение. – 1968. – С. 3-7.

17. Базилевич, Н. И. Картосхемы продуктивности и биологического круговорота главнейших типов растительности суши / Н. И. Базилевич, Л. Е. Родин. – Текст : непосредственный // Изв. ВГО. – 1967. – Т. 99. – № 3. – С. 190-194.

18. Базилевич, Н. И. Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах / Н. И. Базилевич, А. А.

Титлянова. – Новосибирск: Изд-во СО РАН. – 2008. – 381 с. – Текст : непосредственный.

19. Байзаков, С. Б. Некоторые закономерности накопления древесной зелени в сосновых лесах Казахстана и перспективы ее промышленного использования : автореф. дис. ... канд. с.-х. наук : 06.03.03 / С. Б. Байзаков. – Алма-Ата: КазСХИ, 1969. – 28 с. – Текст : непосредственный.

20. Балыбина, А. С. Климатические факторы динамики радиального прироста хвойных пород деревьев в лесных фитоценозах Предбайкалья : автореф. дис. ... канд. г. наук : 25.00.23 / Анна Сергеевна Балыбина. – Иркутск: Ин-т географии СО РАН, 2005. – 18 с. – Текст : непосредственный.

21. Батян, А. Н. Основы общей и экологической токсикологии / А. Н. Батян, Г. Т. Фрумин, В. Н. Базылев. – Текст : непосредственный // СПб : «СпецЛит», 2009. – 352 с.

22. Белов, М.Л. Лазерная флуоресцентная диагностика состояния растений / М. Л. Белов, Ю. В. Федотов, О. А. Булло, В. А. Городничев. – Текст : непосредственный // М. : МГТУ им. Н.Э. Баумана, 2016. – 68 с.

23. Белов, С. В. Изучение отражательной способности древесных пород / С. В. Белов, Е. С. Арцыбашев. – Текст : непосредственный // Ботанический журнал. – 1957. – Т. 42. – № 4. – С. 517-534.

24. Бергман, И. Е. Структура отпада елово-пихтовых древостоев в условиях загрязнения выбросами Среднеуральского медеплавильного завода / И. Е. Бергман, Е. Л. Воробейчик, В. А. Усольцев. – Текст : непосредственный // Сибирский лесной журнал. – 2015. – № 2. – С. 20-32.

25. Бессчетнова, Н. Н. Содержание сухого вещества в хвое клонов плюсовых деревьев сосны обыкновенной / Н. Н. Бессчетнова. – Текст : непосредственный // Лесной вестник. – 2011. – № 5. – С. 15-19.

26. Бирюков, В. Н. Формирование древостоев в связи с колебаниями климата в лесных массивах Казахского мелкосопочника / В. Н. Бирюков. – Текст : непосредственный // Лесоведение. – 1968. – № 5. – С. 43-49.

27. Бобкова, К. С. Углеродный цикл в еловых экосистемах северной тайги /

К. С. Бобкова, В. В. Тужилкина, С. Н. Кузин. – Текст : непосредственный // Экология. – 2006. – № 1. – С. 23-31.

28. Бобкова, К. С. Роль влаги в продукционном процессе хвойных фитоценозов Севера / К. С. Бобкова, Э. П. Галенко, С. Н. Сенькина, В. В. Тужилкина, А. И. Патов. – Текст : непосредственный // Серия препринтов «Научные доклады». Коми научный центр УрО АН СССР, 1988. – Вып. 188. – 28 с.

29. Бобкова, К. С. Динамика содержания углерода органического вещества в среднетаежных ельниках на автоморфных почвах / К. С. Бобкова, А. В. Машика, А. В. Смагин. – Текст : непосредственный // СПб. : Наука, 2014. – 270 с.

30. Бобкова, К. С. Ресурсы и возможности использования древесной зелени хвойных в Коми АССР / К. С. Бобкова, В. В. Тужилкина, А. И. Патов. – Текст : непосредственный // Сыктывкар: Коми филиал АН СССР, 1986. – 19 с.

31. Бобрик, М. Ю. Изменение климата: последствия, смягчение, адаптация / М. Ю. Бобрик, Г. И. Пиловец, А. Д. Тимошкова и др. – Текст : непосредственный // Витебск: ВГУ имени П.М. Машерова, 2015. – 426 с.

32. Богданов, А. П. Выявление взаимосвязи диаметра крон деревьев с различными таксационными показателями в северо-таежном лесном районе / А. П. Богданов, Р. А. Алешко, А. С. Ильинцев. – Текст : непосредственный // Вопросы лесной науки. 2019. – Т. 2. – № 4. – С. 1-10.

33. Борискина, Е. М. Взаимодействие корневых систем дуба и сосны с почвой / Е. М. Борискина. – Текст : непосредственный // Труды Воронежского гос. заповедника. 1959. – Вып. 8. – С. 255-263.

34. Борисов, А. А. Климаты СССР / А. А. Борисов. – Текст : непосредственный // М. : Просвещение, 1967. – 296 с.

35. Бочарников, М. В. Биоклимат как фактор формирования фитоценологического разнообразия горнотаежных лесов Станового нагорья / М. В. Бочарников. – Текст : непосредственный // Лесные экосистемы бореальной зоны: биоразнообразие, биоэкономика, экологические риски. Материалы Всероссийской конф. с международ. участием. Красноярск : Ин-т леса СО РАН, 2019. – С. 57-59.

36. Брюханова, М. В. Влияние погодных условий на анатомическую струк-

туру годовых колец лиственницы Гмелина на севере Средней Сибири / М. В. Брюханова, А. В. Кирдянов, И. В. Свидерская, Н. П. Почебыт. – Текст : непосредственный // Лесоведение, 2014. – № 4. – С. 36-40.

37. Будыко, М. И. Глобальная экология / М. И. Будыко. – Текст : непосредственный // М. : Мысль, 1977. – 328 с.

38. Бычваров, Д. К характеристике корневой системы дубовых насаждений в Восточных Родопах / Д. Бычваров, П. Б. Петков, К. Сидеров. – Текст : непосредственный // Горскостопанска Наука. – 1976. – Т. 13. – № 2. – С. 3-8 (болг.).

39. Ваганов, Е. А. Погодные условия и структура годового кольца: имитационная модель трахеидограммы / Е. А. Ваганов, И. В. Свидерская, Е. Н. Кондратьева. – Текст : непосредственный // Лесоведение. – 1990. – № 2. – С. 37-45.

40. Ваганов, Е. А. Влияние климатических факторов на прирост и плотность древесины годовых колец ели и сосны в горах Северной Италии / Е. А. Ваганов, М. В. Скомаркова, Э.-Д. Шульце, П. Линке. – Текст : непосредственный // Лесоведение. – 2007. – № 2. – С. 37-44.

41. Ваганов, Е. А. Дендроклиматические и дендроэкологические исследования в Северной Евразии / Е. А. Ваганов, С. Г. Шиятов. – Текст : непосредственный // Лесоведение. – 2005. – № 4. – С. 18-27.

42. Ваганов, Е. А. Дендрохронологические методы в изучении истории климата Сибири / Е. А. Ваганов, С. Г. Шиятов // Проблемы реконструкции климата и природной среды голоцена и плейстоцена Сибири. Новосибирск : Институт археологии и этнографии Сибирского отделения РАН, 1998. – С. 56-64.

43. Ваганов, Е. А. Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике / Е. А. Ваганов, С. Г. Шиятов, С. В. Мазепа. – Текст : непосредственный // Новосибирск : Наука, 1996. – 248 с.

44. Ватковский О. С. Анализ формирования первичной продуктивности лесов / О. С. Ватковский. – Текст : непосредственный // М. : Наука, 1976. – 116 с.

45. Ведрова, Э. Ф. Круговорот углерода в молодняках основных лесобразующих пород Сибири / Э. Ф. Ведрова, Л. В. Спиридонова, В. Д. Стаканов. – Текст : непосредственный // Лесоведение. – 2000. – № 3. – С. 40-48.

46. Ведрова, Э. Ф. Баланс углерода в естественных и нарушенных южнотаежных лесах Средней Сибири / Э. Ф. Ведрова, Л. С. Шугалей, В. Д. Стаканов. – Текст : непосредственный // География и природные ресурсы. – 2002. – № 4. – С. 92-99.

47. Вейсов, С. К методике определения надземной фитомассы белого саксаула в Восточных Каракумах / С. Вейсов, В. Г. Каплин. – Текст : непосредственный // Проблемы освоения пустынь. – 1976. – № 1. – С. 60-64.

48. Верзунов, А. И. Рост лиственницы и устойчивость культурных фитоценозов с ее господством на полугидроморфных почвах лесостепи Северного Казахстана / А. И. Верзунов. – Текст : непосредственный // Экология. – 1980. – № 2. – С. 38-44.

49. Воробейчик, Е. В. Статическая аллометрия в случае существенно неоднородных выборок: опасность артефакта / Е. В. Воробейчик. – Текст : непосредственный // Сибирский экологический журнал. – 2001. – № 5. – С. 631-636.

50. Воробьев, О. Н. Мониторинг лесной растительности национального парка «Чаваш Вармане» по спутниковым снимкам / О. Н. Воробьев, Ю. А. Полевщикова, А. И. Сабирьянова и др. – Текст : непосредственный // Лесные экосистемы в условиях изменения климата: биологическая продуктивность, мониторинг и адаптационные технологии. Йошкар-Ола, МарГТУ, 2010. – С. 158-163.

51. Воронин, П. Ю. Ежегодный фотосинтетический сток атмосферного углерода и NER растительного покрова Северной Евразии / П. Ю. Воронин. – Текст : непосредственный // Докл. АН РАН. – 2006. – Т. 408. – № 6. – С. 842-844.

52. Габеев, В. Н. Биологическая продуктивность лесов Приобья / В. Н. Габеев. – Текст : непосредственный // Новосибирск : Наука. – 1976. – 171 с.

53. Габеев, В. Н. Экология и продуктивность сосновых лесов / В. Н. Габеев. – Текст : непосредственный // Новосибирск : Наука, 1990. – 229 с.

54. Габделхаков, А. К. Первичная продуктивность липняков Башкирского Предуралья / А. К. Габделхаков. – Текст : непосредственный // Лесоведение. – 2001. – № 3. – С. 38-45.

55. Гелашвили, Д. Б. Фракталы и мультифракталы в биоэкологии / Д. Б. Ге-

лашвили, Д. И. Иудин, Г. С. Розенберг, В. Н. Якимов, В. А. Солнцев. – Текст : непосредственный // Нижний Новгород : Изд-во Нижегородского госуниверситета, 2013. – 370 с.

56. Гитарский, М. Л. Расчетная оценка стока углерода в лесах России за последнее десятилетие / М. Л. Гитарский, Р. Т. Карабань, А. Н. Филипчук и др. – Текст : непосредственный // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – СПб. : Гидрометеиздат, 2002. – Т. 18. – С. 261-275.

57. Гитарский, М. Л. Эмиссия и поглощение парниковых газов в лесах России в связи с выполнением обязательств по климатической конвенции ООН / М. Л. Гитарский, Д. Г. Замолодчиков, Г. Н. Коровин, Р. Т. Карабань. – Текст : непосредственный // Лесоведение. – 2006. – № 6. – С. 34-44.

58. Глебов, Ф. З. Динамика ширины годичных колец в связи с метеорологическими показателями в различных типах болотных лесов / Ф. З. Глебов, В. И. Литвиненко. – Текст : непосредственный // Лесоведение. – 1976. – № 4. – С. 56-62.

59. Глебов, Ф. З. Рост деревьев некоторых типов болотных лесов Томского стационара в связи с гидротермическими условиями / Ф. З. Глебов, А. И. Погодина. – Текст : непосредственный // Дендроклиматохронология и радиоуглерод. Каунас: Изд-во Ин-та ботаники АН ЛитССР, 1972. – С. 120-126.

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

61. Горбатенко, В. М. Биологическая продуктивность сосновых фитоценозов в связи с климатическими условиями районов их произрастания : автореф. дис. ...канд. с.-х. наук : 06.03.03 / В. М. Горбатенко. – Красноярск: ИЛиД СО АН СССР, 1970. – 29 с. – Текст : непосредственный.

62. Горбатенко, В. М. К вопросу о составлении таблиц веса кроны и хвои / В. М. Горбатенко, В. В. Протопопов. – Текст : непосредственный // ИВУЗ. Лесной журнал. – 1971. – № 3. – С. 25-27.

63. Гордина, Н. П. Пространственная структура и продуктивность сосняков

Нижнего Енисея / Н. П. Гордина. – Текст : непосредственный // Красноярск: Изд-во Красноярского ун-та, 1985. – 128 с.

64. Гортинский, Г. Б. Основные понятия и принципы определения первичной продукции / Г. Б. Гортинский, В. Г. Карпов. – Текст : непосредственный // Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. – Л. : Наука, 1973. – С. 90-92.

65. Горчаковский, П. Л. Флора и растительность высокогорий Урала / П. Л. Горчаковский. – Текст : непосредственный // Труды Института биологии / АН СССР. Уральский филиал. – 1966. – Вып. 48. – 270 с.

66. Григорьев, А. А. О периодическом законе географической зональности / А. А. Григорьев, М. И. Будыко. – Текст : непосредственный // Доклады АН СССР. – 1956. – Т. 110. – № 1. – С. 129-132.

67. Грудзинская, И. А. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация / И. А. Грудзинская. – Текст : непосредственный // Ботанический журнал. – 1960. – Т. 45. – № 7. – С. 968-978.

68. Гусев, И. И. Фракционный состав елового древостоя по элементам фитомассы / И. И. Гусев. – Текст : непосредственный // Учет лесного фонда и организация лесного хозяйства. – Вып. 5. – Красноярск : СибТИ, 1976. – С. 25-30.

69. Демаков, Ю. П. Границы и причины изменчивости параметров подстилок в лесах Среднего Поволжья / Ю. П. Демаков, А. В. Исаев, Н. Б. Нуреев. – Текст : непосредственный // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Сер: Лес. Экология. Природопользование. – 2022. – № 1 (53) – С. 31-46.

70. Демаков, Ю. П. Возможности дендрохронологии в индикации и прогнозе течения природных и антропогенно обусловленных процессов / Ю. П. Демаков. – Текст : непосредственный // Математические и физические методы в экологии и мониторинге природной среды. – М. : МГУЛ, 2001. – С. 257-263.

71. Демаков, Ю. П. Закономерности радиального прироста деревьев сосны в приозерных биотопах национального парка «Марий Чодра» / Ю. П. Демаков, Н. В. Андреев. – Текст : непосредственный // Эко-потенциал. – 2014. – № 3 (7). – С.

48-58.

72. Демаков, Ю. П. Особенности радиального прироста деревьев в климаксовых сосняках сфагновых Марийского Полесья / Ю. П. Демаков, М. Г. Сафин, Д. В. Тишин. – Текст : непосредственный // Дендрэкология и лесоведение. Материалы Всеросс. конф. Красноярск : ИЛ СО РАН, 2007. – С. 40-42.

73. Детлаф, Т. А. Безразмерные критерии как метод количественной характеристики развития животных / Т. А. Детлаф, А. А. Детлаф. – Текст : непосредственный // М. : Наука. – 1982. – С. 25-39.

74. Дирин, Д. А. Довезет ли извозчик до Киева? / Д. А. Дирин. – Текст : непосредственный // Химия и жизнь. – 2003. – № 3. – С. 42-44.

75. Доев, С. К. О продуктивности ельников Южного Приморья в зависимости от высоты над уровнем моря / С. К. Доев. – Текст : непосредственный // Лесная таксация и лесоустройство. – Красноярск : СибТИ, 1973. – Вып. 2. – С. 36-41.

76. Докучаев, В.В. Место и роль современного почвоведения в науке и жизни / В.В. Докучаев. – Текст : непосредственный // Ежегодник по геол. и минерал. России. – Вып. 3. – СПб. – 1899. – С. 4-16.

77. Докучаев, В. В. Учение о зонах природы / В. В. Докучаев. – Текст : непосредственный // М. : Географгиз, 1948. – 63 с.

78. Дрейпер, Н. Прикладной регрессионный анализ / Н. Дрейпер, Г. Смит. – Текст : непосредственный // М. : Статистика, 1973. – 392 с.

79. Дылис, Н. В. Основы биогеоценологии / Н. В. Дылис. – Текст : непосредственный // М. : Изд-во МГУ, 1978. – 152 с.

80. Дювиньо, П. Биосфера и место в ней человека / П. Дювиньо, М. Танг. – Текст : непосредственный // М. : «Прогресс», 1968. – 255 с.

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

82. Ефимова, Н. А. Географическое распределение сумм фотосинтетически активной радиации / Н. А. Ефимова. – Текст : непосредственный // Общие теоре-

тические проблемы биологической продуктивности. – Л. : Наука, 1969. – С. 160-164.

83. Жарко, В. О. Оценка распознаваемости древесных пород леса на основе спутниковых данных о сезонных изменениях их спектрально-отражательных характеристик / В. О. Жарко, С. А. Барталев. – Текст : непосредственный // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. – 2014. – Т. 11. – № 3. – С. 159-170.

84. Завьялов, К. Е. Состояние искусственных насаждений березы повислой (*Betula pendula* Roth) в условиях магнетитового загрязнения : автореф. дис. ... канд. с.-х. наук : 06.03.03 / Константин Евгеньевич Завьялов. – Екатеринбург : Уральский государственный лесотехнический университет, 2009. – 16 с. – Текст : непосредственный.

85. Залесов, С. В. Строение корневой системы растений сосны в ювенильном возрасте в условиях Южного Урала / С. В. Залесов, Л. И. Аткина, Л. П. Абрамова, Н. А. Луганский. – Текст : непосредственный // Леса Урала и хозяйство в них. – 2004. – Вып. 24. – С. 46-51.

86. Залесов, С. В. Изменение морфометрических показателей хвои сосны обыкновенной в условиях аэропромвыбросов / С. В. Залесов, А. В. Бачурина. – Текст : непосредственный // Лесной вестник. – 2008. – № 3. – С. 36-39.

87. Замолодчиков, Д. Г. Динамика бюджета углерода лесов России за два последних десятилетия / Д. Г. Замолодчиков, В. И. Грабовский, Г. Н. Краев. – Текст : непосредственный // Лесоведение. – 2011. – № 6. – С. 16-28.

88. Замолодчиков, Д. Г. Бюджет углерода управляемых лесов Российской Федерации / Д. Г. Замолодчиков, Г. Н. Коровин, М. Л. Гитарский. – Текст : непосредственный // Лесоведение. – 2007. – № 6. – С. 23-34.

89. Замолодчиков, Д. Г. Потребности в адаптации / Д. Г. Замолодчиков, М. Линднер, С. Барталев. – Текст : непосредственный // Леса России и изменение климата. Что нам может сказать наука. Лескинен П., Линднер М., Веркерк П.Й. и др. (ред.). Европейский институт леса, Германия, 2020. – С. 64-67.

90. Замолодчиков, Д. Г. Система конверсионных отношений для расчета чи-

стой первичной продукции лесных экосистем по запасам насаждений / Д. Г. Замоладчиков, А. И. Уткин. – Текст : непосредственный // Лесоведение. – 2000. – № 6. – С. 54-63.

91. Замоладчиков, Д. Г. Динамика пулов и потоков углерода на территории лесного фонда России / Д. Г. Замоладчиков, А. И. Уткин, Г. Н. Коровин, О. В. Честных. – Текст : непосредственный // Экология. – 2005. – № 5. – С. 323-333.

92. Замоладчиков, Д. Г. Оценка пула углерода крупных древесных остатков в лесах России с учетом влияния пожаров и рубок / Д. Г. Замоладчиков. – Текст : непосредственный // Лесоведение. – 2009. – № 4. – С. 3-15.

93. Зарубина, И. А. Оценка состояния культур сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в условиях аэротехногенного загрязнения (Усть-Илимский район Иркутской области) : автореф. дис. ... канд. с.-х. наук : 06.03.01 / И. А. Зарубина. – Красноярск : СибГТУ, 2011. – 17 с. – Текст : непосредственный.

94. Зверев, В. Е. Влияние промышленного загрязнения на экологию березы Черепанова (*Betula pubescens* ssp. *Czerepanovii* (Orlova) Hämet-Ahti) на Кольском полуострове : автореф. дисс. ... канд. биол. наук : 03.02.08 / Виталий Евгеньевич Зверев. – Екатеринбург : ИЭРиЖ УрО РАН, 2012. – 19 с. – Текст : непосредственный.

95. Золотухин, Ф. М. Сравнительный анализ роста сосновых молодняков естественного и искусственного происхождения / Ф. М. Золотухин. – Текст : непосредственный // Лесное хозяйство. – 1966. – №2. – С. 30-33.

96. Зубарева, О. Н. Влияние выбросов промышленных предприятий в средней Сибири на сосну обыкновенную (*Pinus sylvestris* L.) : автореф. дисс. ...канд. биол. наук : 03.00.16 / О. Н. Зубарева. – Красноярск : Институт леса им. В. Н. Сукачева, 1993. – 21 с. – Текст : непосредственный.

97. Зябченко, С. С. Зональные особенности формирования сосняков черничных Карелии и Кольского полуострова и динамика структуры растительной массы в них / С. С. Зябченко, А. А. Иванчиков. – Текст : непосредственный // Формирование и продуктивность сосновых насаждений Карельской АССР и Мурманской области. – Петрозаводск : Ин-т леса КФ АН СССР, 1978. – С. 30-75.

98. Иванчиков, А. А. Ресурсы сосновой зелени в лесах Карелии / А. А. Иванчиков, С. С. Зябченко, Г. И. Софронова. – Текст : непосредственный // Комплексное ведение хозяйства в сосновых лесах. Тезисы докладов. – Гомель, 1982. – С. 128-130.

99. Ильюшенко, А. Ф. Распределение фитомассы во вторичных березовых древостоях / А. Ф. Ильюшенко. – Текст : непосредственный // Формирование годичного кольца и накопление органической массы у деревьев. – М. : Наука, 1970. – С. 50-61.

100. Ищенко, В. Г. Применение аллометрических уравнений в популяционной экологии животных / В. Г. Ищенко. – Текст : непосредственный // Труды Института экологии растений и животных УрО РАН. Вып. 71. Вопросы эволюционной и популяционной экологии животных. – Свердловск, 1969. – С. 8-15.

101. Казарян, В. О. Старение высших растений / В. О. Казарян. – Текст : непосредственный // М. : Наука, 1969. – 314 с.

102. Казимиров, Н. И. Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского Севера / Н. И. Казимиров, А. Д. Волков, С. С. Зябченко, А. А. Иванчиков, Р. М. Морозова. – Текст : непосредственный // Л. : Наука, 1977. – 304 с.

103. Казимиров, Н. И. Биологический круговорот веществ в ельниках Карелии / Н. И. Казимиров, Р. М. Морозова. – Л. : Наука, 1973. – 175 с. – Текст : непосредственный.

104. Каменецкая, И. В. Фитомасса и годичный прирост сосны (*Pinus sylvestris* L.) в тридцатилетних сосняках тайги / И. В. Каменецкая. – Текст : непосредственный // Формирование годичного кольца и накопление органической массы у деревьев. – М. : Наука, 1970. – С. 62-83.

105. Каплина, Н. Ф. Методика и результаты оценки годичной продукции ветвей в сосняках / Н. Ф. Каплина, В. Ф. Лебков. – Текст : непосредственный // Лесоводство Севера на рубеже столетий (II Мелеховские чтения). Материалы конф. – СПб : АГТУ, 2000. – С. 88-90.

106. Капустинская, Т. К. Таблицы для определения листовой поверхности и веса различных частей дерева в лесных фитоценозах / Т. К. Капустинская, Ю.

Ю. Русецкас. – Каунас : ЛитНИИЛХ, 1982. – 11 с. – Текст : непосредственный.

107. Карелин, Д. В. Запасы и продукции углерода в фитомассе тундровых и лесотундровых экосистем России / Д. В. Карелин, Д. Г. Замолотчиков, Т. Г. Гильманов. – Текст : непосредственный // Лесоведение. – 1995. – № 5. – С. 29-36.

108. Каризуми, Н. Определение биомассы корней в лесах путем отбора проб из почвенных блоков / Н. Каризуми. – Текст : непосредственный // Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы (Международный симпозиум СССР). – Л. : Наука, Ленинградское отделение, 1968. – С. 79-86.

109. Кобак, К. И. Биотические компоненты углеродного цикла / К. И. Кобак. – Л. : Гидрометеиздат, 1988. – 248 с. – Текст : непосредственный.

110. Кобак, К. И. Изменения локализации природных зон при глобальном потеплении / К. И. Кобак, Н. Ю. Кондрашева. – Текст : непосредственный // Экология. – 1992. – № 3. – С. 9-18.

111. Ковда, В. А. Наука и практика против неомальтузианства / В. А. Ковда. – Текст : непосредственный // Почвоведение. – 1953. – № 10. – С. 7-18.

112. Коломыц, Э. Г. Углеродный баланс и устойчивость лесных экосистем при глобальных изменениях климата / Э. Г. Коломыц. – Экологические ресурсы бореальных лесов. – М. : Наука, 2020. – 423 с. – Текст : непосредственный.

113. Комаров, В. Л. Меридиональная зональность организмов / В. Л. Комаров. – Текст : непосредственный // Дневник I всероссийского съезда русских ботаников в Петрограде. – Вып. 3. – Петроград. – 1921. – С. 27-28.

114. Комаров, А. С. Основные направления в моделировании продукционных процессов и динамики структуры лесных сообществ / А. С. Комаров, О. Г. Чертов. – Текст : непосредственный // Моделирование динамики органического вещества в лесных экосистемах. – М. : Наука, 2007. – С. 33-39.

115. Корзухин, М. Д. Расчетные оценки влияния изменения климата на продуктивность лесов (обзор подходов) / М. Д. Корзухин. – Текст : непосредственный // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – 2015. – Т. XXVI. – № 2. – С. 33-58.

116. Корзухин, М. Д. Синэкология леса / М. Д. Корзухин, Ф. Н. Семейский.

– СПб : Гидрометеиздат, 1992. – 192 с. – Текст : непосредственный.

117. Кофман, Г. Б. Рост и форма деревьев / Г. Б. Кофман. – Новосибирск : Наука, 1986. – 211 с. – Текст : непосредственный.

118. Крамер, П. Д. Физиология древесных растений / П. Д. Крамер, Т. Т. Козловский. – пер. с англ. – М. : Лесная пром-сть, 1983. – 462 с. – Текст : непосредственный.

119. Крылова, И. Л. Связь между ростом ели и высотой над уровнем моря на Северном Урале / И. Л. Крылова, Н. Д. Лесков. – Текст : непосредственный // Сборник трудов по лесному хозяйству. – Свердловск : Кн. изд-во, 1959. – Вып. 5. – С. 91-96.

120. Кузьмичев, В. В. Закономерности роста древостоев / В. В. Кузьмичев. – Новосибирск : Наука, 1977. – 160 с. – Текст : непосредственный.

121. Кукарских, В. В. Что влияет на радиальный прирост деревьев в условиях сухого климата / В. В. Кукарских. – Текст : непосредственный // Экология в меняющемся мире: Материалы конф. молодых учёных, 24–28 апреля 2006 г. / ИЭРиЖ УрО РАН. – Екатеринбург : Изд-во «Академкнига», 2006. – С. 120-122.

122. Курбанов, Э. А. Бюджет углерода сосновых экосистем Волго-Вятского района / Э. А. Курбанов. – Текст : непосредственный // Йошкар-Ола : МарГТУ, 2002. – 300 с.

123. Курбанов, Э. А. Углерододепонирующие насаждения Киотского протокола / Э. А. Курбанов. – Текст : непосредственный // Йошкар-Ола : МарГТУ, 2007. – 184 с.

124. Курбанов, Э. А. Оценка фитомассы молодняков сосны Вятско-Марийского вала по спутниковым снимкам / Э. А. Курбанов, С. А. Лежнин, Т. Л. Александрова, Р. Р. Валиуллина. – Текст : непосредственный // Лесные экосистемы в условиях изменения климата: биологическая продуктивность, мониторинг и адаптационные технологии. – Йошкар-Ола, МарГТУ, 2010а. – С. 143-147.

125. Курбанов, Э. А. Тематическое картирование фитомассы молодняков сосны Юринского района по спутниковым снимкам / Э. А. Курбанов, И. В. Комарова, Е. В. Новокшенова. – Текст : непосредственный // Лесные экосистемы в

условиях изменения климата: биологическая продуктивность, мониторинг и адаптационные технологии. – Йошкар-Ола, МарГТУ, 2010б. – С. 153-158.

126. Лавренко, Е. М. Профиль продуктивности надземной части природного растительного покрова СССР от тундр к пустыням / Е. М. Лавренко, В. Н. Андреев, В. Л. Леонтьев. – Текст : непосредственный // Ботанический журнал. – 1955. – Т. 40. – № 3. – С. 415-419.

127. Лавринович, М. В. Физическая география Евразии (Региональный обзор) / М. В. Лавринович. – Текст : непосредственный // Минск : Белорусский государственный университет, 2003. – 183 с.

128. Лакида, П. І. Фітомаса лісів України / П. І. Лакида. – Текст : непосредственный // Тернопіль: Національний Аграрний Університет, 2002. – 256 с. (укр.).

129. Лакида, П. І. Фітомаса березових лісостанів Українського Полісся (Фитомасса березовых насаждений Украинского Полесья) / П. І. Лакида, Л. М. Матушевич. – Текст : непосредственный // Київ: ННЦ «Інститут аграрної економіки», 2006. – 227 с. (укр.).

130. Лархер, В. Экология растений / В. Лархер. – Текст : непосредственный // Пер. с нем. – М.: Мир, 1978. – 384 с.

131. Лежнин, С. А. Оценка фитомассы молодняков березы Заволжской песчаной низменности по спутниковым снимкам / С. А. Лежнин, С. А. Незамаев, Е. В. Новокшонова, И. В. Комарова. – Текст : непосредственный // Лесные экосистемы в условиях изменения климата: биологическая продуктивность, мониторинг и адаптационные технологии. – Йошкар-Ола, МарГТУ, 2010. – С. 168-173.

132. Леонтьев, В. Л. Об определении запаса саксаульников / В. Л. Леонтьев. – Текст : непосредственный // Ботанический журнал. – 1950. – Т. 35. – № 6. – С. 637-645.

133. Лиєпа, И. Я. Динамика древесных запасов: прогнозирование и экология / И. Я. Лиєпа. – Текст : непосредственный // Рига : Зинатне, 1980. – 170 с.

134. Лиєпа, И. Я. Единый метод таксации реакции древостоя на антропогенное воздействие / И. Я. Лиєпа. – Текст : непосредственный // Лесоведение. – 1985. – № 6. – С. 12-18.

135. Лир, Х. Физиология древесных растений / Х. Лир, Г. Польстер, Г. Фидлер. – Текст : непосредственный // И.-М. : Лесная пром-сть, 1974. – 424 с.
136. Лит, Х. Моделирование первичной продуктивности Земного шара / Х. Лир. – Текст : непосредственный // Экология. – 1974. – № 2. – С. 13-23.
137. Литвиненко, Н. И. Дендроклиматические исследования как основа для количественной оценки эффективности мер борьбы с сибирским шелкопрядом / Н. И. Литвиненко. – Текст : непосредственный // Дендроклиматохронология и радиоуглерод. – Каунас : Изд-во Ин-та ботаники АН ЛитССР, 1972. – С. 205-209.
138. Лосицкий, К. Б. Эталонные леса // К. Б. Лосицкий, В. С. Чуенков. – Текст : непосредственный // М. : Лесн. пром-сть, 1980. – 192 с.
139. Львов, П. Н. Изменение таксационных показателей древостоев ельника черничного в связи с зональностью лесов европейского Севера / П. Н. Львов, Л. Ф. Ипатов. – Текст : непосредственный // ИВУЗ. – Лесной журнал. – 1973. – № 6. – С. 14-17.
140. Макаренко, А. А. Продуктивность и устойчивость искусственных лесных насаждений в Северном Казахстане / А. А. Макаренко, З. П. Бирюкова. – Текст : непосредственный // Продуктивность и стабильность лесных экосистем (Тезисы докладов международного симпозиума, 16–18 августа 1982 г., Тбилиси, СССР). – Красноярск : Академия наук СССР, 1982. – С. 44.
141. Мак-Лоун, Р. Р. Математическое моделирование – искусство применения математики / Р. Р. Мак-Лоун. – Текст : непосредственный // Математическое моделирование. – М. : Мир, 1979. – С. 9-20.
142. МГЭИК 2003. Руководящие указания по эффективной практике для землепользования, изменений в землепользовании и лесного хозяйства. Программа МГЭИК по национальным кадастрам парниковых газов [Электронный ресурс]. – МНЭИК 2003. – Режим доступа: http://www.ipcc-nggip.iges.or.jp/public/gpplulucf/gpplulucf_languages.html.
143. Мелехов, В. И. Качество древесины сосны в культурах / В. И. Мелехов, Н. А. Бабич, С. А. Корчагов. – Текст : непосредственный // Архангельск : Изд-во АГТУ, 2003. – 110 с.

144. Мешинев, Т. Биологическая продуктивность ассоциации *Quercus cerris* – *Quercus frainetto* – *Carpinus orientalis* – *Mixtoherbosa* из района Еленского предгорья / Т. Мешинев, В. Николов. – Текст : непосредственный // Наука за гората, 1990. – № 3. – С. 34-39 (болг.).

145. Мина, Н. В. Рост животных / Н. В. Мина, Г. А. Клевезаль. – Текст : непосредственный // М. : Наука, 1976. – 291 с.

146. Моисеев, Б. Н. Оценка и картографирование составляющих углеродного и азотного балансов в основных биомах России / Б. Н. Моисеев, И. О. Алябина. – Текст : непосредственный // Известия РАН. Серия географическая. – 2007. – № 5. – С. 1-12.

147. Моисеев, Б. Н. Методика МГЭИК для расчета годичного депонирования углерода и оценка ее применимости для лесов России / Б. Н. Моисеев, А. Н. Филиппчук. – Текст : непосредственный // Лесное хозяйство. – 2009. – № 4. – С. 11-13.

148. Моисеев, П. А. Структура и динамика древесной растительности на верхнем пределе ее произрастания на Урале : автореф. дис. ... докт. биол. наук : 03.02.08 / Павел Александрович Моисеев. – Екатеринбург : Ин-т экологии растений и животных УрО РАН, 2011. – 42 с. – Текст : непосредственный.

149. Молчанов, А. А. Продуктивность органической массы в лесах различных зон / А. А. Молчанов. – Текст : непосредственный // М. : Наука, 1971. – 275 с.

150. Молчанов, А. А. Дендроклиматические основы прогнозов погоды / А. А. Молчанов. – Текст : непосредственный // М. : Наука, 1976. – 168 с.

151. Молчанов, А. А. Продуктивность органической массы в сосняках белошениках / А. А. Молчанов. – Текст : непосредственный // Продуктивность органической и биологической массы леса. – М. : Наука, 1974а. – С. 24-42.

152. Молчанов, А. А. Продуктивность органической массы в березовых древостоях Московской области / А. А. Молчанов. – Текст : непосредственный // Продуктивность органической и биологической массы леса. – М. : Наука, 1974б. – С. 141-161.

153. Молчанов, А. А. Методика изучения прироста древесных растений / А.

А. Молчанов, В. В. Смирнов. – Текст : непосредственный // М. : Наука, 1967. – 100 с.

154. Москалюк Т. А. Структура и продуктивность основных типов леса юга Магаданской области : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.05 / Татьяна Александровна Москалюк. – Красноярск: ИЛиД СО АН СССР, 1984. – 16 с. – Текст : непосредственный.

155. Мякушко, В. К. Экология сосновых лесов / В. К. Мякушко, Ф. В. Вольвач, П. Г. Плюта. – Текст : непосредственный // Киев: Урожай, 1989. – 348 с.

156. Нагимов, З. Я. Закономерности роста и формирования надземной фитомассы сосновых древостоев : автореф. дис. ... докт. с.-х. наук : 06.03.03 / Зуфар Ягфарович Нагимов. – Екатеринбург : УГЛТА, 2000. – 40 с. – Текст : непосредственный.

157. Назимова, Д. И. Климатическая ординация лесных экосистем как основа их классификации / Д. И. Назимова. – Текст : непосредственный // Лесоведение. – 1995. – № 4. – С. 63-73.

158. Наквасина, Е. Н. Ассимиляционный аппарат как показатель адаптации сосны обыкновенной к изменению климатических условий произрастания / Е. Н. Наквасина. – Текст : непосредственный // ИВУЗ. Лесной журнал. – 2009. – № 3. – С. 12-19.

159. Налимов, В. В. Теория эксперимента / В. В. Налимов. – Текст : непосредственный // М. : Наука, 1971. – 208 с.

160. Низаметдинов, Н. Ф. Оценка состояния сосновых древостоев в условиях аэропромышленного загрязнения атмосферы по цифровым фотографиям крон деревьев и спутниковым фотоснимкам : автореф. дис. ... канд. с.-х. наук : 06.03.02 / Н. Ф. Низаметдинов. – Екатеринбург: УГЛТУ, 2009. – 19 с. – Текст : непосредственный.

161. Нухимовский, Е. Л. Ветвление и кущение семенных растений / Е. Л. Нухимовский. – Текст : непосредственный // Известия ТСХА, 1974. – № 2. – С. 50-62.

162. Одум Ю. Основы экологии / Ю. Одум. – Текст : непосредственный //

М. : Мир, 1975. – 740 с.

163. Оленин, С. М. Динамика радиального прироста древостоев сосновых фитоценозов среднетаёжной подзоны Предуралья : автореф. дис. ... канд. биолог. наук : 03.00.16 / Оленин Сталь Михайлович. – Свердловск, 1982. – 18 с. – Текст : непосредственный.

164. Орлов, А. Я. Метод определения массы корней деревьев в лесу и возможности учета годичного прироста органической массы в толще лесной почвы / А. Я. Орлов. – Текст : непосредственный // Лесоведение, 1967. – № 1. – С. 64-70.

165. Оськина, Н. В. Почвенные условия и продуктивность фитомассы сосновых насаждений приокских террас в Московской области : автореф. дис. ... канд. с.-х. наук : 06.03.03 / Оськина Наталья Васильевна. – М. : МЛТИ, 1982. – 16 с. – Текст : непосредственный.

166. Патронов, Д. Върху фракционното разпределение на надземната фитомаса в млади насаждения в Странджа / Д. Патронов. – Текст : непосредственный // Горскостопанска наука. – 1984. – Т. 21. – № 1. – С. 37-46 (болг.).

167. Паутова, Н. В. Структура кроны лиственницы сибирской / Н. В. Паутова. – Текст : непосредственный // Лесоведение. – 2002. – № 4. – С. 3-13.

168. Петров, И. А. Воздействие изменений климата на радиальный прирост *Pinus sibirica* Du Tour в горных лесах Кузнецкого Алатау / И. А. Петров, А. С. Шушпанов, А. С. Голюков, В. И. Харук. – Текст : непосредственный // Сибирский лесной журнал. – 2019. – № 5. – С. 43-53.

169. Поздняков, Л. К. Лесное ресурсоведение / Л. К. Поздняков. – Текст : непосредственный // Новосибирск : Наука, 1973. – 120 с.

170. Поздняков, Л. К. Биологическая продуктивность лесов Средней Сибири и Якутии / Л. К. Поздняков, В. В. Протопопов, В. М. Горбатенко. – Текст : непосредственный // Красноярск : Книжное изд-во, 1969. – 120 с.

171. Поликарпов, Н. П. Формирование сосновых молодняков на концентрированных вырубках / Н. П. Поликарпов. – Текст : непосредственный // М. : Изд-во АН СССР, 1962. – 171 с.

172. Поликарпов, Н. П. Оценка биологической продуктивности лесообразу-

ющих пород на экологической основе / Н. П. Поликарпов, Н. М. Чебакова. – Текст : непосредственный // Формирование молодняков хвойных пород. – Новосибирск : Наука. – 1982. – С. 25-54.

173. Полубояринов, О. И. Плотность древесины / О. И. Полубояринов. – М. : Лесн. пром-сть, 1976. – 160 с. – Текст : непосредственный.

174. Поляков, А. Н. Продуктивность лесных культур / А. Н. Поляков, Л. Ф. Ипатов, В. В. Успенский. – М. : Агропромиздат, 1986. – 240 с. – Текст : непосредственный.

175. Программа и методика биогеоценологических исследований (Ред. Н. В. Дылис). – М. : Наука, 1974. – 403 с. – Текст : непосредственный.

176. Программа-минимум по определению первичной биологической продуктивности наземных растительных сообществ (проект) // Растительные ресурсы. – 1967. – Т. 3. – Вып. 4. – С. 612-620. – Текст : непосредственный.

177. Протопопов, В. В. Биологическая продуктивность и биометрические показатели некоторых типов сосновых древостоев Средней Сибири / В. В. Протопопов, В. М. Горбатенко. – Текст : непосредственный // Географические аспекты горного лесоведения и лесоводства. – Чита : Изд-во Забайкальского филиала Географического общества СССР, 1967. – С. 42-45.

178. Рахтеенко, И. Н. Комплексный метод исследования корневых систем растений / И. Н. Рахтеенко, Б. И. Якушев. – Текст : непосредственный // Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы (Международный симпозиум СССР). – Л. : Наука, Ленинградское отд-ние. – 1968. – С. 174-178.

179. Риклефс, Р. Е. Основы общей экологии / Р. Е. Риклефс. – М. : Мир, 1979. – 424 с. – Текст : непосредственный.

180. Рожков, В. А. Запасы органических и минеральных форм углерода в почвах России / В. А. Рожков, В. В. Вагнер, Б. М. Когут, Д. Е. Конюшков, Б. В. Шеремет. – Текст : непосредственный // Углерод в биогеоценозах: Чтения памяти акад. В. Н. Сукачева – Т. 15. – М. : Наука, 1997. – С. 5-58.

181. Розенберг, Г. С. Здоровье населения и здоровье среды: *pro et contra* / Г.

С. Розенберг, Р. С. Кузнецова, Н. В. Костина, Н. В. Лазарева (ред.). – Тольятти : «Анна», 2021. – 374 с. – Текст : непосредственный.

182. Розенберг, Г. С. Общая и прикладная экология / Г. С. Розенберг, Ф. Н. Рянский, Н. В. Лазарева, С. В. Саксонов, Ю. В. Симонов, Г. Р. Хасаев. – Самара-Тольятти : Изд-во Самарского гос. экон. ун-та, 2016. – 452 с. – Текст : непосредственный.

183. Романов, Е. М. Роль искусственных насаждений сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в улучшении качества лесного фонда Кировской области / Е. М. Романов, Т. В. Нуреева, А. А. Белоусов. – Текст : непосредственный // Лесной Вестник. – 2014. – № 4. – С. 29-37.

184. Рубцов, В. И. К вопросу о влиянии осадков и температуры воздуха на прирост сосны / В. И. Рубцов, А. М. Ильин. – Текст : непосредственный // Научные записки Воронежского лесотехнического института. – 1956. – Т. 15. – С. 57-62.

185. Руднев, Н. И. Радиационный баланс леса / Н. И. Руднев. – М. : Наука, 1977. – 128 с. – Текст : непосредственный.

186. Русаленко, А. И. Определение прироста фитомассы в сосновых насаждениях / А. И. Русаленко, Е. Г. Петров // Текущий прирост древостоев (материалы научной конференции). – Минск : Изд-во «Ураджай», 1975. – С. 139–140. – Текст : непосредственный.

187. Самойлович, Г. Г. Применение аэрофотосъемки и авиации в лесном хозяйстве / Г. Г. Самойлович. – М.-Л. : Гослесбумиздат, 1953. – 476 с. – Текст : непосредственный.

188. Семечкина, М. Г. Структура фитомассы сосняков / М. Г. Семечкина. – Новосибирск : Наука, 1978. – 165 с. – Текст : непосредственный.

189. Серебряков, И. Г. Ритм сезонного развития растений хибинских тундр / И. Г. Серебряков. – Текст : непосредственный // Бюллетень МОИП; отд. биол. – 1961. – Т. 66. – Вып. 5. – С. 78-97.

190. Серебрякова, Т. И. Ботаника с основами фитоценологии / Т. И. Серебрякова, Н. С. Воронин, А. Г. Еленевский. – Анатомия и морфология растений. –

М. : Академкнига, 2006. – 543 с. – Текст : непосредственный.

191. Сидаравичюс, Й. М. Анализ фитомассы и морфоструктуры крон сосновых древостоев при атмосферном загрязнении природной среды / Й. М. Сидаравичюс. – Текст : непосредственный // Исследование и моделирование роста лесных насаждений, произрастающих в условиях загрязненной природной среды. Сборник научных трудов. – Каунас : ЛитСХА, 1987. – С. 45-55.

192. Смирнов, В. В. Органическая масса в некоторых лесных фитоценозах европейской части СССР / В. В. Смирнов. – М. : Наука, 1971. – 362 с. – Текст : непосредственный.

193. Сталин, И. В. О диалектическом и историческом материализме / И. В. Сталин. – М. : ОГИЗ, Госполитиздат, 1945. – 36 с. – Текст : непосредственный.

194. Суворова, Г. Г. Фотосинтез хвойных деревьев в условиях Сибири / Г. Г. Суворова. – Новосибирск : Изд-во «ГЕО», 2009. – 195 с. – Текст : непосредственный.

195. Суворова, Г. Г. Естественные изменения продуктивности фотосинтеза у хвойных деревьев / Г. Г. Суворова, А. С. Щербатюк, Л. С. Янкова. – Текст : непосредственный // Методы оценки состояния и устойчивости лесных экосистем. Тезисы докладов. – Красноярск : Издательский центр Красноярского государственного университета, 1999. – С. 164-165.

196. Судачкова, Н. Е. Биохимическая адаптация хвойных к стрессовым условиям Сибири / Н. Е. Судачкова, И. Л. Милютина, Л. И. Романова. – Новосибирск : Изд-во «ГЕО», 2012. – 178 с. – Текст : непосредственный.

197. Сунгурова, Н. Р. Ассимиляционный аппарат ели в культурах на долгомошной вырубке / Н. Р. Сунгурова, В. Н. Коновалов. – Текст : непосредственный // ИВУЗ. Лесной журнал. – 2016. – № 2. – С. 31-40.

198. Тарханов, С. Н. Состояние лесных экосистем в условиях атмосферного загрязнения на Европейском Севере : автореф. дис. ... докт. биол. наук : 03.02.08 / Сергей Николаевич Тарханов. – Сыктывкар : Ин-т биологии Коми НЦ УрО РАН, 2011. – 38 с. – Текст : непосредственный.

199. Терехов, Г. Г. Морфоструктура насаждений и корненасыщенность ри-

зоферы культур ели сибирской и вторичного лиственного древостоя на Среднем Урале как характеристика их конкурентных отношений / Г. Г. Терехов, В. А. Усольцев. – Текст : непосредственный // Хвойные бореальной зоны. – 2010. – Т. 27. – № 3–4. – С. 330-335.

200. Толкач, И. В. Спектральные и яркостные характеристики основных лесобразующих пород на снимках сканера LEICA ADS100 / И. В. Толкач, Ф. К. Савич. – Текст : непосредственный // Труды БГТУ. – 2016. – № 1. – С. 24-27.

201. Толмачев, А. И. Основы учения об ареалах: Введение в хорологию растений / А. И. Толмачев. – Л. : Изд-во ЛГУ, 1962. – 100 с. – Текст : непосредственный.

202. Тольский, А. П. К вопросу влияния температуры и осадков на прирост сосны в толщину / А. П. Тольский. – Текст : непосредственный // Лесной журнал. – 1904. – Вып. 5. – С. 858-868.

203. Торлопова, Н. В. Влияние поллютантов на хвойные фитоценозы (на примере Сыктывкарского лесопромышленного комплекса) / Н. В. Торлопова, Е. А. Робакидзе. – Екатеринбург : УрО РАН, 2003. – 147 с. – Текст : непосредственный.

204. Тюкавина, О. Н. Биолого-экологические закономерности продукционного процесса сосны обыкновенной в естественных и антропогенно трансформированных насаждениях : автореф. дис. ... докт. с.–х. наук : 06.03.02 / Ольга Николаевна Тюкавина. – Архангельск : САФУ, 2022. – 44 с. – Текст : непосредственный.

205. Уразгильдин, Р. В. Лесообразующие виды Предуралья в условиях техногенеза: сравнительная эколого-биологическая характеристика, видоспецифичность, адаптивные реакции, адаптивные стратегии : автореф. дис. ... докт. биол. наук. : 06.03.02 / Руслан Вилисович Уразгильдин. – Екатеринбург : УГЛТУ, 2021. – 46 с. – Текст : непосредственный.

206. Усольцев, В. А. Вес кроны березы и осины в насаждениях Северного Казахстана / В. А. Усольцев. – Текст : непосредственный // Вестник сельскохозяйственной науки Казахстана. – 1972. – № 4. – С. 77-80.

207. Усольцев, В. А. Содержание и сохранность каротина в древесной зелени березы и осины / В. А. Усольцев. – Текст : непосредственный // Лесное хозяйство. – 1973. – № 10. – С. 30-33.

208. Усольцев, В. А. Фитомасса крон спелых березово-осиновых насаждений в Северном Казахстане / В. А. Усольцев. – Текст : непосредственный // Лесоведение. – 1974. – № 2. – С. 86-88.

209. Усольцев, В. А. Тонкомерные сортименты березы и осины для производства древесно-стружечных плит / В. А. Усольцев. – Текст : непосредственный // Плиты и фанера: Реферативная информация. – 1975. – № 10. – С. 6-7.

210. Усольцев, В. А. Формирование ствола у березы семенного и порослевого происхождения в аспекте аллометрического роста / В. А. Усольцев. – Текст : непосредственный // Вестник сельскохозяйственной науки Казахстана. – 1976. – № 7. – С. 83-88.

211. Усольцев, В. А. Аппроксимирование надземной фитомассы березы и осины по диаметру и высоте ствола / В. А. Усольцев, Р. Ф. Усольцева. – Текст : непосредственный // Вестник с.-х. науки Казахстана. – 1977. – № 7. – С. 83-89.

212. Усольцев, В. А. Моделирование структуры и динамики фитомассы древостоев / В. А. Усольцев. – Красноярск : Изд-во Красноярского ун-та, 1985. – 191 с. – Текст : непосредственный.

213. Усольцев, В. А. Рост и структура фитомассы древостоев / В. А. Усольцев. – Новосибирск : Наука, Сиб. отд-ние, 1988. – 253 с. – Текст : непосредственный.

214. Усольцев, В. А. Биоэкологические аспекты таксации фитомассы деревьев [Электронный ресурс] / В. А. Усольцев // Екатеринбург : УрО РАН. – 1997. – 216 с. – Режим доступа: <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3376>.

215. Усольцев, В. А. Изменение фитомассы березняков по Уральскому меридиану / В. А. Усольцев, Ю. В. Усольцева, С. В. Залесов. – Текст : непосредственный // Химико-лесной комплекс – проблемы и решения: Всерос. научно-практич. конф. – Красноярск : СибГТУ, 2001. – С. 159-163.

216. Усольцев, В. А. Фитомасса лесов Северной Евразии: нормативы и эле-

менты географии / В. А. Усольцев. – Екатеринбург : Изд-во УрО РАН, 2002. – 762 с. – Текст : непосредственный.

217. Усольцев, В. А. Фитомасса лесов Северной Евразии: предельная продуктивность и география / В. А. Усольцев. – Екатеринбург : УрО РАН, 2003. – 406 с. – Текст : непосредственный.

218. Усольцев, В. А. О применении регрессионного анализа в лесоводственных задачах / В. А. Усольцев. – Текст : непосредственный // Лесная таксация и лесоустройство. – 2004. – № 1 (33). – С. 49-55.

219. Усольцев, В. А. Исследование ошибок при оценке углеродного пула лесов посредством аллометрических моделей / В. А. Усольцев, О. В. Канунникова, И. В. Платонов. – Текст : непосредственный // Современные проблемы устойчивого управления лесами, инвентаризации и мониторинга лесов. Матер. международной конфер. – СПб : СПбГЛТА, 2006. – С. 363-370.

220. Усольцев, В. А. Биологическая продуктивность лесов Северной Евразии: методы, база данных и ее приложения / В. А. Усольцев. – Екатеринбург : УрО РАН, 2007а. – 636 с. – Текст : непосредственный.

221. Усольцев, В. А. Некоторые методические и концептуальные неопределенности при оценке приходной части углеродного цикла лесов / В. А. Усольцев. – Текст : непосредственный // Экология. – 2007б. – № 1. – С. 1-10.

222. Усольцев, В. А. Фитомасса и первичная продукция лесов Евразии [Электронный ресурс] / В. А. Усольцев // Екатеринбург : УрО РАН. – 2010. – 570 с. – Режим доступа: URL:<http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/2606>.

223. Усольцев, В. А. Количественная и квалиметрическая составляющие биологической продуктивности кедровников Урала / В. А. Усольцев, И. С. Лазарев, В. В. Крудышев, Н. В. Сенчило. – Текст : непосредственный // Сборник научных трудов ученых и специалистов факультета экономики и управления УГЛТУ. Вып. 3. – Екатеринбург : УГЛТУ, 2012а. – С. 261-270.

224. Усольцев, В. А. Биологическая продуктивность лесов Урала в условиях техногенного загрязнения: Исследование системы связей и закономерностей / В. А. Усольцев, Е. Л. Воробейчик, И. Е. Бергман. – Екатеринбург : УГЛТУ, 2012б. –

365 с. – Текст : непосредственный.

225. Усольцев, В. А. Биологическая продуктивность лесообразующих пород в климатических градиентах Евразии (к менеджменту биосферных функций лесов) / В. А. Усольцев. – Екатеринбург : Уральский государственный лесотехнический университет, 2016а. – 384 с. – Текст : непосредственный.

226. Усольцев, В. А. Фитомасса модельных деревьев лесообразующих пород Евразии: база данных, климатически обусловленная география, таксационные нормативы / В. А. Усольцев. – Екатеринбург : Уральский государственный лесотехнический университет, 2016б. – 336 с. – Текст : непосредственный.

227. Усольцев, В. А. Аллометрические модели фитомассы деревьев лиственных пород Евразии и перспективы их использования при дистанционном зондировании лесов [Электронный ресурс] / В. А. Усольцев, Ю. В. Норицина, Д. В. Норицин, В. П. Часовских, А. К. Габделхаков, А. С. Касаткин, А. С. Жанабаева // Эко-потенциал. – 2016в. – № 1(13). – С. 7-19 – Режим доступа: <http://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/5514/1/Usoltsev.pdf>.

228. Усольцев, В. А. Трансконтинентальные климатические градиенты удельной чистой первичной продукции лесообразующих древесных пород Евразии [Электронный ресурс] / В. А. Усольцев // Эко-потенциал. – 2016г. – № 3 (15). – С. 7-17 – Режим доступа: <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/5721>.

229. Усольцев, В. А. Смещения всеобщих аллометрических моделей при локальной оценке фитомассы деревьев лиственницы / В. А. Усольцев, К. В. Колчин, А. А. Маленко. – Текст : непосредственный // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2017а. – № 4 (150). – С. 85-90.

230. Усольцев, В. А. Фиктивные переменные и смещения всеобщих аллометрических моделей при локальной оценке фитомассы деревьев (на примере *Picea L.*) / В. А. Усольцев, К. В. Колчин, М. П. Воронов. – Текст : непосредственный // Экопотенциал. – 2017б. – № 1 (17). – С. 22-39.

231. Усольцев, В. А. Смещения всеобщих видоспецифичных аллометрических моделей при локальной оценке фитомассы деревьев сосны, кедра и пихты / В. А. Усольцев, К. В. Колчин, Ю. В. Норицина, М. В. Азарёнок, О. А. Богослов-

ская. – Текст : непосредственный // Эко-потенциал. – 2017в. – № 2 (18). – С. 47-58.

232. Усольцев, В. А. Аддитивные аллометрические модели фитомассы деревьев и древостоев двухвойных сосен как основа региональных таксационных нормативов для Евразии [Электронный ресурс] / В. А. Усольцев, И. С. Цепордей, С. О. Р. Шубаири, Дж. А. Дар, В. П. Часовских // Эко-потенциал. – 2018а. – № 1 (21). – С. 27-47 – Режим доступа: <http://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/7261/1/ek-1-18-02.pdf>.

233. Усольцев, В. А. Аддитивные региональные модели фитомассы деревьев и древостоев Евразии. Сообщение 1: род *Larix* Mill. [Электронный ресурс] / В. А. Усольцев, И. С. Цепордей, В. П. Часовских, А. А. Осмирко // Эко-потенциал. – 2018б. – № 2 (22). – С. 16-34 – Режим доступа: http://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/7665/1/eko_2-18-04.pdf.

234. Усольцев, В. А. Аддитивные региональные модели фитомассы деревьев и древостоев Евразии. Сообщение 3: род *Populus* L. [Электронный ресурс] / В. А. Усольцев, И. С. Цепордей, В. П. Часовских, А. А. Осмирко // Эко-потенциал. – 2018в. – № 2 (22). – С. 55-73 – Режим доступа: http://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/7667/1/eko_2-18-06.pdf.

235. Усольцев, В. А. Относительные (безразмерные) показатели фитомассы двухвойных сосен в климатических градиентах Евразии / В. А. Усольцев, И. С. Цепордей, А. А. Осмирко, В. П. Часовских. – Текст : непосредственный // Эко-потенциал. – 2018г. – № 3 (23). – С. 32-67.

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

237. Усольцев, В. А. Моделирование отношения подземной биомассы к надземной в древостоях лиственниц Евразии в связи с зимними температурами и среднегодовыми осадками / В. А. Усольцев, В. Ф. Ковязин, А. А. Осмирко, И. С. Цепордей, В. П. Часовских, В. А. Азаренок, А. И. Колтунова. – Текст : непосредственный // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2019. –

Вып. 229 – С. 130-144. – DOI: 10.21266/2079-4304.2019.229.130-144.

238. Усольцев, В. А. Квалиметрия фитомассы лесных деревьев: плотность и содержание сухого вещества: монография [Электронный ресурс] / В. А. Усольцев, И. С. Цепордей // Екатеринбург : Уральский государственный лесотехнический университет. – Ботанический сад УрО РАН. – 2020а. – 182 с. – Режим доступа: https://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/10022/1/Usolcev_20.pdf.

239. Усольцев, В. А. Увеличение вклада климатических переменных в объяснение изменчивости биомассы деревьев дуба на территории Евразии в связи с отклонением модели от аллометрии / В. А. Усольцев, В. Ф. Ковязин, И. С. Цепордей. – Текст : непосредственный // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2020б. – Вып. 233. – С. 39-59. – DOI: 10.21266/2079-4304.2020.233.39-59.

240. Усольцев, В. А. Климатические градиенты биомассы насаждений *Quercus spp.* на территории Евразии / В. А. Усольцев, И. С. Цепордей. – Текст : непосредственный // Сибирский лесной журнал. – 2020в. – № 6. – С. 16-29. – DOI: 10.15372/SJFS20200602.

241. Усольцев, В. А. Пространственно-временное замещение в экологии и проблема адаптации растений в условиях изменения климата / В. А. Усольцев, И. С. Цепордей. – Текст : непосредственный // Леса России и хозяйство в них. – 2021а. – Вып. № 4 (79). – С. 4-39. – DOI: 10.51318/FRET.2021.55.23.001.

242. Усольцев, В. А. Прогнозирование биомассы стволов сосновых деревьев естественных древостоев и лесных культур в связи с изменением климата / В. А. Усольцев, И. С. Цепордей. – Текст : непосредственный // Сибирский лесной журнал. – 2021б. – № 2. – С. 72-81.

243. Усольцев, В. А. Обновленные аллометрические модели биомассы 19 древесных видов и родов Евразии для бортового лазерного зондирования / В. А. Усольцев, И. С. Цепордей. – Текст : непосредственный // Хвойные бореальной зоны. – 2021в. – Т. 49. – № 6. – С. 469-479.

244. Усольцев, В. А. Климатически обусловленные территориальные изменения фитомассы деревьев лесообразующих видов Евразии и их прогнозирование

/ В. А. Усольцев, И. С. Цепордей. – Текст : непосредственный // Сибирский лесной журнал. – 2021г. – № 6. – С. 72-90.

245. Усольцев, В. А. Принцип пространственно–временного замещения в экологии и прогнозирование биомассы *Picea* spp. при изменении климата / В. А. Усольцев, И. С. Цепордей. – Текст : непосредственный // Хвойные бореальной зоны. – 2021д. – Т. XXXIX. – № 4. – С. 269-275.

246. Усольцев, В. А. Формирование базы данных о квалиметрии древесины лесов Евразии: актуальность и перспективы / В. А. Усольцев, И. С. Цепордей. – Текст : непосредственный // Эффективный ответ на современные вызовы с учётом взаимодействия человека и природы, человека и технологий: социально-экономические и экологические проблемы лесного комплекса / Материалы XIII Международной научно-технической конференции. – Екатеринбург : УГЛТУ, 2021е. – С. 276-279.

247. Усольцев, В. А. Содержание сухого вещества в биомассе деревьев 13 видов Евразии: географические аспекты / В. А. Усольцев, И. С. Цепордей. – Текст : непосредственный // Хвойные бореальной зоны. – 2022а. – Т. 40. – № 3. – С. 194-201.

248. Усольцев, В. А. Охвоенность побегов сосны обыкновенной в географических градиентах Евразии / В. А. Усольцев, И. С. Цепордей. – Текст : непосредственный // Хвойные бореальной зоны. – 2022б. – Т. 40. – № 4. – С. 194-202.

249. Усольцев, В. А. Географические закономерности изменения базисной плотности древесины и коры лесобразующих пород Евразии / В. А. Усольцев, И. С. Цепордей. – Текст : непосредственный // Сибирский лесной журнал. – 2022в. – № 3. – С. 59-68. – DOI: 10.15372/SJFS20220308.

250. Усольцев, В. А. Аллометрические модели для оценки биомассы корней лесобразующих родов Евразии дистанционными методами с учетом глобального потепления / В. А. Усольцев, И. С. Цепордей, Д. В. Норицин. – Текст : непосредственный // Хвойные бореальной зоны. – 2022г. – Т. 40. – № 1. – С. 65-75.

251. Усольцев, В. А. Модели фитомассы деревьев березы и осины для дистанционного зондирования в климатических градиентах Евразии / В. А. Усоль-

цев, И. С. Цепордей. – Текст : непосредственный // Лесоведение. – 2022д. – № 5. – С. 1-10. – DOI: 10.31857/S0024114822050072.

252. Усольцев, В. А. Исследование методов и обработка баз данных о биомассе лесов Евразии как нейронных сетей. Часть 1. Системный анализ базы данных для трансформации в нейронные сети искусственного интеллекта / В. А. Усольцев, В. П. Часовских, Е. Н. Стариков. – Текст : непосредственный // Цифровые модели и решения. – 2022е. – Т. 1. – № 1. – С. 1-9. – DOI: 10.29141/2782–4934–2022–1–1–2.

253. Усольцев, В. А. Исследование методов и обработка баз данных о биомассе лесов Евразии как нейронных сетей. Часть 2. Новые возможности искусственного интеллекта при прогнозировании климатически обусловленных изменений [Электронный ресурс] / В. А. Усольцев, В. П. Часовских, И. С. Цепордей // Цифровые модели и решения. – 2022ж. – Т. 1. – № 2. – DOI: 10.29141/2782-4934-2022-1-2-2. – EDN: MIMVYU. – Режим доступа: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=49491690>.

254. Уткин, А. И. Изучение лесных биогеоценозов / А. И. Уткин. – Текст : непосредственный // Программа и методика биогеоценологических исследований. – М. : Наука, 1974. – С. 281-317.

255. Уткин, А. И. Биологическая продуктивность лесов: Методы изучения и результаты / А. И. Уткин. – Текст : непосредственный // Лесоведение и лесоводство: Итоги науки и техники. – М. : ВИНТИ, 1975. – Т. 1. – С. 9-189.

256. Уткин, А. И. Методика исследований первичной биологической продуктивности лесов / А. И. Уткин. – Текст : непосредственный // Биологическая продуктивность лесов Поволжья. – М. : Наука, 1982. – С. 59-72.

257. Уткин, А. И. Первичная продуктивность культур сосны обыкновенной Ульяновского Поволжья / А. И. Уткин, Л. С. Ермолова. – Текст : непосредственный // Биологическая продуктивность лесов Поволжья. – М. : Наука, 1982. – С. 186-195.

258. Уткин, А. И. Конверсионные коэффициенты для определения площади листовой поверхности насаждений основных лесообразующих пород России / А.

И. Уткин, Л. С. Ермолова, Д. Г. Замолодчиков. – Текст : непосредственный // Лесоведение. – 1997. – № 3. – С. 74-78.

259. Уткин, А.И. Методы определения депонирования углерода фитомассы и нетто–продуктивности лесов (на примере Республики Беларусь) / А. И. Уткин, Д. Г. Замолодчиков, А. А. Пряжников. – Текст : непосредственный // Лесоведение. – 2003. – № 1. – С. 48-57.

260. Уткин, А. И. Две объемные книги о фитомассе лесов Северной Евразии / А. И. Уткин. – Текст : непосредственный // Лесоведение. – 2004. – № 1. – С. 68-70.

261. Феклистов, П. А. Морфолого-физиологические и экологические особенности березы повислой (*Betula pendula* Roth.) в таежной зоне / П. А. Феклистов, И. Б. Амосова. – Архангельск : ИПЦ САФУ, 2013. – 214 с. – Текст : непосредственный.

262. Фелалиев, Р. С. Оптические свойства и содержание пигментов в листьях растений в зависимости от экологических факторов высокогорья Памира : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.12 / Рустам Саидшоевич Фелалиев. – Душанбе : Ин-т физиологии растений и генетики АН Республики Таджикистан, 2008. – 22 с. – Текст : непосредственный.

263. Фонти М. В. Климатический сигнал в параметрах годовых колец (плотности древесины, анатомической структуре и изотопном составе) хвойных и лиственных видов деревьев в различных природно-климатических зонах Евразии : автореф. дис. ... докт. биол. наук : 03.02.08 / Марина Викторовна Фонти. – Красноярск : СибФУ, 2020. – 45 с. – Текст : непосредственный.

264. Харук, В. И. Реакция древесной растительности на изменения климата в переходной зоне «лес–тундра» / В. И. Харук, М. М. Наурзбаев, Е. В. Федотова, А. Г. Мезенцев. – Текст : непосредственный // Аэрокосмические методы и геоинформационные системы в лесоведении и лесном хозяйстве. – М. : НИЦ изучения природных ресурсов, 1998. – С. 42-45.

265. Харук, В. И. Реакция экотона «лес–тундра» на изменение климата / В. И. Харук, С. Г. Шиятов, Е. Касишке и др. – Текст : непосредственный // Пробле-

мы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – Т. 18. – СПб. : Гидрометеиздат, 2002. – С. 234-260.

266. Хромов, С. П. К вопросу о континентальности климата / С. П. Хромов. – Текст : непосредственный // Известия Всесоюзного географического общества. – 1957. – № 3. – С. 221-225.

267. Цельникер, Ю. Л. Радиационный режим под пологом леса / Ю. Л. Цельникер. – М. : Наука, 1969. – 100 с. – Текст : непосредственный.

268. Цельникер, Ю. Л. Рост и газообмен CO₂ у лесных деревьев / Ю. Л. Цельникер, И. С. Малкина, А. Г. Ковалев, С. Н. Чмора. – М. : Наука, 1993. – 256 с. – Текст : непосредственный.

269. Цельникер, Ю. Л. Структура кроны ели / Ю. Л. Цельникер. – Текст : непосредственный // Лесоведение. – 1994. – № 4. – С. 35-44.

270. Цельникер, Ю. Л. Морфологические и физиологические исследования кроны деревьев (литературный обзор) / Ю. Л. Цельникер, М. Д. Корзухин, Б. Б. Зейде. – М. : Изд-во «Урания», 2000. – 93 с. – Текст : непосредственный.

271. Цепордей, И. С. Биологическая продуктивность двухвойных сосен Евразии: аддитивные модели и биогеография : дисс. ... канд. с.-х. наук : 06.03.02 / Цепордей Иван Степанович. – Екатеринбург : УГЛТУ, 2019. – 240 с. – Текст : непосредственный.

272. Цепордей, И. С. О проблематике квалиметрических исследований биомассы лесов Евразии / И. С. Цепордей, В. А. Усольцев. – Текст : непосредственный // Леса России и хозяйство в них. – 2021. – Вып. № 3 (78). – С. 15-24.

273. Чебакова, Н. М. Возможная трансформация растительного покрова Сибири при разных сценариях изменения климата : автореф. дис. ... докт. биол. наук : 06.00.16 / Н. М. Чебакова. – Красноярск : Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2006. – 60 с. – Текст : непосредственный.

274. Челядинова, А. И. Количество и характер развития хвои в сосновом насаждении / А. И. Челядинова. – Текст : непосредственный // Труды ВНИИЛХ (Физиологические исследования древесных пород). – 1941. – Вып. 21. – С. 30-50.

275. Черных, В. Л. Информационные технологии в лесном хозяйстве: Учеб-

ное пособие / В. Л. Черных, В. В. Сысуев. – Йошкар-Ола : МарГТУ, 2000. – 378 с. – Текст : непосредственный.

276. Четыркин, Е. М. Статистические методы прогнозирования / Е. М. Четыркин. – М. : Статистика, 1977. – 200 с. – Текст : непосредственный.

277. Шашкин, А. В. Имитационная модель климатической изменчивости хвойных (на примере роста сосны в степной зоне) / А. В. Шашкин, Е. А. Ваганов. – Текст : непосредственный // Экология. – 1993. – № 5. – С. 3-10.

278. Шашкин, Е. А. Динамика прироста площадей сечения стволов у деревьев в разных районах Сибири в связи с глобальными изменениями температуры / А. В. Шашкин, Е. А. Ваганов. – Текст : непосредственный // Лесоведение. – 2000. – № 3. – 11 с.

279. Швиденко, А. З. Климатические изменения и лесные пожары в России / А. З. Швиденко, Д. Г. Щепашенко. – Текст : непосредственный // Лесоведение. – 2013. – № 5. – С. 50-61.

280. Швиденко, А. З. Углеродный бюджет лесов России / А. З. Швиденко, Д. Г. Щепашенко. – Сибирский лесной журнал. – 2014. – № 1. – С. 69-92. – Текст : непосредственный.

281. Шиятов, С. Г. Динамика верхней границы леса на восточном склоне Полярного Урала (бассейн р. Соби) : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 06.00.16 / Шиятов Степан Григорьевич. – Институт биологии / АН СССР, Уральский филиал, Свердловск, 1964. – 30 с. – Текст : непосредственный.

282. Шиятов, С. Г. Дендрохронология верхней границы леса на Урале / С. Г. Шиятов. – М. : Наука, 1986. – 136 с. – Текст : непосредственный.

283. Щепашенко, Д. Г. Биологическая продуктивность и бюджет углерода лиственных лесов Северо-Востока России : автореф. дис. ... докт. биол. наук : 06.00.16 / Щепашенко Дмитрий Геннадьевич. – М. : МГУЛ, 2005. – 47 с. – Текст : непосредственный.

284. Юсупов, И. А. Надземная фитомасса искусственных молодняков сосны в условиях аэропромвыбросов на Среднем Урале / И. А. Юсупов, С. В. Залесов, Н. А. Луганский. – Текст : непосредственный // Биологическая рекультивация нару-

шенных земель. Материалы международного совещания. – Екатеринбург : УрО РАН, 1997. – С. 266-278.

285. Яблоков, А. С. Культура лиственницы и уход за насаждениями / А. С. Яблоков. – М. : Гослестехиздат, 1934. – 128 с. – Текст : непосредственный.

286. Ярмишко, В. Т. Формирование фитомассы хвои в сосновых молодняках Кольского полуострова / В. Т. Ярмишко. – Текст : непосредственный // Ботанический журнал. – 1989. – Т. 74. – № 9. – С. 1376-1386.

287. Ярмишко, В.Т. Состояние ассимиляционного аппарата сосны / В. Т. Ярмишко. – Текст : непосредственный // Влияние промышленного атмосферного загрязнения на сосновые леса Кольского полуострова. – Л. : БИН им. В. Л. Комарова АН СССР, 1990. – С. 55-64.

288. Ярмишко, В. Т. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на Европейском Севере / В. Т. Ярмишко. – СПб. : НИИХимии СПбГУ, 1997. – 210 с. – Текст : непосредственный.

289. Aguilar, F. J. Building tree allometry relationships based on TLS point clouds and machine learning regression / F. J. Aguilar, A. Nemmaoui, M. A. Aguilar, A. Peñalver // Applied Sciences. – 2021. – Vol. 11. – Article 10139.

290. Aguilar, F. J. Aleppo pine allometric modeling through integrating UAV image based point clouds and ground-based data / F. J. Aguilar, A. Nemmaoui, M. A. Aguilar, R. Jiménez-Lao // ISPRS Annals of the Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences. – XXIV ISPRS Congress, 6–11 June 2022. – Nice, France. – Vol. 3. – P. 353–360.

291. Aijazi, A. K. Automatic detection and parameter estimation of trees for forest inventory applications using 3D terrestrial LiDAR / A. K. Aijazi, P. Checchin, L. Malaterre, L. Trassoudaine // Remote Sensing. – 2017. – Vol. 9 (9). – P. 1-24.

292. Alban, D. H. Generalized biomass equations for jack and red pine in the Lake States / D. H. Alban, P. R. Laidly // Can. J. For. Res. – 1982. – Vol. 12. – P. 913-921.

293. Albertson, A. Needle litterfall in stands of *Pinus sylvestris* in Sweden in relation to site quality, stand age and latitude / A. Albertson // Scandinavian Journal of

Forest Research. – 1988. – Vol. 3. – P. 333-342.

294. Aldred, A. H. Guidelines for forest biomass inventory. / A. H. Aldred, I. S. Alemdag // Information Report PI-X-77. Petawawa National Forestry Institute, Canadian Forestry Service, 1988. – 133 p.

295. Almeida, A. Methodology to estimate the effects of climate change on Vietnamese forests / A. Almeida, C. Beadle, K. Paul, A. Siggins // CSIRO: The World Bank and Forest Science Institute of Viet Nam, 2010. – 46 p.

296. Almeida, D. R. A. Monitoring the structure of forest restoration plantations with a drone-lidar system / D. R. A. Almeida, E. N. Broadbent, A. M. A. Zambrano, B. E. Wilkinson et al. // International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation. – 2019. – Vol. 79. – P. 192–198.

297. Al-Sagheer, N. A. Variation in wood specific gravity, density and moisture content of *Dipterocarpus indicus* (Bedd) among different populations in Western Ghats of Karnataka, India / N. A. Al-Sagheer, A. G. D. Prasad // International Journal of Applied Agricultural Research. – 2010. – Vol. 5. – No. 5. – P. 583-599.

298. Anchukaitis, K. Forward modeling of regional scale tree-ring patterns in the southeastern United States and the recent influence of summer drought / K. Anchukaitis, M. Evans, A. Kaplan, E. Vaganov et al. // Geophysical Research Letters. – 2006. – Vol. 33. – Article L04705.

299. Anderson, K. J. Temperature-dependence of biomass accumulation rates during secondary succession / K. J. Anderson, A. P. Allen, J. F. Gillooly, J. H. Brown // Ecology Letters. – 2006. – No. 9. – P. 673-682.

300. Askari, Y. Assessment of root-shoot ratio biomass and carbon storage of *Quercus brantii* Lindl. in the central Zagros forests of Iran / Y. Askari, A. Soltani, R. Akhavan, P. Tahmasebi Kohyani // Journal of Forest Science. – 2017. – Vol. 63. – P. 282-289.

301. Asner, G. P. Airborne spectranomics: mapping canopy chemical and taxonomic diversity in tropical forests / G. P. Asner, R. E. Martin // Frontiers in Ecology and the Environment. – 2009. – Vol. 7. – P. 269-276.

302. Assmann, E. Waldertragskunde: Organische Produktion, Struktur, Zuwachs

und Ertrag von Waldbeständen / E. Assmann. – München, Bonn, Wien : BLV Verlagsgesellschaft, 1961. – 492 p.

303. Axelsson, B. Site differences in yield – differences in biological production or in redistribution of carbon within trees / B. Axelsson // Swed. Univ. of Agric. Sci., Dep. Ecol. Environ. Res. Rep. – 1981. – Vol. 9. – P. 1-11.

304. Báez, S. Changes in tree functional composition across topographic gradients and through time in a tropical montane forest / S. Báez, B. Fadrique, K. Feeley, J. Homeier // PLoS ONE. – 2022. – Vol. 17 (4). – Article e0263508.

305. Bailey, R. L. Base-age invariant polymorphic site curves / R. L. Bailey, J. L. Clutter // Forest Science. – 1974. – Vol. 20. – P. 155-159.

306. Baldeck, C. A. Single-species detection with airborne imaging spectroscopy data: A comparison of support vector techniques / C. A. Baldeck, G. P. Asner // IEEE Journal of Selected Topics in Applied Earth Observations and Remote Sensing. – 2015. – Vol. 8 (6). – P. 2501-2512.

307. Baldwin, V. C. Predicting the crown shape of loblolly pine trees / V. C. Baldwin, Jr., K. D. Peterson // Canadian Journal of Forest Research. – 1997. – Vol. 27. – P. 102-107.

308. Banfi, E. Botanical geography correspondence between Alexander von Humboldt and Filippo Parlatore (1851–1852) / E. Banfi, A. Visconti // Natural History Sciences. – 2020. – Vol. 7 (2). – P. 11-38.

309. Bartelink, N. N. Allometric relationships for biomass and leaf area of beech (*Fagus sylvatica* L.) / N. N. Bartelink // Annals of Forest Science. – 1997. – Vol. 54. – P. 39-50.

310. Baruah, G. Community and species – specific responses of plant traits to 23 years of experimental warming across subarctic tundra plant communities / G. Baruah, U. Molau, Y. Bai, J. M. Alatalo // Scientific Reports. – 2017. – Vol. 7. – Article 2571.

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

312. Baturaygil, A. Breeding amaranth for biomass: evaluating dry matter content

and biomass potential in early and late maturing genotypes / A. Baturaygil, M. G. Stetter, K. Schmid // *Agronomy*. – 2021. – Vol. 11. – Article 970.

313. Beets, P. N. Root/shoot ratios for deriving below-ground biomass of *Pinus radiata* stands / P. N. Beets, S. H. Pearce, G. R. Oliver, P. W. Clinton // *New Zealand Journal of Forestry Science*. – 2007. – Vol. 37. – No. 2. – P. 267-288.

314. Behrensmeyer, A. Atmosphere. Climate change and human evolution / A. Behrensmeyer // *Science*. – 2006. – Vol. 311 (5760). – P. 476-478.

315. Béland, M. Estimating leaf area distribution in savanna trees from terrestrial LiDAR measurements / M. Béland, J. L. Widlowski, R. A. Fournier, J. F. Côté, M. M. Verstraete // *Agricultural and Forest Meteorology*. – 2011. – Vol. 151. – P. 1252-1266.

316. Benčat, T. Porovnanie nadzemnej biomasy borovice sosny (*Pinus sylvestris* L.) a agatu bieleho (*Robinia pseudacacia* L.) na Zahori / T. Benčat // *Lesnictvi (Forestry)*. – 1990. – Vol. 36. – No. 5. – P. 355-366. (СЛОВАЦК.).

317. Bergen, K. M. Remote sensing of vegetation 3-D structure for biodiversity and habitat: review and implications for lidar and radar spaceborne missions / K. M. Bergen, S. J. Goetz, R. O. Dubayah, G. M. Henebry, C. T. Hunsaker, M. L. Imhoff, R. F. Nelson, G. G. Parker, V. C. Radeloff // *Journal of Geophysical Research*. – 2009. – Vol. 114 (4). – P. 1-13. – (G00E06). – DOI: 10.1029/2008JG000883.

318. Bergstedt, A. Models for predicting dry matter content of Norway spruce / A. Bergstedt, P. O. Olesen // *Scandinavian Journal of Forest Research*. – 2000. – Vol. 15 (6). – P. 633-644.

319. Bergstrom, D. M. Combating ecosystem collapse from the tropics to the Antarctic / D. M. Bergstrom, B. C. Wienecke, J. van den Hoff, L. Hughes et al. // *Global Change Biology*. – 2021. – Vol. 27. – P. 1-12.

320. Berner, L. T. Plant response to climate change along the forest-tundra ecotone in northeastern Siberia / L. T. Berner, P. S. A. Beck, A. G. Bunn, S. J. Goetz // *Global Change Biology*. – 2013. – Vol. 19 (11). – P. 3449-3462.

321. Bernoulli, M. Dry matter allocation in treeline trees / M. Bernoulli, Ch. Körner // *Phyton (Austria)*. – 1999. – Vol. 39. – P. 7-12.

322. Bi, H. Additive biomass equations based on complete weighing of sample

trees for open eucalypt forest species in south-eastern Australia / H. Bi, S. Murphy, L. Volkova, Ch. Weston et al // *Forest Ecology and Management*. – 2015. – Vol. 349. – P. 106-121.

323. Bijak, S. Tree-ring chronology of silver fir and its dependence on climate of the Kaszubskie Lakeland (Northern Poland) / S. Bijak // *Geochronometria*. – 2010. – Vol. 35. – P. 91-94.

324. Bjorkman, A. D. Plant functional trait change across a warming tundra biome / A. D. Bjorkman, I. H. Myers-Smith, S. C. Elmendorf, S. Normand, N. Rüger, P. S. Beck et al. // *Nature*. – 2018. – Vol. 562. – P. 57-80.

325. Blackman, F. F. Optima and limiting factors / F. F. Blackman // *Annals of Botany*. – 1905. – Vol. 19 (74). – P. 281-295.

326. Blackman, F. F. Experimental researches in vegetable assimilation and respiration. IV. A quantitative study of carbon-dioxide assimilation and leaf-temperature in natural illumination / F. F. Blackman, G. L. C. Matthaei // *Proceedings of the Royal Society of London B*. – 1905. – P. 402-460.

327. Blanchette, D. Predicting wood fiber attributes using local-scale metrics from terrestrial LiDAR data: A case study of Newfoundland conifer species / D. Blanchette, R. A. Fournier, J. E. Luther, J.-F. Côté // *Forest Ecology and Management*. – 2015. – Vol. 347. – P. 116-129.

328. Blois, J. L. Space can substitute for time in predicting climate-change effects on biodiversity / J. L. Blois, J. W. Williams, M. C. Fitzpatrick, S. T. Jackson, S. Ferrier // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. – 2003. – Vol. 110 (23). – P. 9374-9379.

329. Bloom, A. J. Resource limitation in plants – An economic analogy / A. J. Bloom, F. S. Chapin III, H. A. Mooney // *Annual Review of Ecological Systems*. – 1985. – Vol. 16. – P. 363–392.

330. Blunden, J. State of the Climate in 2017 / J. Blunden, D. S. Arndt, G. Hartfield (Eds.) // *Bulletin of the American Meteorological Society*. – 2018. – Vol. 99 (8). – Article Si–S332.

331. Bojinski, S. The concept of essential climate variables in support of climate

research, applications, and policy / S. Bojinski, M. Verstraete, T. C. Peterson et al. // *Bulletin of the American Meteorological Society*. – 2014. – Vol. 95. – No. 9. – P. 1431–1443.

332. Boisvert-Marsh, L. Migration-based simulations for Canadian trees show limited tracking of suitable climate under climate change / L. Boisvert-Marsh, J. H. Pedlar, S. de Blois, A. Le Squin, K. Lawrence, D. W. McKenney, C. Williams, I. Aubin // *Diversity and Distributions*. – 2022. – Vol. 28. – Iss. 11. – P. 2330–2348.

333. Bonan, G. B. Effects of boreal forest vegetation on global climate / G. B. Bonan, D. Pollard, S. L. Thompson // *Nature*. – 1992. – Vol. 359. – P. 716–718.

334. Botkin, D. B. *Forest dynamics: An ecological model* / D. B. Botkin // New York, NY : Oxford University Press, 1993. – 309 p.

335. Bouriaud, O. Intra-annual variations in climate influence growth and wood density of Norway spruce / O. Bouriaud, J.-M. Leban, D. Bert, C. Deleuze // *Tree Physiology*. – 2005. – Vol. 25. – P. 651–660.

336. Brassel, P. *Ergebnisse der Waldschadeninventur 1992* / P. Brassel, A. Schwyzer // *Sanasilva – Waldschadenbericht 1992*. – Bern und Birmensdorf : WSL, 1992. – P. 7–18.

337. Bray, J. R. Root production and the estimation of net productivity / J. R. Bray // *Canadian Journal of Botany*. – 1963. – Vol. 41 (1). – P. 65–72.

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

339. Browne, C. A. *Liebig and the law of the minimum, Liebig and after Liebig: A century of progress in agricultural chemistry* / C. A. Browne // Washington, DC : American Association for the Advancement of Science, 1942. – P. 71–82.

340. Buckley, L. B. Functional and phylogenetic approaches to forecasting species' responses to climate change / L. B. Buckley, J. G. Kingsolver // *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. – 2012. – Vol. 43. – P. 205–226.

341. Bunn, A. G. Trends in twentieth-century tree growth at high elevations in the Sierra Nevada and White Mountains, USA / A. G. Bunn, L. J. Graumlich, D. L. Urban //

The Holocene. – 2005. – Vol. 15 (4). – P. 481–488.

342. Bunn, A. G. Topographic mediation of growth in high elevation foxtail pine (*Pinus balfouriana* Grev. et Balf.) forests in the Sierra Nevada, USA / A. G. Bunn, L. A. Waggoner, L. J. Graumlich // *Global Ecology and Biogeography*. – 2005. – Vol. 14 (2). – P. 103–114.

343. Bunn, A. G. Topographically modified tree-ring chronologies as a potential means to improve paleoclimate inference / A. G. Bunn, M. K. Hughes, M. W. Salzer // *Climatic Change*. – 2011. – Vol. 105 (3). – P. 627–634.

344. Burger, H. Der Kronenaufbau gleichalteriger Nadelholzbestände / H. Burger // *Mitt. Schweiz. Anstalt Forstl. Versuchswesen*. – 1939a. – Vol. XXI. – No. 1. – P. 5–57.

345. Burger, H. Baumkrone und Zuwachs in zwei hiebsreifen Fichtenbeständen / H. Burger // *Mitt. Schweiz. Anstalt Forstl. Versuchswesen*. – 1939b. – Vol. XXI. – No. 1. – P. 147–176.

346. Burger, H. Holz, Blattmenge und Zuwachs. 1. Mitteilung: Die Weymouthföhre / H. Holz Burger // *Mitt. Schweiz. Anstalt Forstl. Versuchswesen*. – 1929. – Vol. 15. – P. 243–292.

347. Burger, H. Holz, Blattmenge und Zuwachs. II. Mitteilung: die Douglasie / H. Holz Burger // *Mitt. Schweiz. Anstalt Forstl. Versuchswesen*. – 1935. – Vol. XIX. – No. 1. – P. 20–72.

348. Burger, H. Holz, Blattmenge und Zuwachs. III. Mitteilung: Nadelmenge und Zuwachs bei Föhren und Fichten verschiedener Herkunft / H. Holz Burger // *Mitt. Schweiz. Anstalt Forstl. Versuchswesen*. – 1937. – Vol. XX. – No. 1. – P. 100–114.

349. Burger, H. Holz, Blattmenge und Zuwachs. IV. Mitteilung: Ein 80 jähriger Buchenbestand / H. Holz Burger // *Mitt. Schweiz. Anstalt Forstl. Versuchswesen*. – 1940. – Vol. XXI. – No. 2. – P. 306–348.

350. Burger, H. Holz, Blattmenge und Zuwachs. V. Mitteilung: Fichten und Föhren verschiedener Herkunft auf verschiedenen Kulturorten / H. Holz Burger // *Mitt. Schweiz. Anstalt Forstl. Versuchswesen*. – 1941. – Vol. XXII. – No. 1. – P. 9–62.

351. Burger, H. Holz, Blattmenge und Zuwachs. VI. Mitteilung: Ein Plenterwald

mittlerer Standortsgüte. Der bernische Staatswald Toppwald im Emmental / H. Holz Burger // Mitt. Schweiz. Anstalt Forstl. Versuchswesen. – 1942. – Vol. XXII. – No. 2. – P. 376–445.

352. Burger, H. Holz, Blattmenge und Zuwachs. VII. Mitteilung: Die Lärche / H. Holz Burger // Mitt. Schweiz. Anstalt Forstl. Versuchswesen. – 1945. – Vol. XXIV. – No. 1. – P. 7–103.

353. Burger, H. Holz, Blattmenge und Zuwachs. VIII. Mitteilung: Die Eiche / H. Holz Burger // Mitt. Schweiz. Anstalt Forstl. Versuchswesen. – 1947. – Vol. XXV. – No. 1. – P. 210–279.

354. Burger, H. Holz, Blattmenge und Zuwachs. IX. Mitteilung: Die Föhre / H. Holz Burger // Mitt. Schweiz. Anstalt Forstl. Versuchswesen. – 1948. – Vol. XXV. – No. 2. – P. 432–493.

355. Burger, H. Holz, Blattmenge und Zuwachs. X. Mitteilung: Die Buche / H. Holz Burger // Mitt. Schweiz. Anstalt Forstl. Versuchswesen. – 1950. – Vol. XXVI. – No. 2. – P. 418–468.

356. Burger, H. Holz, Blattmenge und Zuwachs. XI. Mitteilung: Die Tanne / H. Holz Burger // Mitt. Schweiz. Anstalt Forstl. Versuchswesen. – 1951a. – Vol. XXVII. – P. 246–286.

357. Burger, H. Aufastung, Entnadelung und Zuwachs bei jungen Fichten und Föhren / H. Burger // Mitteilungen der forstlichen Bundes-Versuchsanstalt Mariabrunn. – 1951b. – Vol. 47. – P. 8–16.

358. Burger, H. Holz, Blattmenge und Zuwachs. XII. Mitteilung: Fichten im Plenterwald / H. Holz Burger // Mitt. Schweiz. Anstalt Forstl. Versuchswesen. – 1952. – Vol. XXVIII. – P. 108–156.

359. Burger, H. Holz, Blattmenge und Zuwachs. XIII. Mitteilung: Fichten in gleichaltrigen Hochwald / H. Holz Burger // Mitt. Schweiz. Anstalt Forstl. Versuchswesen. – 1953. – Vol. XXIX. – P. 38–130.

360. Burian, K. Produktion und Strahlungsnutzung bei *Helianthus annuus*, *Zea mays* und *Phaseolus vulgaris* während der gesamten Vegetationszeit / K. Burian // Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-

naturwissenschaftliche Klasse. – 1970. – Vol. 178. – P. 1–35.

361. Büsgen M. Einiges über Gestalt und Wachstumsweise der Baumwurzeln / M. Büsgen // Allgemeine Forst- und Jagdzeitung. – 1901. – Vol. 72. – P. 273–278.

362. Cai, S. Allometric models for aboveground biomass of ten tree species in northeast China / S. Cai, X. Kang, L. Zhang // Annals of Forest Research. – 2013. – Vol. 56. – No. 1. – P. 105–122.

363. Cairns, M. A. Root biomass allocation in the world's upland forests / M. A. Cairns, S. Brown, E. H. Helmer, G. A. Baumgardner // Oecologia (Berlin). – 1997. – Vol. 111. – P. 1–11.

364. Calders, K. Terrestrial laser scanning in forest ecology: Expanding the horizon / K. Calders, J. Adams, J. Armston, H. Bartholomeus et al. // Remote Sensing of Environment. – 2020. – Vol. 251. – P. 1–17.

365. Camarretta, N. Handheld laser scanning detects spatiotemporal differences in the development of structural traits among species in restoration plantings / N. Camarretta, P. A. Harrison, A. Lucieer, B. M. Potts, N. Davidson, M. Hunt // Remote Sensing. – 2021. – Vol. 13. – Article 1706.

366. Campbell, S. A. Bark reflectance spectra of conifers and angiosperms: implications for host discrimination by coniferophagous bark and timber beetles / S. A. Campbell, J. H. Borden // The Canadian Entomologist. – 2005. – Vol. 137. – P. 719–722.

367. Cannell, M. G. R. World forest biomass and primary production data / M. G. R. Cannell // London: Academic Press, 1982. – P. 391.

368. Cannell, M. G. R. Woody biomass of forest stands / M. G. R. Cannell // Forest Ecology and Management. – 1984. – Vol. 8. – P. 299–312.

369. Cárdenas-Pérez, S. *Salicornia europaea* L. functional traits indicate its optimum growth / S. Cárdenas-Pérez, A. Rajabi Dehnav, K. Leszczynski, S. Lubinska-Mielinska et al. // Plants. – 2022. – Vol. 11. – Article 1051.

370. Carnicer, J. Contrasting trait syndromes in angiosperms and conifers are associated with different responses of tree growth to temperature on a large scale / J. Carnicer, A. Barbeta, D. Sperlich, M. Coll, J. Peñuelas // Frontiers in Plant Science. – 2013.

– Vol. 4. – Article 409.

371. Carrer, M. Age-dependent tree-ring growth responses to climate in *Larix decidua* and *Pinus cembra* / M. Carrer, C. Urbinati // *Ecology*. – 2004. – Vol. 85. – P. 730–740.

372. Carter, G. A. Leaf optical properties in higher plants: Linking spectral characteristics to stress and chlorophyll concentration / G. A. Carter, A. K. Knapp // *American Journal of Botany*. – 2001. – Vol. 88 (4). – P. 677–684.

373. Cermák, P. Evaluating recent and future climatic suitability for the cultivation of Norway spruce in the Czech Republic in comparison with observed tree cover loss between 2001 and 2020 / P. Cermák, T. Mikita, J. Kadavý, M. Trnka // *Forests*. – 2021. – Vol. 12. – Article 1687.

374. Chabot, B. F. The ecology of leaf life spans / B. F. Chabot, D. J. Hicks // *Annual Review of Ecology and Systematics*. – 1982. – Vol. 13. – P. 229–259.

375. Chapin, F. S. III. The mineral nutrition of wild plants / F. S. III. Chapin // *Annual Review of Ecology and Systematics*. – 1980. – Vol. 11. – P. 233–260.

376. Chapin, F. S. Reconciling carbon-cycle concepts, terminology and methodology / F. S. Chapin, G. M. Woodwell, J. T. Randerson et al. // *Ecosystems*. – 2005. – Vol. 9. – P. 1041–1050.

377. Chapin, F. S. Principles of terrestrial ecosystem ecology / F. S. Chapin, P. A. Matson, P. M. Vitousek // 2nd edn. Berlin : Springer, 2011. – P. 529.

378. Chave, J. Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates / J. Chave, R. Condit, S. Aguilar, A. Hernandez, S. Lao, R. Perez // *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. – 2004. – Vol. 359. – P. 409–420.

379. Chave, J. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees / J. Chave, M. Réjou-Méchain, A. Búrque, E. Chidumayo, M. S. Colgan, W. B. C. Delitti, A. Duque, T. Eid, P. M. Fearnside, R. C Goodman., M. Henry, A. Martínez-Yrizar, W. A. Mugasha, H. C. Muller-Landau, M. Mencuccini, B. W. Nelson, A. Ngomanda, E. M. Nogueira, E. Ortiz-Malavassi, R. Pélissier, P. Ploton, C. M. Ryan, J. G. Saldarriaga, G. Vieilledent // *Global Change Biology*. – 2014. – Vol. 20. – P. 3177–3190.

380. Cheeseman, J. Food security in the face of salinity, drought, climate change, and population growth / J. Cheeseman, M. A. Khan, M. Ozturk, B. Gul, M. Z. Ahmed (eds) // *Halophytes for food security in dry lands*. – 2016. – P. 111–123.

381. Chen, G. Analysis on the Five Stand Biomass Growth Estimation Methods for a Sub-Alpine Natural Pine Forest in Yunnan, Southwestern China / G. Chen, X. Zhang, C. Liu, H. Xu, G. Ou // *Forests*. – 2022. – Vol. 13. – Article 1637.

382. Collatz, G. J. Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration: A model that includes a laminar boundary layer / G. J. Collatz, J. T. Ball, C. Grivet, J. A. Berry // *Agricultural and Forest Meteorology*. – 1991. – Vol. 54 (2). – P. 107–136.

383. Cook, G. Stocks and dynamics of carbon in trees across a rainfall gradient in a tropical savanna / G. Cook, A. Liedloff, N. Cuff, P. Brocklehurst, R. Williams // *Austral : Ecology*. – 2015. – Vol. 40 (7). – P. 845–856.

384. Cramer, W. Tropical forests and the global carbon cycle: impacts of atmospheric carbon dioxide, climate change and rate of deforestation / W. Cramer, A. Bondeau, S. Schaphoff, W. Lucht, B. Smith, S. Sitch // *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. – 2004. – Vol. 359. – P. 331–343.

385. Crow, T. R. Common regressions to estimate tree biomass in tropical stands / T. R. Crow // *Forest Science*. – 1978. – Vol. 24. – No. 1. – P. 110–114.

386. Cusack, D. F. Global change effects on humid tropical forests: Evidence for biogeochemical and biodiversity shifts at an ecosystem scale / D. F. Cusack, J. Karpman, D. Ashdown, Q. Cao et al. // *Reviews of Geophysics*. – 2016. – Vol. 54. – P. 1–88.

387. Dai, A. Drought under global warming: a review / A. Dai // *WIREs Climate Change*. – 2011. – Vol. 2. – P. 45–65.

388. Dai, A. Uncertainties in historical changes and future projections of drought. Part I: Estimates of historical drought changes / A. Dai, T. Zhao // *Climatic Change*. – 2017. – Vol. 144 (3). – P. 519–533.

389. Dai, X. Novel methods for estimating aboveground biomass. Master Thesis (Forestry) / X. Dai // University of New Brunswick, 2021. – P. 123 – DOI: 10.13140/RG.2.2.13216.30721.

390. Dalponte, M. Fusion of hyperspectral and LiDAR remote sensing data for classification of complex forest areas / M. Dalponte, L. Bruzzone, D. Gianelle // IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing. – 2008. – Vol. 46. – P. 1416–1427.

391. Dalponte, M. Tree- centric mapping of forest carbon density from airborne laser scanning and hyperspectral data / M. Dalponte, D. A. Coomes // Methods in Ecology and Evolution. – 2016. – Vol. 7 (10). – P. 1236–1245.

392. Dalponte, M. itcSegment: Individual tree crowns segmentation [Электронный ресурс]. – R package version 0.8, 2018. – Available at: <https://CRAN.R-project.org/package=itcSegment>.

393. Daly, C. High resolution precipitation mapping in a mountainous watershed: ground truth for evaluating uncertainty in a national precipitation dataset / C. Daly, M. E. Slater, J. A. Roberti, S. H. Laseter, L. W. Swift // International Journal of Climatology. – 2017. – Vol. 37. – P. 124–37.

394. Danilin, I. M. Forest inventory and biomass assessment by the use of airborne laser scanning method (example from Siberia) / I. M. Danilin, E. M. Medvedev // International Archives of Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences. – 2004. – Vol. 36–8/W2. – P. 139–144.

395. Davi, H. Sensitivity of water and carbon fluxes to climate changes from 1960 to 2100 in European forest ecosystems / H. Davi, E. Dufrene, C. Francois, G. Le Maire et al. // Agricultural and Forest Meteorology. – 2006. – Vol. 141. – P. 35–56.

396. Davidson, R. L. Effect of root/leaf temperature differentials on root/shoot ratios in some pasture grasses and clover / R. L. Davidson // Annals of Botany (N. S.). – 1969. – Vol. 33. – P. 561–569.

397. De Baar, H. Von Liebig's law of the minimum and plankton ecology (1899–1991) / H. De Baar // Progress in Oceanography. – 1994. – Vol. 33 (4). – P. 347–386.

398. Delcourt, C. J. F. Allometric equations and wood density parameters for estimating aboveground and woody debris biomass in Cajander larch (*Larix cajanderi*) forests of northeast Siberia / C. J. F. Delcourt, S. Veraverbeke // Biogeosciences. – 2022. – Vol. 19. – P. 4499–4520.

399. De Saussure, Th. Recherches Chimiques Sur La Vegetation / Th. De Saus-

sure // Übersetzt von A. Wieler in: Ostwald's Klassiker der exakten Wissenschaften. Leipzig. – Paris : Nyon, 1890. – No. 15. – P. 96; No. 16. – P. 114.

400. Dees, M. Can biodiversity study benefit from information on the vertical structure of forests? Utility of LiDAR remote sensing / M. Dees, C. Straub, B. Koch // Current Science. – 2012. – Vol. 102 (8). – P. 1181–1187.

401. Dengler, A. Kronengröße, Nadelmenge und Zuwachsleistung von Altkiefern / A. Dengler // Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen. – 1937. – Vol. 69. – P. 321–336.

402. Devi, N. M. Climate change evidence in tree growth and stand productivity at the upper treeline ecotone in the Polar Ural / N. M. Devi, V. V. Kukarskih, A. A. Galimova et al. // Forest Ecosystems. – 2020. – Vol. 7. – Article 7.

403. Díaz, S. Pervasive human-driven decline of life on Earth points to the need for transformative change / S. Díaz, J. Settele, E. S. Brondizio, H. T. Ngo et al. // Science. – 2019. – Vol. 366. – Article 1327.

404. Didion-Gency, M. Impact of warmer and drier conditions on tree photosynthetic properties and the role of species interactions / M. Didion-Gency, A. Gessler, N. Buchmann, J. Gisler, M. Schaub, C. Grossiord // New Phytologist. – 2022. – In press. – DOI: 10.1111/nph.18384.

405. Dolezal, J. Contrasting biomass allocation responses across ontogeny and stress gradients reveal plant adaptations to drought and cold / J. Dolezal, V. Jandova, M. Macek, P. Liancourt // Functional Ecology. – 2021. – Vol. 35 (1). – P. 32–42.

406. Dong, L. A compatible system of biomass equations for three conifer species in Northeast, China / L. Dong, L. Zhang, F. Li, // For. Ecol. Manag. – 2014. – Vol. 329. – P. 306–317.

407. Dong, L. Additive biomass equations based on different dendrometric variables for two dominant species (*Larix gmelini* Rupr. and *Betula platyphylla* Suk.) in natural forests in the Eastern Daxing'an Mountains, Northeast China / L. Dong, L. Zhang, F. Li // Forests. – 2018. – Vol. 9. – Article 261.

408. Drexhage, M. Estimating root system biomass from breast-height diameters / M. Drexhage, F. Colin // Forestry. – 2001. – Vol. 74 (5). – P. 491–497.

409. Dubayah, R. O. Lidar remote sensing for forestry / R. O. Dubayah, J. B. Drake // *Journal of Forestry*. – 2000. – Vol. 98 (6). – P. 44–46.
410. Dubois, E. Sur le rapport du poids de l'encéphale avec la grandeur du corps chez les mammifères / E. Dubois // *Bulletins et mémoires de la Société d'anthropologie de Paris*. – 1897. – IV^o Série. – Vol. 8. – P. 337–376.
411. Dulamsuren, C. Increased summer temperatures reduce the growth and regeneration of *Larix sibirica* in Southern boreal forests of Eastern Kazakhstan / C. Dulamsuren, T. Wommelsdorf, F. Zhao, Y. Xue, B. Z. Zhumadilov, C. Leuschner, M. Hauck // *Ecosystems*. – 2013. – Vol. 16. – P. 1536–1549.
412. Durkaya, A. Below- and aboveground biomass distribution of young Scots pines from plantations and natural stands / A. Durkaya, B. Durkaya, S. Ulu Say // *Bosque*. – 2016. – Vol. 37. – No. 3. – P. 509–518.
413. Dutcă, I. Tree biomass allometry during the early growth of Norway spruce (*Picea abies*) varies between pure stands and mixtures with European beech (*Fagus sylvatica*) / I. Dutcă, R. Mather, F. Ioraş // *Canadian Journal of Forest Research*. – 2018. – Vol. 48. – P. 77–84.
414. Dyderski, M. K. How much does climate change threaten European forest tree species distributions? / M. K. Dyderski, S. Paż-Dyderska, L. E. Frelich, A. M. Jagodzinski // *Global Change Biology*. – 2018. – Vol. 24 (3). – P. 1150–1163.
415. Edner, H. Fluorescence lidar multicolor imaging of vegetation / H. Edner, J. Johansson, S. Svanberg, E. Wallinder // *Applied Optics*. – 1994. – Vol. 33 (13). – P. 2471–2479.
416. Emanuel, W. R. Climate change and the broad scale distribution of terrestrial eco-system complexes / W. R. Emanuel, H. H. Shugart, M. P. Stevenson // *Climate Change*. – 1985. – No. 7. – P. 29–43.
417. Enquist, B. J. Invariant scaling relations across tree-dominated communities / B. J. Enquist, K. J. Niklas // *Nature*. – 2001. – Vol. 410. – P. 655–660.
418. Enquist, B. J. Global allocation rules for patterns of biomass partitioning in seed plants / B. J. Enquist, K. J. Niklas // *Science*. – 2002. – Vol. 295. – P. 1517–1520.
419. Erofeeva, E. A. Hormesis and paradoxical effects of drooping birch (*Betula*

pendula Roth) parameters under motor traffic pollution / E. A. Erofeeva // Dose–Response: An International Journal. – 2015. – Vol. 13 (2). – P. 1–12.

420. Esslen, J. Das Gesetz des abnehmenden Bodenertrages seit Justus von Liebig: Eine dogmengeschichtliche Untersuchung / J. Esslen // München, J. Schweitzer Verlag (Arthur Sellier). – 1905. – P. 290.

421. Evans, M. A forward modeling approach to paleoclimatic interpretation of tree-ring data / M. Evans, B. Reichert, A. Kaplan, K. Anchukaitis, E. Vaganov, M. Hughes, M. Cane // Journal of Geophysical Research. – 2006. – Vol. 111. – Article G03008.

422. Falster, D. S. BAAD: a Biomass And Allometry Database for woody plants / D. S. Falster, R. A. Duursma, M. I. Ishihara, D. R. Barneche et al. // Ecology. – 2015. – Vol. 96. – Article 1445.

423. Fang, J. Changes in forest biomass carbon storage in China between 1949 and 1998 / J. Fang, A. Chen, C. Peng, S. Zhao, L. Ci // Science. – 2001. – Vol. 292. – Iss. 5525. – P. 2320–2322.

424. FAO, Forests and Climate Change. Working with countries to mitigate and adapt to climate change through sustainable forest management. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Viale delle Terme di Caracalla, 00153 Rome, Italy, 2019. – P. 20.

425. Farooq, M. Plant drought stress: effects, mechanisms and management / M. Farooq, A. Wahid, N. Kobayashi, D. Fujita, S. M. A. Basra // Agron. Sustain. Dev. – 2009. – Vol. 29. – P. 185–212.

426. Farquhar, G. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species / G. Farquhar, S. von Caemmerer, J. Berry // Planta. – 1980. – Vol. 149 (1). – P. 78–90.

427. Fearnside, P. M. Wood density for estimating forest biomass in Brazilian Amazonia / P. M. Fearnside // Forest Ecology and Management. – 1997. – Vol. 90. – No. 1. – P. 59–89.

428. Felton, A. Replacing monocultures with mixed-species stands: Ecosystem service implications of two production forest alternatives in Sweden / A. Felton, U.

Nilsson, J. Sonesson et al. // *Ambio*. – 2016. – Vol. 45. – P. 124–139.

429. Fernandes, C. Within and between-tree variation of wood density components in *Pinus sylvestris* at five sites in Portugal / C. Fernandes, M. J. Gaspar, J. Pires, M. E. Silva et al. // *European Journal of Wood and Wood Products*. – 2017. – Vol. 75. – P. 511–526.

430. Fernandez, O. A. Phenology and dynamics of root growth of three cool semi-desert shrubs under field conditions / O. A. Fernandez, M. M. Caldwell // *Journal of Ecology*. – 1975. – Vol. 63. – No. 2. – P. 703–714.

431. Ferraz, A. Lidar detection of individual tree size in tropical forests / A. Ferraz, S. Saatchi, C. Mallet, V. Meyer // *Remote Sensing of Environment*. – 2016a. – Vol. 183. – P. 318–333.

432. Ferraz, A. Airborne lidar estimation of aboveground forest biomass in the absence of field inventory / A. Ferraz, S. Saatchi, C. Mallet, S. Jacquemoud et al. // *Remote Sensing*. – 2016b. – Vol. 8. – Article 653.

433. Ferreira, M. P. Automatic tree crown delineation in tropical forest using hyperspectral data / M. P. Ferreira, D. C. Zanotta, M. Zortea, T. S. Körting et al. // *IEEE Geoscience and Remote Sensing Symposium*. – 2014. – P. 784–787.

434. Fischer, F. J. Improving plant allometry by fusing forest models and remote sensing / F. J. Fischer, I. Marechaux, J. Chave // *New Phytologist*. – 2019. – Vol. 223. – P. 1159–1165.

435. Fischlin, A. Future environmental impacts and vulnerabilities / A. Fischlin, M. Ayres, D. Karnosky, S. Kellomäki, R. Seppälä, A. Buck and P. Katila et al. // *Adaptation of Forests and People to Climate Change. A Global Assessment Report. IUFRO World Series*. – 2009. – Vol. 22. – P. 53–100.

436. Folland, C. K. Climate change 2001: The scientific basis. In: *Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* / C. K. Folland, T. N. Palmer, D. E. Parker (eds. Houghton J.T. et al.) // Cambridge, UK : Cambridge University Press, 2001. – P. 881.

437. Ford, E. D. Simulation of branch growth in the Pinaceae: interaction of morphology, phenology, foliage productivity and the requirement for structural support on

the export carbon / E. D. Ford, A. Avery, R. Ford // *Journal of Theoretical Biology*. – 1990. – Vol. 146. – No. 1. – P. 15–36.

438. Forrester, D. I. Generalized biomass and leaf area allometric equations for European tree species incorporating stand structure, tree age and climate / D. I. Forrester, I. H. H. Tachauer, P. Annighoefer et al. // *Forest Ecology and Management*. – 2017. – Vol. 396. – P. 160–175.

439. Franklin, O. Organizing principles for vegetation dynamics / O. Franklin, S. P. Harrison, R. Dewar, C. E. Farrior et al. // *Nature Plants*. – 2020. – Vol. 6. – P. 444–453.

440. Frauendorf, T. C. Using a space-for-time substitution approach to predict the effects of climate change on nutrient cycling in tropical island stream ecosystems / T. C. Frauendorf, R. A. MacKenzie, R. W. Tingley III, D. M. Infante, R. W. El-Sabaawi // *Limnology and Oceanography*. – 2020. – Vol. 65. – P. 3114–3127.

441. Freedman, B. The relationship between the aboveground dry weight and diameter for a wide size range of erect land plants / Freedman B. // *Canadian Journal of Botany*. – 1984. – Vol. 62. – P. 2370–2374.

442. Freschet, G. T. A starting guide to root ecology: strengthening ecological concepts and standardising root classification, sampling, processing and trait measurements / G. T. Freschet, L. Pagès, C. M. Iversen, L. H. Comas et al. // *New Phytologist*. – 2021. – Vol. 232. – P. 973–1122.

443. Friend, A. L. Quantification of two-year-old hybrid poplar root systems: morphology, biomass and ¹⁴C distribution / A. L. Friend, G. Scarascia-Mugnozza, J. G. Isebrands, P. E. Heilman // *Tree Physiology*. – 1991. – Vol. 8. – P. 109–119.

444. Fritts, H. *Tree rings and climate* / Fritts H. // London, New York, San Francisco : Academic Press, 1976. – P. 567.

445. Fritts, H. Climate variation and tree-ring structure in conifers: Empirical and mechanistic models of tree-ring width, number of cells, cell size, cell-wall thickness and wood density / H. Fritts, E. Vaganov, I. Sviderskaya, A. Shashkin // *Climate Research*. – 1991. – Vol. 1 (2). – P. 97–116.

446. Fronzek, S. Climate change impacts on sub-arctic tundra mires and green-

house gas feedbacks / S. Fronzek, M. Johansson, T.R. Christensen, T. R. Carter et al. (eds.) // Reports of Finnish Environment Institute. – 2009. – Vol. 3. – P. 74.

447. Fu, L. Y. 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 / L. Y. Fu, W. S. Zeng, S. Z. Tang, R. P. Sharma, H. K. Li // Journal of Forest Science. – 2012b. – Vol. 58. – No. 3. – P. 101–115.

448. Fu, L. Multilevel nonlinear mixed-effect crown ratio models for individual trees of Mongolian oak (*Quercus mongolica*) in Northeast China / L. Fu, H. Zhang, J. Lu, H. Zang, M. Lou, G. Wang // PLoS ONE. – 2015. – Vol. 10 (8). – Article e0133294.

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

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

451. Fu, L. Climate-sensitive aboveground biomass model for three larch species in northeastern and northern China / L. Fu, W. Sun, G. A. Wang // Trees. – 2017b. – Vol. 31. – P. 557–573.

452. Fu, L. A generalized interregional nonlinear mixed-effects crown width model for Prince Rupprecht larch in northern China / L. Fu, R. P. Sharma, K. Hao, S. Tang // Forest Ecology and Management. – 2017c. – Vol. 389. – P. 364–373.

453. Fu, L. Development of a system of compatible individual tree diameter and aboveground biomass prediction models using error-in-variable regression and airborne LiDAR data / L. Fu, Q. Liu, H. Sun, Q. Wang et al. // Remote Sensing. – 2018. – Vol. 10. – Article 325.

454. Fu, P. L. Stem hydraulic traits and leaf water-stress tolerance are coordinated with the leaf phenology of angiosperm trees in an Asian tropical dry karst forest / P.

L. Fu, Y. J. Jiang, A. Y. Wang, T. J. Brodribb et al. // *Annals of Botany*. – 2012a. – Vol. 110. – P. 189–199.

455. Fu, W. Estimation of aboveground biomass of different mangrove trees based on canopy diameter and tree height / W. Fu, Y. Wu // *Procedia Environmental Sciences*. – 2011. – Vol. 10. – P. 2189 – 2194.

456. Garnier, E. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content / E. Garnier, B. Shipley, C. Roumet, G. Laurent // *Functional Ecology*. – 2001. – Vol. 15. – P. 688–695.

457. Gehrig-Fasel, J. Evaluating thermal treeline indicators based on air and soil temperature using an air-to-soil temperature transfer model / J. Gehrig-Fasel, A. Guisan, N. E. Zimmerman // *Ecological Modelling*. – 2008. – Vol. 213. – P. 345–355.

458. Genet, A. Ontogeny partly explains the apparent heterogeneity of published biomass equations for *Fagus sylvatica* in central Europe / A. Genet, H. Wernsdörfer, M. Jonard, H. Pretzsch et al. // *Forest Ecology and Management*. – 2011. – Vol. 261 (7). – P. 1188–1202.

459. Gerten, D. Potential future changes in water limitations of the terrestrial biosphere / D. Gerten, S. Schaphoff, W. Lucht // *Climatic Change*. – 2007. – Vol. 80. – P. 277–299.

460. Gibson, L. Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity / L. Gibson, T. M. Lee, L. P. Koh, B. W. Brook et al. // *Nature*. – 2011. – Vol. 478. – P. 378–381.

461. Gill, R. A. Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems / R. A. Gill, R. B. Jackson // *New Phytologist*. – 2000. – Vol. 147. – P. 13–31.

462. Gitay, H. *Climate Change and Biodiversity* / H. Gitay, A. Suárez, R. T. Watson, D. J. Dokken (eds.) // *Intergovernmental Panel on Climate Change, Technical Paper V*, 2002. – P. 77.

463. Givnish, T. J. Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: Solving the triple paradox / T. J. Givnish // *Silva Fennica*. – 2002. – Vol. 36 (3). – P. 703–743.

464. Goldstein, G. Gas exchange and water relations of evergreen and deciduous

tropical savanna trees / G. Goldstein, F. Rada, P. Rundel, A. Azocar, A. Orozco // *Annales des Sciences Forestières*. – 1989. – Vol. 46. – P. 448–453.

465. Gong, P. 3D Model based tree measurement from high-resolution aerial imagery / P. Gong, Y. Sheng, G. S. Biging // *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*. – 2002. – Vol. 68 (11). – P. 1203–1212.

466. Goodale, C. L. Forest carbon sinks in the Northern Hemisphere / C. L. Goodale, M. J. Apps, R. A. Birdsey, C. B. Field, L. S. Heath, R. A. Houghton, J. C. Jenkins, G. H. Kohlmaier, W. Kurz, S. R. Liu, G.-J. Nabuurs, S. Nilsson, A. Shvidenko // *Ecological Applications*. – 2002. – Vol. 12. – P. 891–899.

467. Goodman, R. C. The importance of crown dimensions to improve tropical tree biomass estimates / R. C. Goodman, O. L. Phillips, T. R. Baker // *Ecological Applications*. – 2014. – Vol. 24 (4). – P. 680–698.

468. Goodwin, N. R. Assessment of forest structure with airborne LiDAR and the effects of platform altitude / N. R. Goodwin, N. C. Coops, D. S. Culvenor // *Remote Sensing of Environment*. – 2006. – Vol. 103. – P. 140–152.

469. Gort-Oromi, J. Effects of genetic entry and spacing on growth and wood properties in Scots pine [Электронный ресурс] / J. Gort-Oromi // *Dissertationes Forestales*, 110. – 2010. – P. 29 – Available at: <http://www.metla.fi/dissertations/df110.htm>.

470. Gould, S. Allometry and size in ontogeny and phylogeny / S. Gould // *Biological reviews*. – 1966. – Vol. 41. – P. 587–640.

471. Gower, S. T. Larches: Deciduous conifers in an evergreen world / S. T. Gower, J. H. Richards // *BioScience*. – 1990. – Vol. 40 (11). – P. 818–826.

472. Gray, S. B. Plant developmental responses to climate change / S. B. Gray, S. M. Brady // *Developmental Biology*. – 2016. – Vol. 419 (1). – P. 64–77.

473. Grissino-Mayer, H. The international tree-ring data bank: An enhanced global database serving the global scientific community / H. Grissino-Mayer, H. Fritts // *The Holocene*. – 1997. – Vol. 7 (2). – P. 235–238.

474. Groisman, P. Ya. Climate Changes in Siberia / P. Ya. Groisman, T. A. Blyakharchuk, A. V. Chernokulsky, M. M. Arzhanov et al. G. Gutman (Eds.) // *Region-*

al Environmental Changes in Siberia and Their Global Consequences. – Springer, 2013. – P. 57–109.

475. Halofsky, J. S. Climate change, wildfire, and vegetation shifts in a high-inertia forest landscape: Western Washington, USA / J. S. Halofsky, D. R. Conklin, D. C. Donato, J. E. Halofsky, J. B. Kim // PLoS ONE. – 2018. – Vol. 13 (12). – Article e0209490.

476. Hamraz, H. Forest understory trees can be segmented accurately within sufficiently dense airborne laser scanning point clouds / H. Hamraz, M. A. Contreras, J. Zhang // Scientific Reports. – 2017. – Vol. 7 (1). – Article 6770.

477. Hancock, S. Measurement of fine-spatial-resolution 3D vegetation structure with airborne waveform lidar: Calibration and validation with voxelised terrestrial lidar / S. Hancock, K. Anderson, M. Disney, K. J. Gaston // Remote Sensing of Environment. – 2017. – Vol. 188. – P. 37–50.

478. Harmon, M. E. The role of woody detritus in biogeochemical cycles: past, present, and future / M. E. Harmon // Biogeochemistry. – 2021. – P. 154, 349–369.

479. Harris, W. F. Comparison of belowground biomass of natural deciduous forests and loblolly pine plantations / W. F. Harris, R. S. Kinerson, N. T. Edwards // Pedobiologia. – 1977. – Vol. 17. – P. 369–381.

480. Harsch, M. A. Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming / M. A. Harsch, P. E. Hulme, M. S. McGlone, R. P. Duncan // Ecology Letters. – 2009. – Vol. 12. – P. 1040–1049.

481. Hartig, R. Wachstumsuntersuchungen an Fichten / R. Hartig // Forstlich-Naturwissenschaftliche Zeitschrift. – 1896. – Vol. 5 (1, 3). – P. 1–15, 33–45.

482. Hasselquist, N. J. Water relations of evergreen and drought-deciduous trees along a seasonally dry tropical forest chronosequence / N. J. Hasselquist, M. F. Allen, L. S. Santiago // Oecologia. – 2010. – Vol. 164. – P. 881–890.

483. Hayatgheibi, H. Genetic analysis of fiber-dimension traits and combined selection for simultaneous improvement of growth and stiffness in lodgepole pine (*Pinus contorta*) / H. Hayatgheibi, A. Fries, J. Kroon, H. X. Wu // Canadian Journal of Forest Research. – 2019. – Vol. 49. – No. 5. – P. 500–509.

484. He, X. How large is the difference in large-scale forest biomass estimations based on new climate-modified stand biomass models? / X. He, X.-D. Lei, Li-Hu Dong // *Ecological Indicators*. – 2021a. – Vol. 126. – Article 107569.

485. He, X. Climate-sensitive stand biomass model for *Larix* spp. plantation / X. He, Q.-G. Xu, X.-D. Lei // *Forest Research*. – 2021b. – Vol. 346. – P. 20–27. (in Chinese).

486. He, X. Stand carbon stock growth model system for *Larix olgensis* plantation [J] / X. He, C. Zhou, X. Lei, H. Li // *Journal of Beijing Forestry University*. – 2021c. – Vol. 43 (11). – P. 1–10. (in Chinese).

487. He, X. Quantifying the effects of stand and climate variables on biomass of larch plantations using random forests and National Forest Inventory data in North and Northeast China / X. He, X. Lei, W. Zeng, L. Feng, C. Zhou, B. Wu // *Sustainability*. – 2022. – Vol. 14. – Article 5580.

488. Hegyi, F. Dry matter distribution in jack pine stands in northern Ontario / F. Hegyi // *Forestry Chronicle*. – 1972. – Vol. 48. – P. 193–197.

489. Helmisaari, H.-S. Below- and aboveground biomass, production and nitrogen use in Scots pine stands in eastern Finland / H.-S. Helmisaari, K. Makkonen, S. Kellomäki, E. Valtonen, E. Mälkönen // *Forest Ecology and Management*. – 2002. – Vol. 165. – No. 1–3. – P. 317–326.

490. Hennessy, A. Hyperspectral classification of plants: a review of waveband selection generalizability / A. Hennessy, K. Clarke, M. Lewis // *Remote Sensing*. – 2020. – Vol. 12 (1). – Article 113.

491. Henry, M. GlobAllomeTree: international platform for tree allometric equations to support volume, biomass and carbon assessment [Электронный ресурс] / M. Henry, A. Bombelli, C. Trotta, A. Alessandrini et al. // *iForest (early view)*. – 2013. – e1–e5 [online 2013–07–18] – URL: <http://www.sisef.it/forest/contents/?id=ifor0901–006>.

492. Henry, M. Recommendations for the use of tree models to estimate national forest biomass and assess their uncertainty / M. Henry, M. C. Jara, M. Réjou-Méchain, D. Piotta et al. // *Annals of Forest Science*. – 2015. – Vol. 72. – P. 769–777.

493. Heres, A.-M. The stationary and non-stationary character of the silver fir, black pine and Scots pine tree-growth-climate relationships / A.-M. Heres, J. M. Polanco-Martinez, I. C. Petritan, A. M. Petritan, J. Curiel Yuste // *Agricultural and Forest Meteorology*. – 2022. – Vol. 325. – Article 109146. – DOI: 10.1016/j.agrformet.2022.109146.

494. Hernández-Cole, J. Evaluation of Unmanned Aerial Vehicles (UAV) as a Tool to Predict Biomass and Carbon of *Tectona grandis* in Silvopastoral Systems (SPS) in Costa Rica [Электронный ресурс] / J. Hernández-Cole, E. Ortiz-Malavassi, R. Moya, O. Murillo // *Drones*. – 2021. – Vol. 5. – Article 47. – URL: <https://doi.org/10.3390/drones5020047>.

495. Hobbs, T. Plant biometrics and biomass productivity in the river Murray Dryland Corridor. A report for the South Australia Centre for Natural Resource Management / T. Hobbs, M. Bennell // *Flora Search Series*. South Australia Water, Land and Biodiversity Conservation, Adelaide, 2005. – P. 29.

496. Holdridge, L. R. Determination of world plant formations from simple climatic data / L. R. Holdridge // *Science*. – 1947. – Vol. 105. – P. 367–368.

497. Holdridge, L. R. Life zone ecology / L. R. Holdridge // San José, Costa Rica : Tropical Science Center, 1967. – P. 206.

498. Holtmeier, F. Treeline advance – driving processes and adverse factors / F. Holtmeier, G. Broll // *Landscape Online*. – 2007. – Vol. 1 (1). – P. 1–33.

499. Hopkinson, C. Assessing forest metrics with a ground-based scanning lidar / C. Hopkinson, L. Chasmer, C. Young-Pow, P. Treitz // *Canadian Journal of Forest Research*. – 2004. – Vol. 34. – P. 573–583.

500. Houghton, R. A. The importance of biomass in the global carbon cycle / R. A. Houghton, F. Hall, S. J. Goetz // *Geophysical Research Letters*. – 2009. – Vol. 114. – Article G00E03.

501. Howe, J. P. Relationship of climate to the specific gravity of four Costa Rican hardwoods, an exploratory study / J. P. Howe // *Wood Fiber*. – 1974. – Vol. 5. – P. 347–352.

502. Huang, H. Extraction of 3D unfoliated trees from image sequences via a

generative statistical approach / H. Huang, H. Mayer // Conference: Pattern Recognition, 29th DAGM Symposium, Heidelberg, Germany. – September 12–14, Proceedings, 2007. – P. 1–10.

503. Huang, X. Net Primary Productivity of *Pinus massoniana* Dependence on Climate, Soil and Forest Characteristics / X. Huang, C. Huang, M. Teng, Z. Zhou, P. Wang // Forests. – 2020. – Vol. 11. – Article 404. – DOI: 10.3390/f11040404.

504. Huang, Y. A global map of root biomass across the world's forests / Y. Huang, P. Ciais, M. Santoro, D. Makowski et al. // Earth System Science Data. – 2021. – Vol. 13. – P. 4263–4274.

505. Huber, B. Aus der Biologie der Baumkrone / B. Huber // Mitteilung der Deutschen Dendrologischen Gesellschaft. – 1927. – Vol. 38. – P. 60–64.

506. Hultén, E. Outline of the history of arctic and boreal biota during the Quaternary Period / E. Hultén // New York : Lehre J. Cramer, 1937. – P. 248.

507. Hultnas, M. Methods to determine the dry matter content of round wood deliveries / M. Hultnas // TAPPI Journal. – 2011. – Vol. 10 (6). – P. 33–37.

508. Husch, B. Forest mensuration / B. Husch, C. I. Miller, T. W. Beers // 3-th ed. New York : Wiley, 1982. – P. 402.

509. Huston, M. A. The global distribution of net primary production: resolving the paradox / M. A. Huston, S. Wolverton // Ecological Monographs. – 2009. – Vol. 79. – No. 3. – P. 343–377.

510. Huxley, J. Problems of relative growth / J. Huxley // London : Methuen & Co., 1932. – P. 296.

511. Hyypä, J. Review of methods of small- footprint airborne laser scanning for extracting forest inventory data in boreal forests / J. Hyypä, H. Hyypä, D. Leckie, F. Gougeon, X. Yu, M. Maltamo // International Journal of Remote Sensing. – 2008. – Vol. 29 (5). – P. 1339–1366.

512. Iida, Y. Tree architecture and life-history strategies across 200 co-occurring tropical tree species / Y. Iida, T. S. Kohyama, T. Kubo, A. R. Kassim et al. // Functional Ecology. – 2011. – Vol. 25. – P. 1260–1268.

513. Ilarioni, L. Experimental measurement of the biomass of *Olea europaea* L. /

L. Ilarioni, L. Nasini, A. Brunori, P. Proietti // African Journal of Biotechnology. – 2013. – Vol. 12 (11). – P. 1216–1222.

514. Ilomäki, S. Crown rise due to competition drives biomass allocation in silver birch / S. Ilomäki, E. Nikinmaa, A. Mäkelä // Canadian Journal of Forest Research. – 2003. – Vol. 33 (12). – P. 2395–2404.

515. Ilvessalo, Y. On the correlation between crown diameter and the stem of trees / Y. Ilvessalo // Communicationes Instituti Forestalis Fenniae. – 1950. – Vol. 38 (2). – P. 32.

516. Ineson, P. Regional aspects of forests in Europe: A preliminary study of *Pinus sylvestris* / P. Ineson, H. F. Jones, O. W. Heal // State and Change of Forest Ecosystems – Indicators in Current Research / Ågren, G.I. (ed.). Swed. Univ. Agric. Sci., Dept. Ecology & Environmental Research. – 1984. – Report No. 13. – P. 315–332.

517. IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change), Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories: Agriculture, Forestry, and other Land Use [Электронный ресурс]. 2006. – Available from: <http://www.ipcc-nggip.iges.or.jp>.

518. IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change), Climate Change 2007: the Physical Science Basis. Summary for Policymakers. Intergovernmental Panel on climate Change, Geneva, Switzerland, 2007 [Электронный ресурс]. – Available from: <https://www.ipcc.ch/report/ar4/wg1/>.

519. IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change), Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. T. F. Stocker et al. (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 2013. – 1535 p.

520. Isaac, N. J. B. Butterfly abundance in a warming climate: patterns in space and time are not congruent / N. J. B. Isaac, M. Girardello, T. M. Brereton, D. B. Roy // Journal of Insect Conservation. – 2010. – Vol. 15. – P. 233–240.

521. Ishii, H. The role of crown architecture, leaf phenology and photosynthetic activity in promoting complementary use of light among coexisting species in temperate forests / H. Ishii, S. Asano // Ecological Research. – 2009. – Vol. 25. – P. 715–722.

522. Istrefi, E. Allometric biomass equations for young trees of four broadleaved species in Albania / E. Istrefi, E. Toromani, N. Çollaku, B. Thaçi // *New Zealand Journal of Forestry Science*. – 2019. – V. 49 (8). – P. 1–14.

523. Ivanova, N. Regeneration of *Pinus sibirica* Du Tour in the mountain tundra of the Northern Urals against the background of climate warming / N. Ivanova, N. Tantsyrev, G. Li // *Atmosphere*. – 2022. – Vol. 13. – Article 1196.

524. Ivkovich, M. Genetic variation in wood properties of interior spruce. I. Growth, latewood percentage, and wood density / M. Ivkovich, G. Namkoong, M. Koshy // *Canadian Journal of Forest Research*. – 2002. – Vol. 32. – No. 12. – P. 2116–2127.

525. Jaaskelainen, T. Classification of the reflectance spectra of pine, spruce, and birch / T. Jaaskelainen, R. Silvennoinen, J. Hiltunen, J. P. S. Parkkinen // *Applied Optics*. – 1994. – Vol. 33. – P. 2356–2362.

526. Jacobs, M. W. Use of dummy variables to harmonize tree biomass tables / M. W. Jacobs, T. Cunia // *Canadian Journal of Forest Research*. – 1980. – Vol. 10. – P. 483–490.

527. Jakobsons, A. Sambandet mellan trädkronans diameter och andra träd-faktorer, främst brösthöjdsdiametern: analyser grundade på riksskogstaxeringens provträdsmaterial / A. Jakobsons // *Stockholms skoghögsskolan, institutionen för skogstaxering. Rapporter och uppsatser*. – 1970. – Vol. 14. – P. 75. (In Swedish).

528. Jensen, J. R. *Introductory digital image processing* / J. R. Jensen // Third edition. Upper Saddle River, New Jersey, Prentice Hall, 2005. – P. 526.

529. Jiang, Z.-H. Effect of stand and tree attributes on growth and wood quality characteristics from a spacing trial with *Populus xiaohei* / Z.-H. Jiang, X.-Q. Wang, B.-H. Fei, H.-Q. Ren, X.-E. Liu // *Annals of Forest Science*. – 2007. – Vol. 64. – P. 807–814.

530. Jin, J. Stand carbon storage and net primary production in China's subtropical secondary forests are predicted to increase by 2060 / J. Jin, W. Xiang, Y. Zeng, S. Ouyang et al. // *Carbon Balance and Management*. – 2022. – Vol. 17. – Article 6.

531. Johansson, T. Decadal vegetation changes in a northern peatland, green-

house gas fluxes and net radiative forcing / T. Johansson, N. Malmer, P. M. Crill, T. Friborg, J. Akerman, M. Mastepanov, T. R. Christensen // *Global Change Biology*. – 2006. – Vol. 12. – P. 2352–2369.

532. Jordan, C. F. Natural vs. plantation forests: A case study of land reclamation strategies for the humid tropics / C. F. Jordan, E. G. Farnworth // *Environmental Management*. – 1982. – Vol. 6 (6). – P. 485–492.

533. Jucker, T. Allometric equations for integrating remote sensing imagery into forest monitoring programmes / T. Jucker, J. Caspersen, J. Chave, C. Antin et al. // *Global Change Biology*. – 2017. – Vol. 23. – P. 177–190.

534. Jucker, T. Tallo – a global tree allometry and crown architecture database / T. Jucker, F. J. Fischer, J. Chave, D. A. Coomes, J. Caspersen et al. // *Global Change Biology*, 2022. – Vol. 28. – P. 5254–5268.

535. Jupp, D. L. B. Estimating forest LAI profiles and structural parameters using a ground-based laser called ‘Echidna®’ / D. L. B. Jupp, D. S. Culvenor, J. L. Lovell, G. J. Newnham et al. // *Tree Physiology*. – 2009. – Vol. 29 (2). – P. 171–181.

536. Kaasalainen, S. Combining lidar and synthetic aperture radar data to estimate forest biomass: Status and prospects / S. Kaasalainen, M. Holopainen, M. Karjalainen, M. Vastaranta et al. // *Forests*. – 2015. – Vol. 6. – P. 252–270.

537. Käber, Y. Tree recruitment is determined by stand structure and shade tolerance with uncertain role of climate and water relations / Y. Käber, P. Meyer, J. Stillhard, E. De Lombaerde et al. // *Ecology and Evolution*. – 2021. – Vol. 11. – P. 12182–12203.

538. Kajihara, M. Crown structure of sugi (*Cryptomeria japonica*) and the relationship between crown dimensions and leaf fresh weight / M. Kajihara // *Bulletin of the Kyoto Prefectural University Forests*. – 1980. – Vol. 24. – P. 49–63.

539. Kajihara, M. Crown form, crown structure and the relationship between crown dimensions and leaf fresh weight of hinoki (*Chamaecyparis obtusa*) / M. Kajihara // *Bulletin of the Kyoto Prefectural University Forests*. – 1981. – Vol. 25. – P. 11–28.

540. Kalliovirta, J. Functions for estimating stem diameter and tree age using tree height, crown width and existing stand database information / J. Kalliovirta, T. Tokola //

Silva Fennica. – 2005. – Vol. 39 (2). – P. 227–248.

541. Kannenberg, S. A. Drought-induced decoupling between carbon uptake and tree growth impacts forest carbon turnover time / S. A. Kannenberg, A. Cabon, F. Babst, S. Belmecheri et al. // *Agricultural and Forest Meteorology*. – 2022. – Vol. 322. – Article 108996.

542. Kantola, A. Crown development in Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] / A. Kantola, A. Mäkelä // *Trees – Structure and Function*. – 2004. – Vol. 18 (4). – P. 408–421.

543. Kappes, H. High spatial variability biases the space-for-time approach in environmental monitoring / H. Kappes, A. Sundermann, P. Haase // *Ecological Indicators*. – 2010. – Vol. 10. – P. 1202–1205.

544. Karlshoven, J. E. An airborne laser polarimeter system (ALPS) for terrestrial physics research / J. E. Karlshoven, P. W. Dabney // *Proceedings SPIE, Recent Advances in Sensors, Radiometry, and Data Processing for Remote Sensing*, 1988. – Vol. 924. – P. 33–35.

545. Karlshoven, J. E. Airborne laser polarimetry measurements during the forest ecosystems dynamics experiment / J. E. Karlshoven, P. W. Dabney // *Proceedings of the IGARS'90 Symposium, University of Maryland, College Park, MD, USA, May 20–24*. – 1990. – Vol. 1. – P. 897–899.

546. Kattge, J. TRY plant trait database – Enhanced coverage and open access / J. Kattge, G. Bönisch, S. Díaz, S. Lavorel, I. C. Prentice et al. // *Global Change Biology*. – 2020. – Vol. 26. – P. 119–188.

547. Kędra, K. Estimation of individual Norway spruce crown metrics using a smartphone device / K. Kędra, I. Barbeito // *PFG – Journal of Photogrammetry, Remote Sensing and Geoinformation Science*. – 2022. – Vol. 90. – P. 123–134.

548. Keller, W. Einfacher ertragskundlicher Bonitätsschlüssel für Waldbestände in der Schweiz / W. Keller // *Eidgenössisch Anstalt für das forstliche Versuchswesen, Mitteilungen*. – 1978. – Vol. 54. – No. 1. – P. 3–98.

549. Kellomäki, S. On geoclimatic variation in basic density of Scots pine wood / S. Kellomäki // *Silva Fennica*. – 1979. – Vol. 13. – No. 1. – P. 55–64.

550. Kelly, R. Climatic and evolutionary contexts are required to infer plant life history strategies from functional traits at a global scale / R. Kelly, K. Healy, M. M. E. A. Anand, Baudraz, M. Bahn et al. // *Ecology Letters*. – 2021. – Vol. 24. – No. 5. – P. 1–14.

551. Kempf, C. Oblique view individual tree crown delineation / C. Kempf, J. Tian, F. Kurz, P. D'Angelo et al. // *International Journal of Applied Earth Observations and Geoinformation*. – 2021. – Vol. 99. – Article 102314.

552. Ker, M. F. Tree biomass equations for *Abies balsamea* and *Picea glauca* in northwestern New Brunswick / M. F. Ker, G. D. Raalte // *Canadian Journal of Forest Research*. – 1981. – Vol. 11. – P. 13–17.

553. Kerfriden, B. Variations in temperate forest stem biomass ratio along three environmental gradients are dominated by interspecific differences in wood density / B. Kerfriden, J.-D. Bontemps, J.-M. Leban // *Plant Ecology*. – 2021. – Vol. 222. – Iss. 3. – P. 289–303.

554. Kern, K. G. Die Beziehungen zwischen einigen Kronenkennwerten und dem Nadelrockengewicht bei Fichte und Tanne / K. G. Kern // *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung*. – 1962. – Vol. 133. – P. 13–18.

555. Keyes, M. R. Above- and belowground net production in 40-year-old Douglas-fir stands on low and high productivity sites / M. R. Keyes, C. C. Grier // *Canadian Journal of Forest Research*. – 1981. – Vol. 11. – P. 599–605.

556. Khan, D. Effect of climatic factors on stem biomass and carbon stock of *Larix gmelinii* and *Betula platyphylla* in Daxing'anling Mountain of Inner Mongolia, China / D. Khan, E. U. Din, M. A. Muneer, Z.-U. Nisa, S. Shah et al. // *Advances in Meteorology*. – 2019. – Vol. 2019. – Article 5692574.

557. Kharuk, V. I. Climate-induced mortality of Siberian pine and fir in the Lake Baikal watershed, Siberia / V. I. Kharuk, S. T. Im, I. A. Petrov, A. S. Golyukov et al. // *Forest Ecology and Management*. – 2017a. – Vol. 384. – P. 191–199.

558. Kharuk, V. I. Fir decline and mortality in the southern Siberian Mountains / V. I. Kharuk, S. T. Im, I. A. Petrov, M. L. Dvinskaya et al. // *Regional Environmental Change*. – 2017b. – Vol. 17. – No. 3. – P. 803–812.

559. Kharuk, V. I. Larch (*Larix dahurica* Turcz) growth response to climate change in the Siberian permafrost zone / V. I. Kharuk, K. J. Ranson, I. A. Petrov, M. L. Dvinskaya et al. // Regional Environmental Change. – 2019. – Vol. 19. – P. 233–243.

560. Kindermann, G. E. A global forest growing stock, biomass and carbon map based on FAO statistics / G. E. Kindermann, I. McCallum, S. Fritz, M. Obersteiner // Silva Fennica. – 2008. – Vol. 42. – P. 387–96.

561. Kira, T. Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand. 4. Dry matter production with special reference to the Khao Chang rain forest / T. Kira, H. Ogawa, K. Yoda, K. Ogino // Nature and life in Southeast Asia. – 1967. – Vol. 5. – P. 149–174.

562. Kira, T. Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the Western Pacific / T. Kira, T. Shidei // Japanese Journal of Ecology. – 1967. – Vol. 17. – No. 2. – P. 70–87.

563. Kirilenko, A. P. Climate change impacts on forestry / A. P. Kirilenko, R. A. Sedjo // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2007. – Vol. 104 (50). – P. 19697–19702.

564. Kirova, M. Using artificial neural networks for plant taxonomic determination based on chlorophyll fluorescence induction curves / M. Kirova, G. Ceppi, P. Chernev, V. Goltsev, R. Strasser // Biotechnology & Biotechnological Equipment. – 2009. – Vol. 23. – P. 941–945.

565. Koch, B. Detection of individual tree crowns in airborne lidar data / B. Koch, U. Heyder, H. Weinacker // Photogrammetric Engineering & Remote Sensing. – 2006. – Vol. 72 (4). – P. 357–363.

566. Koch, B. Status and future of laser scanning, synthetic aperture radar and hyperspectral remote sensing data for forest biomass assessment / B. Koch // ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing. – 2010. – Vol. 65. – P. 581–590.

567. Konôpka, B. Belowground biomass functions and expansion factors in high elevation Norway spruce / B. Konôpka, J. Pajtík, V. Šebeň, M. Lukac // Forestry. – 2011. – Vol. 84 (1). – P. 41–48. – DOI: 10.1093/forestry/cpq042.

568. Korpela, I. Incorporation of allometry into single-tree remote sensing with

lidar and multiple aerial images / I. Korpela, C. Heipke et al. (eds.) // High resolution earth imaging for geospatial information: ISPRS Hannover Vorkshop, Hannover, Germany May 29 – June 1, 2007. – P. 1–6.

569. Kosanic, A. Changes in the geographical distribution of plant species and climatic variables on the West Cornwall Peninsula (South West UK) / A. Kosanic, K. Anderson, S. Harrison, T. Turkington, J. Bennie // PLoS ONE. – 2018. – Vol. 13 (2). – DOI: e0191021.

570. Krajicek, J. E. Crown competition – A measure of density / J. E. Krajicek, K. A. Brinkman, S. F. Gingrich // Forest Science. – 1961. – Vol. 7 (1). – P. 35–42.

571. Krajicek, V. Laser-induced fluorescence spectra of plants / V. Krajicek, M. Vrbova // Remote Sensing of Environment. – 1994. – Vol. 47 (1). – P. 51–54.

572. Kralicek, K. Simultaneous estimation of above- and below-ground biomass in tropical forests of Viet Nam / K. Kralicek, H. Bao, K. P. Poudel, H. Temesgen, C. Salas // For. Ecol. Manag. – 2017 – Vol. 390. – P. 147–156.

573. Krankina, O. N. Effects of climate, disturbance, and species on forest biomass across Russia / O. N. Krankina, R. A. Houghton, M. E. Harmon, E. H. Hogg et al. // Canadian Journal of Forest Research. – 2005. – Vol. 35. – P. 2281–2293.

574. Kudyba, S. Big Data, Mining, and Analytics. Components of Strategic Decision Making / S. Kudyba, T. Davenport // Boca Raton, CRC Press, 2014. – P. 288.

575. Kükenbrink, D. Quantification of hidden canopy volume of airborne laser scanning data using a voxel traversal algorithm / D. Kükenbrink, F. D. Schneider, R. Leiterer, M. E. Schaepman, F. Morsdorf // Remote Sensing of Environment. – 2017. – Vol. 194. – P. 424–436.

576. Kullman, L. Tree line population monitoring of *Pinus sylvestris* in the Swedish Scandes, 1973–2005: implications for tree line theory and climate change ecology / L. Kullman // Journal of Ecology. – 2007. – Vol. 95. – P. 41–52.

577. Kusmin, S. P. Water balance and drought–resistance of plants of the Apsheron Peninsula in connection with peculiarities in the structure of their root systems / S. P. Kusmin // Bulletin of Applied Botany, of Genetics and Plant-breeding. – 1930. – Vol. 23 (22). – P. 393–421.

578. Küssner, R. Comparison of direct and indirect estimation of leaf area index in mature Norway spruce stands of eastern Germany / R. Küssner, R. Mosandl // Canadian Journal of Forest Research. – 2000. – Vol. 30. – P. 440–447.

579. Laaksonen, K. The dependence of mean air temperatures upon latitude and altitude in Fennoscandia (1921–1950) / K. Laaksonen // Annales Academiae Scientiarum Fennicae (A). – 1976. – Vol. 119. – P. 5–19.

580. Lachowicz, H. Variability in the basic density of silver birch wood in Poland / H. Lachowicz, A. Bieniasz, R. Wojtan // Silva Fennica. – 2019. – Vol. 53. – No. 1. – Article 9968.

581. Laczko, F. Migration, environment and climate change: Assessing the evidence / F. Laczko, Ch. Aghazarm // Switzerland International Organization for Migration, Geneva, Switzerland. United Nations University, UNU-EHS, Institute for Environment and Human Security, 2009. – P. 441.

582. Laing, J. Climate change effect on winter temperature and precipitation of Yellowknife, Northwest Territories, Canada from 1943 to 2011 / J. Laing, J. Binyamin // American Journal of Climate Change. – 2013. – Vol. 2. – P. 275–283.

583. Lakida, P. I. Experimental data on live biomass of Ukrainian coniferous forests / P. I. Lakida, R. D. Vasilishin, V. I. Blishchik, I. P. Lakida et al. // Kyiv: «PC Kompynt» LLC, 2018. – P. 453.

584. LaMarche, V. Sampling strategies. Climate from tree rings / V. LaMarche // Cambridge : Cambridge University Press, 1982. – P. 2–6.

585. Lapenis, A. Acclimation of Russian forests to recent changes in climate / A. Lapenis, A. Shvidenko, D. Schepaschenko, S. Nilsson, A. Aiyyer // Global Change Biology. – 2005. – Vol. 11. – P. 1–13.

586. Lau, A. Tree biomass equations from terrestrial LiDAR: A case study in Guyana / A. Lau, K. Calders, H. Bartholomeus, C. Martius et al. // Forests. – 2019. – Vol. 10. – Article 527.

587. Laurin, G. V. Above ground biomass and tree species richness estimation with airborne lidar in tropical Ghana forests / G. V. Laurin, N. Puletti, Q. Chen, P. Corona, D. Papale, R. Valentini // International Journal of Applied Earth Observation and

Geoinformation. – 2016. – Vol. 52. – P. 371–379.

588. Laybros, A. Across date species detection using airborne imaging spectroscopy / A. Laybros, D. Schläpfer, J.-B. Féret, L. Descroix et al. // Remote Sensing. – 2019. – Vol. 11. – Article 789.

589. Le Goff, N. Root biomass and biomass increment in a beech (*Fagus sylvatica* L.) stand in North-East France / N. Le Goff, J.-M. Ottorini // Annals of Forest Science (INRA). – 2001. – Vol. 58. – P. 1–13.

590. Lefsky, M. A. Lidar remote sensing for ecosystem studies / M. A. Lefsky, W. B. Cohen, G. Parker, D. J. Harding // BioScience. – 2002. – Vol. 52. – P. 19–30.

591. Legovic', T. A model of phytoplankton growth on multiple nutrients based on the Michaelis-Menten-Monod uptake, Droop's growth and Liebig's law / T. Legovic', A. Cruzado // Ecological Modelling. – 1997. – Vol. 99 (1). – P. 19–31.

592. Lenz, P. Genetic control of wood properties in *Picea glauca* – An analysis of trends with cambial age / P. Lenz, A. Cloutier, J. MacKay, J. Beaulieu // Canadian Journal of Forest Research. – 2010. – Vol. 40. – No. 4. – P. 703–715.

593. Lesk, C. Influence of extreme weather disasters on global crop production / C. Lesk, P. Rowhani, N. Ramankutty // Nature. – 2016. – Vol. 529 (7584). – P. 84–87.

594. Levanič, T. Early summer temperatures reconstructed from black pine (*Pinus nigra* Arnold) tree-ring widths from Albania / T. Levanič, S. Poljanšek, E. Toromanin // Holocene. – 2015. – Vol. 25 (3). – P. 469–481.

595. Levick, S. R. Leveraging TLS as a calibration and validation tool for MLS and ULS mapping of savanna structure and biomass at landscape-scales / S. R. Levick, T. Whiteside, D. A. Loewensteiner, M. Rudge, R. Bartolo // Remote Sensing. – 2021. – Vol. 13. – Article 257.

596. LeVine, N. Diagnosing hydrological limitations of a land surface model: application of JULES to a deep-groundwater chalk basin / N. LeVine, A. Butler, N. McIntyre, C. Jackson // Hydrology and Earth System Sciences Discussions. – 2016. – Vol. 20 (1). – P. 143–159.

597. Levkoev, E. Differences in growth and wood density in clones and provenance hybrid clones of Norway spruce / E. Levkoev, A. Kilpeläinen, K. Luostarinen, P.

Pulkkinen et al. // *Canadian Journal of Forest Research*. – 2017. – Vol. 47. – No. 3. – P. 389–399.

598. Li, J. Modeling permafrost thaw and ecosystem carbon cycle under annual and seasonal warming at an Arctic tundra site in Alaska / J. Li, Y. Luo, S. Natali, E. A. G. Schuur et al. // *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*. – 2014. – Vol. 119. – P. 1129–1146.

599. Lichtenthaler, H. K. Multi-colour fluorescence imaging of photosynthetic activity and plant stress / H. K. Lichtenthaler // *Photosynthetica*. – 2021. – Vol. 59 (SI). – P. 4–20.

600. Lie, Z. Allocation of forest biomass across broad precipitation gradients in China's forests / Z. Lie, L. Xue, D. F. Jacobs // *Scientific Reports*. – 2018. – Vol. 8. – Article 10536.

601. Liebig, J. Die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie, 1840 [Электронный ресурс] / J. Liebig // Braunschweig, Verlag Vieweg. – In: Deutsches Textarchiv http://www.deutschestextarchiv.de/liebig_agricultur_1840, abgerufen am 26.11.2019.

602. Liebig, J. F. Organic chemistry in its application to agriculture and physiology / J. F. Liebig. – Cambridge : J. Owen, 1841. – 435 p.

603. Lieth, H. Modeling the primary productivity of the world / H. Lieth // *International Section for Ecological Bulletin*. – 1974. – Vol. 4. – P. 11–20.

604. Lieth, H. Modeling the primary productivity of the world / H. Lieth, R. H. Whittaker (eds.) // *Primary productivity of the biosphere*. New York : Springer-Verlag, 1975. – P. 237–263.

605. Lines, E. R. Predictable changes in aboveground allometry of trees along gradients of temperature, aridity and competition / E. R. Lines, M. A. Zavala, D. W. Purves, D. A. Coomes // *Global Ecology and Biogeography*. – 2012. – Vol. 21. – P. 1017–1028.

606. Liu, H. Phenological mismatches between above- and belowground plant responses to climate warming / H. Liu, H. Wang, N. Li, J. Shao, X. Zhou, K. J. van Groenigen, M. P. Thakur // *Nature Climate Change*. – 2022. – Vol. 12. – P. 97–102.

607. Lloyd-Hughes, B. The impracticality of a universal drought definition / B. Lloyd-Hughes // *Theoretical and Applied Climatology*. – 2013. – Vol. 117 (3–4). – P. 607–611.

608. Lomolino, M. V. *Biogeography*. 3rd ed / M. V. Lomolino, B. R. Riddle, J. H. Brown // Sunderland, Massachusetts : Sinauer Associates Inc., 2006. – P. 846.

609. Lu, M. A continental scale analysis reveals widespread root bimodality / M. Lu, S. Wang, A. Malhotra, S. J. Tumber-Dávila, S. Weintraub-Leff, L. McCormack, X. T. Wang, R. B. Jackson // *BIORXIV*. – 2022. – Preprint. – DOI: <https://doi.org/10.1101/2022.09.14.507823>.

610. Luck, L. Exploring the variability of tropical savanna tree structural allometry with terrestrial laser scanning / L. Luck, L. B. Hutley, K. Calders et al. // *Remote Sensing*. – 2020. – Vol. 12. – Article 3893.

611. Lugina, K. M. Monthly surface air temperature time series area-averaged over the 30-degree latitudinal belts of the globe, 1881–2005 [Электронный ресурс] / K. M. Lugina, P. Ya. Groisman, K. Ya. Vinnikov, V. V. Koknaeva, N. A. Speranskaya // *Trends online: a compendium of data on global change*. Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory, U.S. Department of Energy, Oak Ridge, Tennessee, U.S. – 2005. – Available at: <http://cdiac.ornl.gov/trends/temp/lugina/data.html>.

612. Luo, Y. Root: shoot ratios across China's forests: forest type and climatic effects / Y. Luo, X. Wang, X. Zhang, T. Booth, F. Lu // *Forest Ecology and Management*. – 2012. – Vol. 269. – P. 19–25.

613. Luo, Y. J. Variation in biomass expansion factors for China's forests in relation to forest type, climate, and stand development / Y. J. Luo, X. K. Wang, X. Q. Zhang, Y. Ren, H. Poorter // *Annals of Forest Science*. – 2013. – Vol. 70 (6). – P. 589–599.

614. Luo, Y. ChinAllomeTree 1.0: China's normalized tree biomass equation dataset [Электронный ресурс] / Y. Luo, X. Wang, Z. Ouyang, F. Lu, L. Feng, J. Tao // *Earth System Science Data*, 2019. – Available at: <https://doi.org/10.5194/essd-2019-1>.

615. Luo, Y. A review of biomass equations for China's tree species / Y. Luo, X.

Wang, Z. Ouyang, F. Lu, L. Feng, J. Tao // *Earth System Science Data*. – 2020. – Vol. 12 (1). – P. 21–40.

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

617. Lyr, H. *Gehölzphysiologie* / H. Lyr, H. Polster, H.-J. Fiedler // Jena : VEB Gustav Fischer Verlag, 1967. – P. 422.

618. Ma, Z. H. Regional drought-induced reduction in the biomass carbon sink of Canada's boreal forests / Z. H. Ma, C. H. Peng, Q. Zhu, H. Chen et al. // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2012. – Vol. 109 (7). – P. 2423–2427.

619. Maas, H.-G. Automatic forest inventory parameter determination from terrestrial laser scanner data / H.-G. Maas, A. Bienert, S. Scheller, E. E. Keane // *International Journal of Remote Sensing*. – 2008. – Vol. 29 (5). – P. 1579–93.

620. MacDonald, G. M. Climate change and the northern Russian treeline zone / G. M. MacDonald, K. V. Kremenetski, D. W. Beilman // *Philosophical Transactions of The Royal Society B Biological Sciences*. – 2008. – Vol. 363. – P. 2285–2299.

621. MacFarlane, D. W. Functional relationships between branch and stem wood density for temperate tree species in North America / D. W. MacFarlane // *Frontiers in Forests and Global Change*. – 2020. – Vol. 3. – Article 63.

622. Machimura, T. A novel tree biomass estimation model applying the pipe model theory and adaptable to UAV-derived canopy height models / T. Machimura, A.

Fujimoto, K. Hayashi, H. Takagi, S. Sugita // *Forests*. – 2021. – Vol. 12 (2). – Article 258.

623. Maeglin, R. R. Western wood density survey / R. R. Maeglin, H. E. Wahlgren // *USDA Forest Service, Forest Products Laboratory*. – 1972. – No. 2. – P. 24.

624. Magnuson, J. J. Long-term ecological research and the invisible present / J. J. Magnuson // *BioScience*. – 1990. – Vol. 40. – P. 495–501.

625. Maiti, R. Autoecology and ecophysiology of woody shrubs and trees: concepts and applications / R. Maiti, H. González Rodríguez, N. S. Ivanova // *Chichester* : John Wiley & Sons Ltd., 2016. – P. 384.

626. Mandelbrot, B. B. The fractal geometry of nature / B. B. Mandelbrot // *New York* : W. N. Freeman, 1983. – P. 468.

627. Maraun, D. Precipitation downscaling under climate change: recent developments to bridge the gap between dynamical models and the end user / D. Maraun, F. Wetterhall, A. M. Ireson, R. E. Chandler et al. // *Reviews of Geophysics*. – 2010. – Vol. 48 (3). – Article RG3003.

628. Marcolla, B. Patterns and trends of the dominant environmental controls of net biome productivity / B. Marcolla, M. Migliavacca, C. Rödenbeck, A. Cescatti // *Biogeosciences*. – 2020. – Vol. 17. – P. 2365–2379.

629. Marengo, J. A. Future change of temperature and precipitation extremes in South America as derived from the PRECIS regional climate modeling system / J. A. Marengo, R. Jones, L. M. Alves, M. C. Valverd // *International Journal of Climatology*. – 2009. – Vol. 29. – P. 2241–2255.

630. Marengo, J. A. Regional differences in aridity/drought conditions over Northeast Brazil: present state and future projections / J. A. Marengo, M. Bernasconi // *Climatic Change*. – 2015. – Vol. 129. – P. 103–115.

631. Mariën, B. On the below- and aboveground phenology in deciduous trees: observing the fine-root lifespan, turnover rate, and phenology of *Fagus sylvatica* L., *Quercus robur* L., and *Betula pendula* Roth for two growing seasons / B. Mariën, I. Ostonen, A. Penanhoat, C. Fang et al. // *Forests*. – 2021. – Vol. 12. – Article 1680.

632. Martin, A. R. Carbon fractions in the world's dead wood / A. R. Martin, G. M. Domke, M. Doraisami, S. C. Thomas // *Nature Communications*. – 2021. – Vol. 12. – Article 889.

633. Martin, J. H. Iron, Liebig's law, and the greenhouse / J. H. Martin // *Oceanography*. – 1991. – Vol. 4 (2). – P. 52–55.

634. Martin-Ducup, O. Evaluation of automated pipelines for tree and plot metric estimation from TLS data in tropical forest areas / O. Martin-Ducup, G. Mofack II, D. Wang, P. Raunonen et al. // *Annals of Botany*. – 2021. – Vol. 128 (6). – P. 753–766.

635. Matala, J. Modelling the response of tree growth to temperature and CO₂ elevation as related to the fertility and current temperature sum of a site / J. Matala, R. Ojansuu, H. Peltola, H. Raitio, S. Kellomäki // *Ecological Modelling*. – 2006. – Vol. 199. – P. 39–52.

636. Mayer, H. *Waldbau: auf soziologisch-ökologischer Grundlage* / H. Mayer // Stuttgart, New York : Gustav Fischer Verlag, 1980. – 482 p.

637. McMahon, T. A. Tree structures: deducing the principle of mechanical design / T. A. McMahon, R. E. Kronauer // *Journal of Theoretical Biology*. – 1976. – Vol. 59. – No. 2. – P. 443–466.

638. Mediavilla, S. Stomatal responses to drought at a Mediterranean site: A comparative study of co-occurring woody species differing in leaf longevity / S. Mediavilla, A. Escudero // *Tree Physiology*. – 2003. – Vol. 23. – P. 987–996.

639. Medlyn, B. E. Forest productivity under climate change: a checklist for evaluating model studies / B. E. Medlyn, R. A. Duursma, M. J. B. Zeppel // *Wiley Interdisciplinary Reviews Climate Change*. – 2011. – Vol. 2. – P. 332–335.

640. Merilä, J. Climate change, adaptation, and phenotypic plasticity: the problem and the evidence / J. Merilä, A. P. Hendry // *Evolutionary Applications*. – 2014. – Vol. 7. – P. 1–14.

641. Meunier, F. Using terrestrial laser scanning to constrain forest ecosystem structure and functions in the Ecosystem Demography model (ED2.2) [Электронный ресурс] / F. Meunier, S. M. K. Moorthy, M. Peaucelle, K. Calders et al. // *Geoscientific Model Development*. – 2021. – Preprint. – Available at: <https://doi.org/10.5194/gmd->

2021-59.

642. Miesner, T. Forest structure and individual tree inventories of north-eastern Siberia along climatic gradients [Электронный ресурс] / T. Miesner, U. Herzsuh, L. A. Pestryakova, M. Wieczorek et al. // *Earth System Science Data*. – 2022. – Preprint. – Available at: <https://doi.org/10.5194/essd-2022-152>.

643. Mikola, P. On variations in tree growth and their significance to growth studies / P. Mikola // *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae*. – 1950. – Vol. 38. – No. 5. – P. 1–131.

644. Mikšys, V. Above-ground biomass functions for Scots pine in Lithuania / V. Mikšys, I. Varnagirytė-Kabašinskienė, I. Stupak-Møller, K. Armolaitis, M. Kukkola, J. Wójcik // *Biomass and Bioenergy*. – 2007. – Vol. 31. – P. 685–692.

645. Miles, V. V. Spatial heterogeneity of greening and browning between and within bioclimatic zones in northern West Siberia / V. V. Miles, I. Esau // *Environmental Research Letters*. – 2016. – Vol. 11. – Article 115002.

646. Miles-Novelo, A. Climate change and psychology: Effects of rapid global warming on violence and aggression / A. Miles-Novelo, C. A. Anderson // *Current Climate Change Reports*. – 2019. – Vol. 5. – P. 36–46.

647. Miyazawa, Y. Winter photosynthesis by saplings of evergreen broad-leaved trees in a deciduous temperate forest / Y. Miyazawa, K. Kikuzawa // *New Phytologist*. – 2005. – Vol. 165. – P. 857–866.

648. Mohan, J. E. Composition and carbon dynamics of forests in northeastern North America in a future, warmer world / J. E. Mohan, R. M. Cox, L. R. Iverson // *Canadian Journal of Forest Research*. – 2009. – Vol. 39. – P. 213–230.

649. Mokany, K. Critical analysis of root: shoot ratios in terrestrial biomes / K. Mokany, R. J. Raison, A. S. Prokushkin // *Global Change Biology*. – 2006. – Vol. 12. – P. 84–96.

650. Molteberg, D. Modelling of wood density and fibre dimensions in mature Norway spruce / D. Molteberg, O. Høibø // *Can. J. For. Res.* – 2007. – Vol. 37. – Iss. 8. – P. 1373–1389.

651. Monserud, R. A. Biomass and biomass change in lodgepole pine stands in

Alberta / R. A. Monserud, S. Huang, Y. Yang // *Tree Physiology*. – 2006. – Vol. 26. – P. 819–831.

652. Montagnoli, A. Editorial: Modulation of growth and development of tree roots in forest ecosystems / A. Montagnoli, D. Chiatante, D. L. Godbold, T. Koike, B. Rewald, R. K. Dumroese // *Frontiers in Plant Science*. – 2022. – Vol. 13. – Article 850163.

653. Moraes, J. L. Soil carbon stocks of the Brazilian Amazon Basin / J. L. Moraes, C. C. Cerri, J. M. Melillo, D. Kicklighter, C. Neil, D. L. Skole, P. A. Steudler // *Soil Science Society of America Journal*. – 1995. – Vol. 59. – P. 244–247.

654. Morley, J. W. Marine assemblages respond rapidly to winter climate variability / J. W. Morley, R. D. Batt, M. L. Pinsky // *Global Change Biology*. – 2017. – Vol. 23. – P. 2590–2601.

655. Morrow, C. D. Prediction of wood quality in small-diameter Douglas-fir using site and stand characteristics / C. D. Morrow, T. M. Gorman, J. W. Evans, D. E. Kretschmann, C. A. Hatfield // *Wood and Fiber Science*. – 2013. – Vol. 5. – No. 1. – P. 49–61.

656. Mukherjee, S. Climate Change and Drought: a Perspective on Drought Indices / S. Mukherjee, A. Mishra, K. E. Trenberth // *Current Climate Change Reports*. – 2018. – Vol. 4. – P. 145–163.

657. Münch, E. Untersuchungen über die Harmonie der Baumgestalt / E. Münch // *Jahrbuch für wissenschaftliche Botanik*. – 1938. – Vol. 86. – P. 581–673.

658. Murphy, P. G. Structure and biomass of a subtropical dry forest in Puerto Rico / P. G. Murphy, A. E. Lugo // *Biotropica*. – 1986. – Vol. 18. – P. 89–96.

659. Nadelhoffer, K. J. Fine roots, net primary production and soil nitrogen availability: a new hypothesis / K. J. Nadelhoffer, J. D. Aber, J. M. Melillo // *Ecology*. – 1985. – Vol. 66. – No. 4. – P. 1377–1390.

660. Naji, H. R. Effect of intensive planting density on tree growth, wood density and fiber properties of maple (*Acer velutinum* Boiss.) / H. R. Naji, M. F. Nia, M. Kiaei, H. Abdul-Hamid et al. // *iForest*. – 2015. – Vol. 9. – P. 325–329.

661. Nakvasina, E. N. Assimilation apparatus as an indicator of *Pinus sylvestris*

adaptation to the climatic growing conditions / E. N. Nakvasina // *Forestry Journal*. – 2009. – Vol. 3. – P. 12–19.

662. Neuville, R. Estimating forest structure from UAV-mounted LiDAR point cloud using machine learning / R. Neuville, J. S. Bates, F. Jonard // *Remote Sensing*. – 2021. – Vol. 13. – Article 352.

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

664. Nihlgård, B. Plant biomass, primary production and bioelements of three mature beech forests in South Sweden / B. Nihlgård, L. Lindgren // *Oikos*. – 1977. – Vol. 28. – P. 95–104.

665. Niiyama, K. Estimation of root biomass based on excavation of individual root systems in a primary dipterocarp forest in Pasoh Forest Reserve, Peninsular Malaysia / K. Niiyama, T. Kajimoto, Y. Matsuura, T. Yamashita et al. // *Journal of Tropical Ecology*. – 2010. – Vol. 26. – P. 271–284.

666. Nilsson, S. Uncertainties of a regional terrestrial biota full carbon account: A systems analysis / S. Nilsson, A. Shvidenko, M. Jonas, I. McCallum, A. Thomson, H. Balzter // *Water, Air, & Soil Pollution : Focus*. – 2007. – Vol. 7. – P. 425–441.

667. Niu, S. Integrative ecology in the era of big data – From observation to prediction [Электронный ресурс] / S. Niu, S. Wang, J. Wang, J. Xia, G. Yu // *Science China Earth Sciences*. – 2020. – Vol. 63. – Available at: <http://engine.scichina.com/doi/10.1007/s11430-020-9664-6>.

668. Noce, S. Climate change and geographic ranges: The implications for Russian forests / S. Noce, L. Caporaso, M. Santini // *Frontiers in Ecology and Evolution*. – 2019. – Vol. 7. – Article 57.

669. Nordmeyer, A. H. Phytomass in different tree stands near timberline. Mountain environments and subalpine tree growth / A. H. Nordmeyer, U. Benecke, M. R. Davis (eds.) // *New Zealand Forest Service. Forest Research Institute*. – Technical Paper No. 70. – 1980. – P. 111–124.

670. Nowak, A. Is the vegetation archetype of the Garden of Eden located in the

Irano-Turanian region and safe against climate change? / A. Nowak, S. Świerszcz, A. Naqinezhad, A. Aleksanyan et al. // *Regional Environmental Change*. – 2022. – Vol. 22. – Article 75.

671. Ochał, W. Evaluation of aboveground biomass of black alder / W. Ochał, B. Wertz, J. Socha // *Forest Biomass Conference 2013, 7–9 October 2013, Mierzęcin, Poland*. – P. 40.

672. Ohmann, L. F. Biomass estimation for five shrubs from northeastern Minnesota / L. F. Ohmann, D. F. Grigal, R. B. Brander // *USDA Forest Service, North Central Forest Experiment Station*. – Research paper No. 133. – 1976. – P. 11.

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

674. Oliveira, G. M. V. Behavior of wood basic density according to environmental variables [Электронный ресурс] / G. M. V. Oliveira, J. M. de Mello, C. R. de Mello, J. R. S. Scolforo, E. P. Miguel, T. C. Monteiro // *Journal of Forestry Research*. – 2022. – Vol. 33. – P. 497–505. – Available at: <https://doi.org/10.1007/s11676-021-01372-2>.

675. Oliver, C. D. *Forest Stand Dynamics* / C. D. Oliver, B. C. Larson // John Wiley & Sons, Inc., New York, 1996. – P. 520.

676. Olsoy, P. J. Aboveground total and green biomass of dryland shrub derived from terrestrial laser scanning / P. J. Olsoy, N. F. Glenn, P. E. Clark, D. R. Derryberry // *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*. – 2014. – Vol. 88. – P. 166–173. – DOI: 10.1016/j.isprsjprs.2013.12.006.

677. Overpeck, J. Arctic environmental change of the last four centuries / J. Overpeck, K. Hughen, D. Hardy, R. Bradley et al. // *Science*. – 1997. – Vol. 278 (5341). – Article 1251.

678. Palma, E. Building trait datasets: effect of methodological choice on a study of invasion / E. Palma, P. A. Vesk, J. A. Catford // *Oecologia*. – 2022. – In press. – Available at: <https://doi.org/10.1007/s00442-022-05230-8>.

679. Pan, Y. A large and persistent carbon sink in the world's forests / Y. Pan, R. A. Birdsey, J. Fang, R. Houghton, P. E. Kauppi et al. // *Science*. – 2011. – Vol. 333. – P. 988–993.
680. Pandey, S. Climatic influence on tree wood anatomy: a review / S. Pandey // *Journal of Wood Science*. – 2021. – Vol. 67. – P. 24.
681. Pappas, C. Smart forests Canada: A network of monitoring plots for forest management under environmental change / C. Pappas, N. Bélanger, Y. Bergeron, R. Tognetti et al. (eds.) // *Climate-Smart Forestry in Mountain Regions, Managing Forest Ecosystems*. – 2022. – Vol. 40. – P. 521–543.
682. Paré, D. Quantifying uncertainty in forest measurements and models: Approaches and applications / D. Paré, G. Z. Gertner, P. Y. Bernier, R. D. Yanai // *Canadian Journal of Forest Research*. – 2016. – Vol. 46 (3). – Article A447032545.
683. Parmesan, C. Plants and climate change: complexities and surprises / C. Parmesan, M. E. Hanley // *Annals of Botany*. – 2015. – Vol. 116. – P. 849–864.
684. Parresol, B. R. Assessing tree and stand biomass: a review with examples and critical comparison / B. R. Parresol // *Forest Science*. – 1999. – Vol. 45. – P. 573–593.
685. Parresol, B. R. Additivity of nonlinear biomass equations / B. R. Parresol // *Canadian Journal of Forest Research*. – 2001. – Vol. 31. – No. 5. – P. 865–878.
686. Parry, M. Climate change 2007: impacts, adaptation and vulnerability / M. Parry, O. Canziani, J. Palutikof, P. Van der Linden, C. Hanson // *Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* : Cambridge University Press, Cambridge, 2007. – P. 22.
687. Pastor, J. Biomass prediction using generalized allometric regressions for some Northeast tree species / J. Pastor, J. D. Aber, J. M. Melillo // *Forest Ecology and Management*. – 1984. – Vol. 7. – P. 265–274.
688. Paterson, S. S. The forest area of the world and its potential productivity / S. S. Paterson. – Göteborg : The Royal Univ. – Sweden, 1956. – P. 216.
689. Paterson, S. S. Der CVP-Index als Ausdruck für forstliche Produktionspotentiale / S. S. Paterson // *Die Stoffproduktion der Pflanzendecke* (H. Lieth and H. Wal-

ter, eds.) // Stuttgart : Gustav Fischer Verlag, 1962. – P. 14–25.

690. Paul, K. I. Testing the generality of above-ground biomass allometry across plant functional types at the continent scale / K. I. Paul, S. H. Roxburgh, J. Chave et al. // *Global Change Biology*. – 2016. – Vol. 22 (6). – P. 2106–2124.

691. Payandeh, B. Choosing regression models for biomass prediction equations / B. Payandeh // *Forestry Chronicle*. – 1981. – Vol. 57. – P. 229–232.

692. Pedro-Monzonís, M. A review of water scarcity and drought indexes in water resources planning and management / M. Pedro-Monzonís, A. Solera, J. Ferrer, T. Estrela, J. Paredes-Arquiola // *Journal of Hydrology*. – 2015. – Vol. 527. – P. 482–493.

693. Peltola, H. Differences in growth and wood density traits in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) genetic entries grown at different spacing and sites / H. Peltola, J. Gort, P. Pulkkinen, A. Zubizarreta Gerendiain, J. Karppinen, V.-P. Ikonen // *Silva Fennica*. – 2009. – Vol. 43. – No. 3. – P. 339–354.

694. Penner, M. Canada's forest biomass resources: deriving estimates from Canada forest inventory / M. Penner, K. Power, C. Muhairwe et al. // Information report BC-X-370. Pacific Forestry Centre, Victoria, BC. – 1997. – P. 33.

695. Persson, A. Studies on the basic density in mother trees and progenies of pine / A. Persson // *Studia Forestalia Suecica*. – 1972. – Vol. 96. – P. 1–37.

696. Persson, H. J. Quantify and account for field reference errors in forest remote sensing studies / H. J. Persson, M. Ekström, G. Ståhl // *Remote Sensing of Environment*. – 2022. – Vol. 283. – Article 113302.

697. Peterson, A. T. The climate envelope may not be empty / A. T. Peterson, N. Barve, L. M. Bini, J. A. Diniz-Filho, A. Jiménez-Valverde et al. // *PNAS*. – 2009. – Vol. 106. – P. E47–E47.

698. Petersson, H. Individual tree biomass equations or biomass expansion factors for assessment of carbon stock changes in living biomass – A comparative study / H. Petersson, S. Holm, G. Ståhl et al. // *Forest Ecology and Management*. – 2012. – Vol. 270. – P. 78–84.

699. Pollanschütz, J. Wuchsleistungsanalysen auf der Basis temporärer Probe-
flächen / J. Pollanschütz // *Wissenschaftliche Zeitschrift der Technischen Universität*

Dresden. – 1968. – Vol. 17 (6). – P. 1707–1713.

700. Pollock, R. J. The automatic recognition of individual trees in aerial images of forests based on a synthetic tree crown model / R. J. Pollock // PhD-thesis in computer science. The University of British Columbia, 1996. – P. 158.

701. Poorter, H. How does biomass allocation change with size and differ among species? An analysis for 1200 plant species from five continents / H. Poorter, A. M. Jagodzinski, R. Ruiz-Peinado et al. // *New Phytologist*. – 2015. – Vol. 208 (3). – P. 736–749.

702. Poorter, L. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests / L. Poorter, S. J. Wright, H. Paz et al. // *Ecology*. – 2008. – Vol. 89. – P. 1908–1920.

703. Popescu, S. Measuring individual tree crown diameter with lidar and assessing its influence on estimating forest volume and biomass / S. Popescu, R. Wynne, R. Nelson // *Canadian Journal of Remote Sensing*. – 2003. – Vol. 29. – P. 564–577.

704. Post, W. M. Uncertainties in the terrestrial carbon cycle / W. M. Post, A. M. Solomon et al. (eds.) // *Vegetation Dynamics & Global Change*. Springer Science, Business Media Dordrecht, 1993. – P. 116–132.

705. Pretzsch, H. Forest Dynamics, Growth and Yield: From Measurement to Model / H. Pretzsch // Springer-Verlag Berlin Heidelberg. – 2009. – P. 664.

706. Pretzsch, H. Wood density reduced while wood volume growth accelerated in Central European forests since 1870 / H. Pretzsch, P. Biber, G. Schütze, J. Kemmerer, E. Uhl // *Forest Ecology and Management*. – 2018. – Vol. 429. – P. 589–616.

707. Pucko, C. Species shifts in response to climate change: Individual or shared responses? / C. Pucko, B. Beckage, T. Perkins, W. S. Keeton // *The Journal of the Torrey Botanical Society*. – 2011. – Vol. 138 (2). – P. 156–176.

708. Qi, Y. Plant root-shoot biomass allocation over diverse biomes: A global synthesis / Y. Qi, W. Wei, C. Chen, L. Chen // *Global Ecology and Conservation*. – 2019. – Vol. 18. – Article e00606.

709. Qiu, Q. Variations in the biomass of *Eucalyptus* plantations at a regional scale in Southern China / Q. Qiu, G. Yun, Sh. Zuo, J. Yan, L. Hua, Y. Ren, J. Tang, Y.

Li, Qi. Chen // *Journal of Forestry Research*. – 2018. – Vol. 29. – Iss. 5. – P. 1263–1276.

710. Radkau, J. *Nature and Power: A global history of the environment* / J. Radkau // German Historical Institute and Cambridge University Press, 2008. – P. 430.

711. Raiskila, S. Growth rate and wood properties of Norway spruce cutting clones on different sites / S. Raiskila, P. Saranpää, K. Fagerstedt et al. // *Silva Fennica*. – 2006. – Vol. 40. – No. 2. – P. 247–256.

712. Rao, C. R. The theory of least squares when the parameters are stochastic and its application to the analysis of growth curves / C. R. Rao // *Biometrika*. – 1965. – Vol. 52. – P. 447–458.

713. Reich, P. B. Temperature drives global patterns in forest biomass distribution in leaves, stems, and roots / P. B. Reich, Y. J. Luo, J. B. Bradford, H. Poorter et al. // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. – 2014. – Vol. 111 (38). – P. 13721–13726.

714. Reichstein, M. Linking plant and ecosystem functional biogeography / M. Reichstein, M. Bahn, M. D. Mahecha, J. Kattge, D. D. Baldocchi // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. – 2014. – Vol. 111 (38). – P. 13697–13702.

715. Reichstein, M. Aspects of forest biomass in the Earth system: its role and major unknowns / M. Reichstein, N. Carvalhais // *Surveys in Geophysics*. – 2019. – Vol. 40. – P. 693–707.

716. Rickebusch, S. Understanding the low-temperature limitations to forest growth through calibration of a forest dynamics model with tree-ring data / S. Rickebusch, H. Lischke, H. Bugmann, A. Guisan, N. E. Zimmermann // *Forest Ecology and Management*. – 2007. – Vol. 246. – P. 251–263.

717. Ripple, W. J. World scientists' warning of a climate emergency / W. J. Ripple, Ch. Wolf, T. M. Newsome, P. Barnard et al. // *BioScience*. – 2020. – Vol. 70 (1). – P. 8–12.

718. Robinson, D. Scaling the depths: belowground allocation in plants, forests and biomes / D. Robinson // *Functional Ecology*. – 2004. – Vol. 18. – P. 290–295.

719. Robinson, D. Implications of a large global root biomass for carbon sink es-

timates and for soil carbon dynamics / D. Robinson // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2007. – Vol. 274. – P. 2753–2759.

720. Rodriguez, H. G. Variability in wood density and wood fibre characterization of woody species and their possible utility in Northeastern Mexico / H. G. Rodriguez, R. Maiti, A. Kumari et al. // *American Journal of Plant Sciences*. – 2016. – Vol. 7. – P. 1139–1150.

721. Rogers, A. D. Antarctic Futures: An assessment of climate-driven changes in ecosystem structure, function, and service provisioning in the Southern Ocean / A. D. Rogers, B. A. V. Frinault, D. K. A. Barnes, N. L. Bindoff et al. // *Annual Review of Marine Science*. – 2020. – Vol. 12. – P. 7.1–7.34.

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

723. Room, P. M. Module and metamer dynamics and virtual plants / P. M. Room, L. Maillette, J. S. Hanan // *Advances in Ecological Research*. – 1994. – Vol. 25. – P. 105–157.

724. Rosen, R. Optimality principles in biology / R. Rosen // London, Butterworths, 1967. – P. 198.

725. Rozenberg, P. Improving models of wood density by including genetic effects: A case study in Douglas-fir / P. Rozenberg, A. Franc, C. Bastien, C. Cahalan // *Annals of Forest Science*. – 2001. – Vol. 58. – P. 385–394.

726. Rudge, M. L. M. Modelling the diameter distribution of savanna trees with drone-based LiDAR / M. L. M. Rudge, S. R. Levick, R. E. Bartolo, P. D. Erskine // *Remote Sensing*. – 2021. – Vol. 13. – Article 1266.

727. Rudge, M. L. M. Developing landscape-scale forest restoration targets that embrace spatial pattern [Электронный ресурс] / M. L. M. Rudge, S. R. Levick, R. E. Bartolo, P. D. Erskine // *Landscape Ecology*. – 2022. – Available at: <https://doi.org/10.1007/s10980-022-01461-5>.

728. Rudgers, J. A. Sensitivity of dryland plant allometry to climate / J. A. Rudgers, A. Hallmark, S. R. Baker et al. // *Functional Ecology*. – 2019. – Vol. 33 (12). – P.

2290–2303.

729. Russell, M. B. Comparisons of allometric and climate-derived estimates of tree coarse root carbon stocks in forests of the United States / M. B. Russell, G. M. Domke, C. W. Woodall, A. W. D'Amato // Carbon Balance Management. – 2015. – Vol. 10. – Article 20.

730. Sagang, B. T. Using volume-weighted average wood specific gravity of trees reduces bias in aboveground biomass predictions from forest volume data / B. T. Sagang, S. T. Momo, M. B. Libalah et al. // Forest Ecology and Management. – 2018. – Vol. 424. – P. 519–528.

731. Saikku, O. The effect of fertilization on the basic density of Scots pine (*Pinus silvestris* L.). A densitometric study on the X ray chart curves of wood / O. Saikku // Communicationes Instituti forestalis Fenniae. – 1975. – Vol. 85. – No. 3. – P. 1–49.

732. Sakaguchi, K. Natural and drought scenarios in an east central Amazon forest: Fidelity of the Community Land Model 3.5 with three biogeochemical models / K. Sakaguchi, X. Zeng, B. J. Christoffersen, N. Restrepo-Coupe, S. R. Saleska, P. M. Brando // Journal of Geophysical Research. – 2011. – Vol. 116. – Article G01029.

733. Salazar, L. F. Climate change consequences on the biome distribution in tropical South America / L. F. Salazar, C. A. Nobre, M. D. Oyama // Geophysical Research Letters. – 2007. – Vol. 34. – P. 1–6.

734. Salzer, M. W. Changing climate response in near-treeline bristlecone pine with elevation and aspect / M. W. Salzer, E. R. Larson, A. G. Bunn, M. K. Hughes // Environmental Research Letters. – 2014. – Vol. 9 (11). – Article 114007.

735. Samecka-Cymerman, A. Short shoots of *Betula pendula* Roth. as bioindicators of urban environmental pollution in Wrocław (Poland) / A. Samecka-Cymerman, K. Kolon, A. J. Kempers // Trees. – 2009. – Vol. 23. – P. 923–929.

736. Sander, C. Reconstruction of the foliation of *Picea abies* by means of needle traces / C. Sander, D. Eckstein // Scandinavian Journal of Forest Research. – 1994. – Vol. 9. – P. 311–315.

737. Santa-Regina, J. Nutrient pools to the soil through organic matter in several *Castanea sativa* Mill. coppices of mountainous Mediterranean climate areas / J. Santa-

Regina, S. Salazar, S. Leonardi, M. Rapp // Acta Horticulturae. – 2005. – Vol. 693. – P. 341–348.

738. Sargent, F. L. Plants and their uses – An introduction to botany / F. L. Sargent // H. Holt and company, New York. – 2013. – P. 610.

739. Sarmento, H. Warming effects on marine microbial food web processes: how far can we go when it comes to predictions? / H. Sarmento, J. M. Montoya, E. Vázquez-Domínguez, D. Vaqué, J. M. Gasol // Philosophical Transactions of the Royal Society B. – 2010. – Vol. 365. – P. 2137–2149.

740. Sato, H. Simulation study of the vegetation structure and function in eastern Siberian larch forests using the individual-based vegetation model SEIB-DGVM / H. Sato, H. Kobayashi, N. Delbart // Forest Ecology and Management. – 2010. – Vol. 259. – P. 301–311.

741. Satoo, T. Forest Biomass / T. Satoo, H. A. I. Madgwick – Martinus Nijhoff, Dr. W. Junk Publishers // Forestry Sciences. – 1982. – No. 6. – P. 152.

742. Schaphoff, S. Terrestrial biosphere carbon storage under alternative climate projections / S. Schaphoff, W. Lucht, D. Gerten, S. Sitch, W. Cramer, I. C. Prentice // Climatic Change. – 2006. – Vol. 74. – No. 1. – P. 97–122.

743. Schenk, H. J. The global biogeography of roots / H. J. Schenk, R. B. Jackson // Ecological Monographs. – 2002. – Vol. 72. – No. 3. – P. 311–328.

744. Schepaschenko, D. A dataset of forest biomass structure for Eurasia / D. Schepaschenko, A. Shvidenko, V. A. Usoltsev et al. // Scientific Data. – 2017. – Vol. 4. – Article 170070.

745. Schepaschenko, D. Improved estimates of biomass expansion factors for Russian forests / D. Schepaschenko, E. Moltchanova, A. Shvidenko et al. // Forests. – 2018. – Vol. 9. – No. 6. – Article 312.

746. Schmitt, M. D. C. Generalized biomass estimation equations for *Betula papyrifera* Marsh / M. D. C. Schmitt, D. F. Grigal // Canadian Journal of Forest Research. – 1981. – Vol. 11. – P. 837–840.

747. Schnabel, F. Cumulative growth and stress responses to the 2018–2019 drought in a European floodplain forest / F. Schnabel, S. Purruicker, L. Schmitt et al. //

Global Change Biology. – 2022. – Vol. 28 (5). – P. 1870–1883.

748. Schubert, R. Bioindikation in terrestrischen Ökosystemen / Schubert R. (ed.) // Veb Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 1985. – P. 327.

749. Schulze, D. Plant life forms and their carbon, water and nutrient relations / D. Schulze, O. L. Lange, P. S. Nobel, C. B. Osmond, H. Ziegler (eds.) // Physiological Plant Ecology II. Springer-Verlag, Berlin, 1982. – P. 615–676.

750. Schuster, W. S. F. Changes in composition, structure and aboveground biomass over seventy-six years (1930–2006) in the Black Rock Forest, Hudson Highlands, southeastern New York State / W. S. F. Schuster, K. L. Griffin, H. Roth, M. H. Turnbull et al. // Tree Physiology. – 2008. – Vol. 28. – P. 537–549.

751. Schweingruber, F. Climate variations and forcing mechanisms of the last 2000 years / F. Schweingruber, K. Briffa // Tree-ring density networks for climate reconstruction. Berlin Heidelberg : Springer-Verlag, 1996. – P. 43–66.

752. Scoffoni, C. Hydraulic basis for the evolution of photosynthetic productivity / C. Scoffoni, D. S. Chatelet, J. Pasquet-kok, M. Rawls et al. // Nature Plants. – 2016. – Vol. 2. – Article 16072.

753. Semaškienė, L. Small-leaved lime (*Tilia cordata* Mill.) in Lithuania: phenotypical diversity and productivity of modal stands. Summary of doctoral dissertation / L. Semaškienė // Kaunas, Lithuanian University of Agriculture, 2006. – P. 23.

754. Serreze, M. Observational evidence of recent change in the northern high-latitude environment / M. Serreze, J. Walsh, F. S. Chapin, T. Osterkamp et al. // Climatic Change. – 2000. – Vol. 46. – P. 159–207.

755. Sheffield, J. Little change in global drought over the past 60 years / J. Sheffield, E. F. Wood, M. L. Roderick // Nature. – 2012. – Vol. 491 (7424). – P. 435–438.

756. Shelford, V. E. Animal communities in temperate America as illustrated in the Chicago region: a study in animal ecology / V. E. Shelford // Iss. 5, Part 1. Pub. for the Geographic Society of Chicago by the University of Chicago Press, 1913. – P. 362.

757. Shinozaki, K. A quantitative analysis of plant form – the pipe model theory. 1: Basic analysis / K. Shinozaki, K. Yoda, K. Hozumi, T. Kira // Japanese Journal of Ecology. – 1964a. – Vol. 14. – P. 97–105.

758. Shinozaki, K. A quantitative analysis of plant form – the pipe model theory. 2: Further evidence of the theory and its application in forest ecology / K. Shinozaki, K. Yoda, K. Hozumi, T. Kira // *Japanese Journal of Ecology*. – 1964b. – Vol. 14. – P. 133–139.

759. Shipley, B. Dry matter content as a measure of dry matter concentration in plants and their parts / B. Shipley, T.-T. Vu // *New Phytologist*. – 2002. – Vol. 153. – P. 359–364.

760. Shlyakhter, I. Reconstructing 3D tree models from instrumented photographs / I. Shlyakhter, M. Rozenoer, J. Dorsey, S. Teller // *IEEE Computer Graphics and Applications*. – 2001. – Vol. 21 (3). – P. 53–61.

761. Shvidenko, A. Impact of terrestrial ecosystems of Russia on the global carbon cycle from 2003–2008: An attempt of synthesis / A. Shvidenko, D. Schepaschenko, S. Maksyutov // *Proceedings of the International Conference on Environmental Observations, Modeling and Information Systems ENVIROMIS–2010, Tomsk, 2010a*. – P. 48–52.

762. Shvidenko, A. Use of remote sensing products in a terrestrial ecosystems verified full carbon account: Experiences from Russia [Электронный ресурс] / A. Shvidenko, D. Schepaschenko, I. Mc Callum, M. Santoro, C. Schmullius // *Proceedings of I Conference «Earth Observation for Land – Atmosphere interaction Science»*, Frascat, Italy, 3–5 November 2010. – ESA SP–688, 2011. – CD ROM. – P. 8.

763. Shvidenko, A. Can the uncertainty of full carbon accounting of forest ecosystems be made acceptable to policymakers? / A. Shvidenko, D. Schepaschenko, I. McCallum, S. Nilsson // *Climatic Change*. – 2010. – Vol. 103. – P. 137–157.

764. Shvidenko, A. Z. What do we know about Russian forests today? / A. Z. Shvidenko, D. G. Schepaschenko // *Forest Inventory and Forest Planning*. – 2011. – No. 1–2. – P. 153–172.

765. Shvidenko, A. Z. Terrestrial ecosystems and their change / A. Z. Shvidenko, E. Gustafson, A. D. McGuire, P. Ya. Groisman, G. Gutman (eds.) // *Regional Environmental Changes in Siberia and Their Global Consequences*, Springer Environmental Science and Engineering. Springer Media Dordrecht, 2013. – P. 171–249.

766. Sileshi, G. W. A critical review of forest biomass estimation models, common mistakes and corrective measures / G. W. Sileshi // *Forest Ecology and Management*. – 2014. – Vol. 329. – P. 237–254.

767. Silva, C. A. Imputation of individual longleaf pine (*Pinus palustris* Mill.) tree attributes from field and LiDAR data / C. A. Silva, A. T. Hudak, L. A. Vierling et al. // *Canadian Journal of Remote Sensing*. – 2014. – Vol. 42 (5). – P. 554–573.

768. Simin, T. Impacts of elevation on plant traits and volatile organic compound emissions in deciduous tundra shrubs / T. Simin, C. L. Davie-Martin, J. Petersen, T. T. Høye, R. Rinnan // *Science of the Total Environment*. – 2022. – Vol. 837. – Article 155783.

769. Singh, J. S. Bias and random errors in estimators of net root production: A simulation approach / J. S. Singh, W. K. Lauenroth, H. W. Hunt, D. M. Swift // *Ecology*. – 1984. – Vol. 65. – No. 6. – P. 1760–1764.

770. Sitch, S. LPJ – A coupled model of vegetation dynamics and the terrestrial carbon cycle / S. Sitch, I. C. Prentice, B. Smith et al. // *The Role of Vegetation Dynamics in the Control of Atmospheric CO₂ Content*. Lund, Lund University, 2000. – P. 1–41.

771. Sitch, S. Assessing the carbon balance of circumpolar Arctic tundra using remote sensing and process modeling / S. Sitch, A. D. McGuire, J. Kimball et al. // *Ecological Applications*. – 2007. – Vol. 17 (1). – P. 213–234.

772. Škëma, M. Biomass structure and morphometric parameters for non-destructive biomass estimation of common forest underbrush species in Lithuania / M. Škëma, V. Mikšys, M. Aleinikovas, B. Šilinskas, I. Varnagirytė-Kabašinskienė // *Polish Journal of Environmental Studies*. – 2018. – Vol. 27 (1). – P. 325–333.

773. Smart, S. M. Leaf dry matter content is better at predicting aboveground net primary production than specific leaf area / S. M. Smart, H. C. Glanville, M. del Carmen Blanes, L. M. Mercado et al. // *Functional Ecology*. – 2017. – Vol. 31. – P. 1336–1344.

774. Smucker, A. J. M. Root dynamics in drying soil environments / A. J. M. Smucker, A. Nunez-Barrios, J. T. Richie // *Belowground Ecology*. – 1991. – Vol. 2. –

No. 1. – P. 4–5.

775. Snell, O. Die Abhängigkeit des Hirngewichtes von dem Körpergewicht und den geistigen Fähigkeiten / O. Snell // Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheiten. – 1892. – Vol. 23. – P. 436–446.

776. Snowdon, P. Protocol for sampling tree and stand biomass / P. Snowdon, J. Raison, H. Keith et al. // National Carbon Accounting System. Technical report No. 31. – Canberra : Australian Greenhouse office, 2002. – P. 66.

777. Sobrado, M. A. Cost-benefit relationships in deciduous and evergreen leaves of tropical dry forest species / M. A. Sobrado // Functional Ecology. – 1991. – Vol. 5. – P. 608–616.

778. Socha, J. How will climate change impact biomass increment by Norway spruce stands in Western Beskids? / J. Socha, G. Durło // Folia Forestalia Polonica, series A. – 2012. – Vol. 54 (2). – P. 94–108.

779. Soininen, J. Species turnover along abiotic and biotic gradients: Patterns in space equal patterns in time? / J. Soininen // BioScience. – 2010. – Vol. 60. – P. 433–439.

780. Solly, E. F. Treeline advances and associated shifts in the ground vegetation alter fine root dynamics and mycelia production in the South and Polar Urals / E. F. Solly, I. Djukic, P. A. Moiseev et al. // Oecologia. – 2017. – Vol. 183. – P. 571–586.

781. Solomon, S. Climate change 2007: the physical science basis / S. Solomon, D. Qin, M. Manning et al. // Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the International Panel on Climate Change. Cambridge University Press, 2007. – P. 36.

782. Song, J. A meta-analysis of 1119 manipulative experiments on terrestrial carbon-cycling responses to global change / J. Song, S. Wan, S. Piao et al. // Nature Ecology & Evolution. – 2019. – Vol. 3. – P. 1309–1320.

783. Sönmez, T. Diameter at breast height – crown diameter prediction models for *Picea orientalis* / T. Sönmez // African Journal of Agricultural Research. – 2009. – Vol. 4 (3). – P. 215–219.

784. Sousa, T. R. Water table depth modulates productivity and biomass across

Amazonian forests / T. R. Sousa, J. Schietti, I. O. Ribeiro, T. Emilio et al. // *Global Ecology and Biogeography*. – 2022. – P. 1–18.

785. Souza, B. C. Drought response strategies of deciduous and evergreen woody species in a seasonally dry neotropical forest / B. C. Souza, E. C. D. Carvalho, R. S. Oliveira et al. // *Oecologia*. – 2020. – Vol. 194. – P. 221–236.

786. Spadavecchia, C. An automatic individual tree 3D change detection method for allometric parameters estimation in mixed uneven-aged forest stands from ALS data / C. Spadavecchia, E. Belcore, M. Piras, M. Kobal // *Remote Sensing*. – 2022. – Vol. 14. – Article 4666.

787. Sprengel, C. Von den Substanzen der Ackerkrume und des Untergrundes / C. Sprengel // *Journal für Technische und Oekonomische Chemie*. – 1828. – Vol. 2. – P. 423–474.

788. Stangler, D. F. Effects of intra-seasonal drought on kinetics of tracheid differentiation and seasonal growth dynamics of Norway spruce along an elevational gradient / D. F. Stangler, H.-P. Kahle, M. Raden, E. Larysch, T. Seifert, H. Spiecker // *Forests*. – 2021. – Vol. 12. – Article 274.

789. Stanke, C. Health effects of drought: a systematic review of the evidence / C. Stanke, M. Kerac, C. Prudhomme, J. Medlock, V. Murray // *PLOS Currents Disasters*, 2013. – Vol. 5. – P. 1–22.

790. Stegen, J. C. Variation in above-ground forest biomass across broad climatic gradients / J. C. Stegen, N. G. Swenson, B. J. Enquist, E. P. White, O. L. Phillips, P. M. Jorgensen, M. D. Weiser, A. M. Mendoza, P. N. Vargas // *Global Ecology and Biogeography*. – 2011. – Vol. 20 (5). – P. 744–754.

791. Stine, A. Implications of Liebig's law of the minimum for tree-ring reconstructions of climate / A. Stine, P. Huybers // *Environmental Research Letters*. – 2017. – Vol. 12. – Article 114018.

792. Stine, A. R. Global demonstration of local Liebig's law behavior for tree-ring reconstructions of climate / A. R. Stine // *Paleoceanography and Paleoclimatology*. – 2019. – Vol. 34. – P. 203–216.

793. Stinson, G. An inventory-based analysis of Canada's managed forest carbon

dynamics, 1990 to 2008 / G. Stinson, W. Kurz, C. Smyth et al. // *Global Change Biology*. – 2011. – Vol. 17. – P. 2227–2244.

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

795. Sumida, A. Relationships of tree height and diameter at breast height revisited: analyses of stem growth using 20-year data of an even-aged *Chamaecyparis obtusa* stand / A. Sumida, T. Miyaura, H. Torii // *Tree Physiology*. – 2003. – Vol. 33. – P. 106–118.

796. Sun, Q. A review of global precipitation data sets: Data sources, estimation, and intercomparisons / Q. Sun, C. Miao, Q. Duan, H. Ashouri, S. Sorooshian, K.-L. Hsu // *Reviews of Geophysics*. – 2018. – Vol. 56. – P. 79–107.

797. Swenson, N. G. Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community – wide variation across latitude and elevation / N. G. Swenson, B. J. Enquist // *American Journal of Botany*. – 2007. – Vol. 94. – No. 3. – P. 451–459.

798. Świątek, B. Fine root biomass and the associated C and nutrient pool under the alder (*Alnus* spp.) plantings on reclaimed technosols / B. Świątek, B. Woś, M. Chodak et al. // *Geoderma*. – 2019. – Vol. 337. – P. 1021–1027.

799. Sytnyk, S. Foliage biomass qualitative indices of selected forest forming tree species in Ukrainian Steppe / S. Sytnyk, V. Lovynska, I. Lakyda // *Folia Oecologica*. – 2017. – Vol. 44 (1). – P. 38–45.

800. Tackenberg, O. A new method for non-destructive measurement of biomass, growth rates, vertical biomass distribution and dry matter content based on digital image analysis / O. Tackenberg // *Annals of Botany*. – 2007. – Vol. 99. – P. 777–783.

801. Tadaki, Y. Studies on the production structure of forests. III. Estimation of standing crop and some analyses on productivity of young stands of *Castanopsis cuspidata* / Y. Tadaki, N. Ogata, T. Takagi // *Journal of the Japanese Forest Society*. – 1962. – Vol. 44. – P. 350–359.

802. Talts, J. Mätning i storskaliga flygbilder för beståndsdatainsamling. Sum-

mary: Photogrammetric measurements for stand cruising / J. Talts // Royal College of Forestry. Department of Forest mensuration and management. – 1977. – Research notes 6–1977. – P. 102. (In Swedish).

803. Tanase, M. A. Forest biomass estimation at high spatial resolution: radar vs. lidar sensors / M. A. Tanase, R. Panciera, K. Lowell, C. Aponte, J. M. Hacker, J. P. Walker // IEEE Geoscience and Remote Sensing Letters. – 2014. – Vol. 11 (3). – P. 711–715.

804. Tang, X. Effects of understory removal on root production, turnover and total belowground carbon allocation in Moso bamboo forests / X. Tang, S. Fan, L. Qi, F. Guan, G. Liu, M. Du // iForest. – 2015. – Vol. 9. – P. 187–194.

805. Tautenhahn, S. News on intraspecific trait variation, species sorting, and optimality theory for functional biogeography and beyond / S. Tautenhahn, M. Migliavacca, J. Kattge // New Phytologist. – 2020. – Vol. 228. – P. 6–10.

806. Taylor, W. P. Significance of extreme or intermittent conditions in distribution of species and management of natural resources, with a restatement of Liebig's law of the minimum / W. P. Taylor // Ecology. – 1934. – Vol. 15. – P. 274–379.

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

808. Teye, E. Determination of the dry matter content of cassava (*Manihot esculenta*, Crantz) tubers using specific gravity method / E. Teye, A. P. Asare, R. S. M. Amoah, J. P. Tetteh // ARPN Journal of Agricultural and Biological Science. – 2011. – Vol. 6 (11). – P. 23–28.

809. Tokar, F. Vzťahy nadzemnej biomasy v produkčnom priestore zmiesaneho porastu gastana jedleho (*Castanea sativa* Mill.) a duba zimneho (*Quercus petraea* Liebl.) / F. Tokar // Lesnictvi (Forestry). – 1980. – Vol. 26. – No. 5. – P. 427–440. (словацк.).

810. Tokar, F. Vzťahy nadzemnej biomasy v produkčnom priestore zmiesaneho porastu gastana jedleho (*Castanea sativa* Mill.) a borovice sosny (*Pinus sylvestris* L.) / F. Tokar // Lesnictvi (Forestry). – 1983. – Vol. 29. – No. 12. – P. 1061–1072.

(СЛОВАЦК.).

811. Tokar, F. Nadzemna biomasa nezmiesaneho porastu orecha cierneho (*Juglans nigra* L.) / F. Tokar // Lesnictvi (Forestry). – 1986a. – Vol. 32. – No. 8. – P. 717–722. (СЛОВАЦК.).

812. Tokar, F. Nadzemna biomasa zmiesaneho porastu orecha cierneho (*Juglans nigra* L.) a lipy malolistnej (*Tilia cordata* Mill.) / F. Tokar // Lesnictvi (Forestry). – 1986b. – Vol. 32. – No. 11. – P. 1011–1020. (СЛОВАЦК.).

813. Tokar, F. Nadzemna biomasa nezmiesaneho porastu duba cerveneho (*Quercus rubra* L.) / F. Tokar // Lesnictvi (Forestry). – 1987. – Vol. 33. – No. 2. – P. 137–143. (СЛОВАЦК.).

814. Tolwinski-Ward, S. E. An efficient forward model of the climate controls on inter-annual variation in tree-ring width / S. E. Tolwinski-Ward, M. N. Evans, M. K. Hughes, K. J. Anchukaitis // Climate Dynamics. – 2011. – Vol. 36 (11). – P. 2419–2439.

815. Tolwinski-Ward, S. Bayesian parameter estimation and interpretation for an intermediate model of tree-ring width / S. Tolwinski-Ward, K. J. Anchukaitis, M. N. Evans // Climate of the Past. – 2013. – Vol. 9. – P. 1481–1493.

816. Tomczak, A. The effect of tree slenderness on wood properties in Scots pine. Part II: modulus of rupture and modulus of elasticity / A. Tomczak, T. Jelonek, M. Jakubowski, W. Pazdrowski // Annals of Warsaw University of Life Sciences – SGGW : Forestry and Wood Technology. – 2016. – Vol. 96. – P. 188–194.

817. Tomlinson, K. W. Relative growth rate variation of evergreen and deciduous savanna tree species is driven by different traits / K. W. Tomlinson, L. Poorter, F. Bongers et al. // Annals of Botany. – 2014. – Vol. 114. – P. 315–324.

818. Toromani, E. Growth response of silver fir and Bosnian pine from Kosovo / E. Toromani, F. Bojaxhi // South-East European Forestry. – 2010. – Vol. 1. – P. 20–28.

819. Tran, T. J. Cluster analysis and topoclimate modeling to examine bristlecone pine tree-ring growth signals in the Great Basin, USA / T. J. Tran, J. M. Bruening, A. G. Bunn, M. W. Salzer, S. B. Weiss // Environmental Research Letters. – 2017. – Vol. 12 (1). – Article 014007.

820. Tranquillini, W. Die Bedeutung des Lichtes und der Temperatur für die Kohlendioxidassimilation von *Pinus cembra* – Jungwuchs an einem hochalpinen Standort / W. Tranquillini // *Planta*. – 1955. – Vol. 46. – No. 2. – P. 154–178.

821. Treitz, P. LiDAR sampling density for forest resource inventories in Ontario, Canada / P. Treitz, K. Lim, M. Woods, D. Pitt, D. Nesbitt, D. Etheridge // *Remote Sensing*. – 2012. – Vol. 4. – P. 830–848.

822. Trenberth, K. E. Global warming and changes in drought / K. E. Trenberth, A. Dai, G. van der Schrier et al. // *Nature Climate Change*. – 2014. – Vol. 4. – P. 17–22.

823. Tuhkanen, S. A circumboreal system of climatic-phytogeographical regions / S. Tuhkanen // *Acta Botanica Fennica*. – 1984. – Vol. 127. – P. 1–50.

824. Tyrrell, T. The relative influences of nitrogen and phosphorus on oceanic primary production / T. Tyrrell // *Nature*. – 1999. – Vol. 400 (6744). – P. 525–531.

825. Ubuy, M. H. Aboveground biomass models for trees and shrubs of enclosures in the drylands of Tigray, northern Ethiopia / M. H. Ubuy, T. Eid, O. M. Bollandasås, E. Birhane // *Journal of Arid Environments*. – 2018. – Vol. 156. – P. 9–18.

826. Usoltsev, V. A. Mensuration of forest biomass: Modernization of standard base of forest inventory / V. A. Usoltsev // *Proceedings of the XIX World Congress Proceedings, IUFRO, Division 4. Canada, Montreal, 1990*. – P. 79–92.

827. Usoltsev, V. A. Single-tree biomass data for remote sensing and ground measuring of Eurasian forests: digital version [Электронный ресурс] / V. A. Usoltsev // The second edition, enlarged. Yekaterinburg : Ural State Forest Engineering University; Botanical Garden of Ural Branch of RAS, 2020a. – Available at: <https://elar.usfeu.ru/handle/123456789/9647/>.

828. Usoltsev, V. A. Forest biomass and primary production database for Eurasia: digital version [Электронный ресурс] / V. A. Usoltsev // The third edition, enlarged. Monograph. Yekaterinburg : USFU, 2020b. – Available at: https://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/9648/1/Base_v2.xlsx.

829. Usoltsev, V. A. Stem taper, density and dry matter content in biomass of trees growing in Central Eurasia [Электронный ресурс] / V. A. Usoltsev // CD-monograph. Yekaterinburg : Ural State Forest Engineering University, Botanical Gar-

den of Ural Branch of RAS, 2020c. – Available at: <https://elar.usfeu.ru/handle/123456789/9649>.

830. Usoltsev, V. A. Stand biomass dynamics of pine plantations and natural forests on dry steppe in Kazakhstan / V. A. Usoltsev, J. K. Vanclay // *Scandinavian Journal of Forest Research*. – 1995. – Vol. 10. – P. 305–312.

831. Usoltsev, V. A. Aboveground biomass carbon in the alpine and arctic treeline ecotones in the Ural region / V. A. Usoltsev, Z. Somogyi, V. P. Chasovskikh, Yu. V. Noritsina // *Environment and Natural Resources Research*. – 2014. – Vol. 4. – No. 4. – P. 1–15.

832. Usoltsev, V. A. Cambiare la struttura di una biomassa di abeti (*Picea* sp.) e abete bianco (*Abies* sp.) nei Eurasian gradienti transcontinentali (Изменение структуры фитомассы деревьев ели (*Picea* sp.) и пихты (*Abies* sp.) в трансконтинентальных градиентах Евразии / Change of structure of *Picea* sp. and *Abies* sp. tree biomass in transcontinental gradients of Eurasia) / V. A. Usoltsev, V. P. Chasovskikh, D. V. Noritsin // *Italian Science Review*. – 2015. – No. 10 (31). – P. 183–188.

833. Usoltsev, V. A. Foliage productivity in Eurasian forests as related to climatic variables / V. A. Usoltsev, S. O. R. Shobairi, V. P. Chasovskikh // *Discovery Nature*. – 2018. – Vol. 12. – P. 91–101.

834. Usoltsev, V. A. Comparing of allometric models of single-tree biomass intended for airborne laser sensing and terrestrial taxation of carbon pool in the forests of Eurasia / V. A. Usoltsev, S. O. R. Shobairi, V. P. Chasovskikh // *Natural Resource Modeling*. – 2019. – Vol. 32. – Article e12187.

835. Usoltsev, V. A. Prediction of allometric models of stand biomass of *Betula* sp. in Eurasia / V. A. Usoltsev, S. O. R. Shobairi, A. Ahrari, M. Zhang, V. P. Chasovskikh // *Indian Journal of Ecology*. – 2020a. – Vol. 47 (2). – P. 517–522.

836. Usoltsev, V. A. Additive allometric model of *Quercus* spp. stand biomass for Eurasia / V. A. Usoltsev, S. O. R. Shobairi, V. P. Chasovskikh // *Ecological Questions*. – 2020b. – Vol. 31. (2). – P. 39–46.

837. Usoltsev, V. A. Are there differences in the response of natural stand and

plantation biomass to changes in temperature and precipitation? A case for two-needled pines in Eurasia / V. A. Usoltsev, O. Shobairi, I. S. Tsepordey, A. Ahrari, M. Zhang, A. A. Shoaib, V. P. Chasovskikh // Journal of Resources and Ecology. – 2020c. – Vol. 11 (4). – P. 331–341. – DOI: 10.5814/j.issn.1674-764x.2020.04.001.

838. Usoltsev, V. A. Patterns for *Populus* spp. stand biomass in gradients of winter temperature and precipitation of Eurasia / V. A. Usoltsev, B. Chen, S. O. R. Shobairi, I. S. Tsepordey, V. P. Chasovskikh, S. A. Anees // Forests. – 2020d. – Vol. 11. – No. 9. – Article 906.

839. Usoltsev, V. A. Feedback modelling of natural stand and plantation biomass to changes in climatic factors (temperatures and precipitation): A special case for two-needle pines in Eurasia / V. A. Usoltsev, O. Shobairi, I. S. Tsepordey // Journal of Climate Change. – 2020e. – Vol. 6. – No. 2. – P. 15–32.

840. Usoltsev, V. A. Augmentative modelling: A template for *Populus* sp. stand biomass in Eurasia region / V. A. Usoltsev, S. O. R. Shobairi, I. S. Tsepordey, V. P. Chasovskikh // Indian Forester. – 2021a. – Vol. 147 (3). – P. 224–229.

841. Usoltsev, V. A. Allometric models to predicate single-tree biomass in the Eurasian *Larix* spp. forest / V. A. Usoltsev, O. Shobairi, I. S. Tsepordey, W. Zukow // Ecol. Quest. – 2021b. – Vol. 32. – Iss. 1. – P. 29–36.

842. Usoltsev, V. A. Allometric models of *Pinus* sp. biomass in climate gradients of Eurasia intended for airborne LiDAR sensing / V. A. Usoltsev, H. Lin, S. O. R. Shobairi, M. T. Kalaleh, I. S. Tsepordey, Z. Ye, S. A. Anees // The Journal of Forestry Research. – 2022. – Vol. 33 (5). – In press.

843. Vacek, Z. Dendrochronological data from twelve countries proved definite growth response of black alder (*Alnus glutinosa* [L.] Gaertn.) to climate courses across its distribution range / Z. Vacek, S. Vacek, J. Cukor, D. Bulušek, M. Slávik, I. Lukáčik, I. Štefančík, Z. Sitková, D. Eşen, F. Ripullone, O. Yildiz, M. Sarginci, G. D'Andrea, A. Weatherall, V. Šimůnek, V. Hájek, I. Králíček, R. Prausová, A. Bieniasz, A. Prokúpková, T. Putalová // Central European Forestry Journal. – 2022. – Vol. 68 (3). – P. 139–153.

844. Vaganov, E. A. Growth dynamics of conifer tree rings: Images of past and

future environments / E. A. Vaganov, M. K. Hughes, A. V. Shashkin // *Ecological Studies*. – 2006. – Vol. 183. – Heidelberg: Springer. – P. 354.

845. Valentine, H. T. A carbon-balance model of stand growth: a derivation employing pipe model theory and the self-thinning rule / H. T. Valentine // *Annals of Botany*. – 1988. – Vol. 62. – No. 4. – P. 389–396.

846. Valeriano, C. Drought drives growth and mortality rates in three pine species under Mediterranean conditions / C. Valeriano, A. Gazol, M. Colangelo, J. J. Camarero // *Forests*. – 2021. – Vol. 12. – Article 1700.

847. Vanninen, P. Effects of age and site quality on the distribution of biomass in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) / P. Vanninen, H. Ylitalo, R. Sievänen, A. Mäkelä // *Trees*. – 1996. – Vol. 10 (4). – P. 231–238.

848. Vasseur, F. Adaptive diversification of growth allometry in the plant *Arabidopsis thaliana* / F. Vasseur, M. Exposito-Alonso, O. J. Ayala-Garay et al. // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. – 2018. – Vol. 115 (13). – P. 3416–3421.

849. Vassiljev, I. M. Über den Wasserhaushalt von Pflanzen der Sandwüste im südöstlichen Kara-Kum / I. M. Vassiljev // *Planta*. – 1931. – Vol. 14. – P. 225–309.

850. Veloz, S. No-analog climates and shifting realized niches during the late Quaternary: Implications for 21st-century predictions by species distribution models / S. Veloz, J. W. Williams, J. L. Blois, F. He, B. Otto-Bliesner, Z. Liu // *Global Change Biology*. – 2012. – Vol. 18. – No. 5. – P. 1698–1713.

851. Vieilledent, G. A universal approach to estimate biomass and carbon stock in tropical forests using generic allometric models / G. Vieilledent, R. Vaudry, S. F. D. Andriamanohisoa, O. S. Rakotonarivo, Z. H. Randrianasolo, H. N. Razafindrabe, C. Bidaud Rakotoarivony, J. Ebeling, M. Rasamoelina // *Ecological Applications*. – 2012. – Vol. 22. – Iss. 2. – P. 572–583.

852. Vieira, J. Tree growth under climate change: Evidence from xylogenesis timings and kinetics / J. Vieira, A. Carvalho, F. Campelo // *Frontiers in Plant Science*. – 2020. – Vol. 11. – Article 90.

853. Vitousek, P. M. Nutrient cycling in moist tropical forest / P. M. Vitousek, R.

L. Jr. Sanford // *Annual Review of Ecology and Systematics*. – 1986. – Vol. 17. – P. 137–167.

854. Vogt, K. A. Conifer and angiosperm fine-root biomass in relation to stand age and site productivity in Douglas-fir forests / K. A. Vogt, D. J. Vogt, E. E. Moore et al. // *Journal of Ecology*. – 1987. – Vol. 75. – P. 857–870.

855. Vogt, K. A. Dynamics of forest floor and soil organic matter accumulation in boreal, temperate and tropical forests / K. A. Vogt, D. J. Vogt, S. Brown et al. / R. Lai, J. Kimble, E. Levine, B. A. Stewart (eds.) // *Soil management and greenhouse effect*. Boca Raton, FL : CRC, Lewis Publishers, 1995. – P. 159–178.

856. Vonesh, E. F. Efficient inference for random-coefficient growth curve models with unbalanced data / E. F. Vonesh, R. L. Carter // *Biometrics*. – 1987. – Vol. 43. – No. 3. – P. 617–628.

857. Vose, J. M. Effects of climatic variability and change on forest ecosystems: A comprehensive science synthesis for the U.S. forest sector / J. M. Vose, D. L. Peterson, T. Patel-Weynand // U. S. Department of Agriculture Forest Service. Portland, Oregon. General Technical Report PNW-GTR-870, 2012. – P. 265.

858. Vyskot, M. Biomass of the tree layer of a spruce forest in the Bohemian Uplands / M. Vyskot // Praha: Academia, 1981. – P. 397.

859. Vyskot, M. *Larix decidua* Mill. in biomass / M. Vyskot // *Rozpravy Československé Akademie Véd. Rada Matematických a Přírodních Véd. Praha*. – 1982. – Vol. 92. – No. 8. – P. 1–162.

860. Wagers, S. Using TLS-measured tree attributes to estimate above ground biomass in small black spruce trees / S. Wagers, G. Castilla, M. Filiatrault, G. A. Sanchez-Azofeifa // *Forests*. – 2021. – Vol. 12. – Article 1521.

861. Wang, J. R. Biomass estimation errors associated with the use of published regression equations of paper birch and trembling aspen / J. R. Wang, A. L. Zhong, J. P. Kimmins // *North. J. Appl. For.* – 2002. – Vol. 19. – P. 128–136.

862. Wang, J. Y. Study on biomass of water conservation forest on north slope of Qilian Mountains / J. Y. Wang, K. J. Ju, H. E. Fu, X. X. Chang, H. Y. He // *Journal of Fujian College of Forestry*. – 1998. – Vol. 18. – P. 319–325. (In Chinese)

863. Wang, L. Individual tree-crown delineation and treetop detection in high-spatial-resolution imagery / L. Wang, P. Gong, G. S. Biging // *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*. – 2004. – Vol. 70 (3). – P. 351–358.

864. Wang, M. An empirical comparison of two subject-specific approaches to dominant heights modeling: The dummy variable method and the mixed model method / M. Wang, B. E. Borders, D. Zhao // *Forest Ecology and Management*. – 2008. – Vol. 255. – P. 2659–2669.

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

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

867. Wang, Y. Gridding Machine, a database and software for Earth system modeling at global and regional scales / Y. Wang, P. Köhler, R. K. Braghiere, M. Longo // *Scientific Data*. – 2022. – Vol. 9. – Article 258.

868. Wang, Z. Leaf water content contributes to global leaf trait relationships / Z. Wang, H. Huang, H. Wang, J. Peñuelas, J. Sardans, Ü. Niinemets, K. J. Niklas, Y. Li, J. Xie, I. J. Wright // *Nature Communications*. – 2022. – Vol. 13. – Article 5525.

869. Wang, X. Product and residue biomass equations for individual trees in rotation age *Pinus radiata* stands under three thinning regimes in New South Wales, Australia / X. Wang, H. Bi, F. Ximenes, J. Ramos, Y. Li // *Forests*. – 2017. – Vol. 8. – Article 439.

870. Waring, R. H. Forest ecosystems: concepts and management / R. H. Waring, W. H. Schlesinger // New York : Academic Press, 1985. – 340 p.

871. Watts, J. D. A satellite data driven biophysical modeling approach for estimating northern peatland and tundra CO₂ and CH₄ fluxes / J. D. Watts, J. S. Kimball, F.-J. W. Parmentier et al. // *Biogeosciences Discuss*. – 2013. – Vol. 10. – P. 16491–16549.

872. Wayu, S. Evaluation of dry matter yield, yield components and nutritive value of selected alfalfa (*Medicago sativa* L.) cultivars grown under Lowland Raya Valley, Northern Ethiopia / S. Wayu, T. Atsbha // African Journal of Agricultural Research. – 2019. – Vol. 14 (15). – P. 705–711.

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

874. Weck, J. Forstliche Zuwachs- und Ertragskunde / J. Weck // Radebeul und Berlin : Neumann Verlag, 1955. – P. 160.

875. West, G. B. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology / G. B. West, J. H. Brown, B. J. Enquist // Science. – 1997. – Vol. 276. – P. 122–126.

876. West, G. B. A general model for the structure and allometry of plant vascular system / G. B. West, J. H. Brown, B. J. Enquist // Nature. – 1999. – Vol. 400. – P. 664–667.

877. Westerling, A. L. Warming and earlier spring increase Western U.S. forest wildfire activity / A. L. Westerling, H. G. Hidalgo, D. R. Cayan, T. W. Swetnam // Science. – 2006. – Vol. 313 (5789). – P. 940–943.

878. Westman, W. E. The pygmy forest region of Northern California: studies on biomass and primary productivity / W. E. Westman, R. H. Whittaker // The Journal of Ecology. – 1975. – Vol. 63. – P. 493–520.

879. White, J. C. Remote sensing technologies for enhancing forest inventories: A review / J. C. White, N. C. Coops, M. A. Wulder et al // Canadian Journal of Remote Sensing. – 2016. – Vol. 42. – P. 619–641.

880. Whittaker, R. H. Methods of assessing terrestrial productivity // R. H. Whittaker, P. L. Marks, H. Lieth, R.H. Whittaker (eds.) // Primary productivity of the biosphere. Ecological Studies: Analysis and Synthesis. Berlin, Heidelberg, New York : Springer-Verlag. – 1975. – Vol. 14. – P. 55–118.

881. Wilmking, M. Recent climate warming forces contrasting growth responses of white spruce at treeline in Alaska through temperature thresholds / M. Wilmking, G.

P. Juday, V. A. Barber, H. S. J. Zald // *Global Change Biology*. – 2004. – Vol. 10. – P. 1724–1736.

882. Wilson, J. W. An analysis of plant growth and its control in Arctic environments / J. W. Wilson // *Annals of Botany*. – 1966. – Vol. 30. – No. 119. – P. 383–402.

883. Wirth, C. Generic biomass functions for Norway spruce in Central Europe – a metaanalysis approach toward prediction and uncertainty estimation / C. Wirth, J. Schumacher, E.-D. Schulze // *Tree Physiology*. – 2004. – Vol. 24. – P. 121–139.

884. Wolfe, B. T. Does leaf shedding protect stems from cavitation during seasonal droughts? A test of the hydraulic fuse hypothesis / B. T. Wolfe, J. S. Sperry, T. A. Kursar // *New Phytologist*. – 2016. – Vol. 212. – P. 1007–1018.

885. Wondrade, N. Estimating above ground biomass and carbon stock in the Lake Hawassa Watershed, Ethiopia by integrating remote sensing and allometric equations / N. Wondrade, O. B. Dick, H. Tveite // *Forest Research*. – 2015. – Vol. 4. – No. 3. – Article 1000151.

886. Worbes, M. Relations between water balance, wood traits and phenological behavior of tree species from a tropical dry forest in Costa Rica – a multifactorial study / M. Worbes, S. Blanchart, E. Fichtler // *Tree Physiology*. – 2013. – Vol. 33. – P. 527–536.

887. World Weather Maps, 2007 [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://www.mapsofworld.com/referrals/weather/> (дата обращения: 15.06.2018).

888. Wright, I. J. The worldwide leaf economics spectrum / I. J. Wright, P. B. Reich, M. Westoby et al. // *Nature*. – 2004. – Vol. 428. – P. 821–827.

889. Wu, Z. Assessing differences in the response of forest aboveground biomass and composition under climate change in subtropical forest transition zone / Z. Wu, E. F. Dai, Z. F. Wu, M. Z. Lin // *Science of the Total Environment*. – 2020. – Vol. 706. – Article 135746.

890. Xiang, W. Effects of stand age on tree biomass partitioning and allometric equations in Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantations / W. Xiang, L. Li, S. Ouyang, W. Xiao, L. Zeng, L. Chen, P. Lei, X. Deng, Y. Zeng, J. Fang, D. I. Forrester // *European Journal of Forest Research*. – 2021. – Vol. 140. – P. 317–332.

891. Xie, Y. Remote sensing imagery in vegetation mapping: a review / Y. Xie, Z. Sha, M. Yu // *Journal of Plant Ecology*. – 2008. – Vol. 1 (1). – P. 9–23.
892. Yagi, T. Within-tree variations in shoot differentiation patterns of 10 tall tree species in a Japanese cool-temperate forest / T. Yagi // *Canadian Journal of Botany*. – 2011. – Vol. 82 (2). – P. 228–243.
893. Yang, K.-C. Impact of spacing on juvenile wood and mature wood properties of white spruce (*Picea glauca*) / K.-C. Yang // *Taiwan Lin Ye Ke Xue*. – 2002. – Vol. 17. – Iss. 1. – P. 13–29.
894. Yang, K. C. Impact of spacing on tracheid length, relative density, and growth rate of juvenile wood and mature wood in *Picea mariana* / K. C. Yang, G. Hazenberg // *Canadian Journal of Forest Research*. – 2011. – Vol. 24. – Iss. 5. – P. 996–1007.
895. Yang, X. D. Tree architecture varies with forest succession in evergreen broad-leaved forests in eastern China / X. D. Yang, E. R. Yan, S. X. Chang, L. J. Da, X. H. Wang // *Trees*. – 2015. – Vol. 29 (1). – P. 43–57.
896. Ye, Z. Climate warming since the holocene accelerates west-east communication for the Eurasian temperate water strider species *Aquarius paludum* / Z. Ye, J. Yuan, J. Damgaard, G. M. Berchi et al. // *Molecular Biology and Evolution*. – 2022. – Vol. 39 (5). – Article msac089.
897. Yeboah, D. Variation in wood density and carbon content of tropical plantation tree species from Ghana / D. Yeboah, A. J. Burton, A. J. Storer, E. Opuni-Frimpong // *New Forests*. – 2014. – Vol. 45. – Iss. 1. – P. 35–52.
898. Yu, G. Age-dependent tree-ring growth responses to climate in Qilian juniper (*Sabina przewalskii* Kom.) / G. Yu, Y. Liu, X. Wang, K. Ma // *Trees*. – 2008. – Vol. 22. – P. 197–204.
899. Yuen, J. Q. Uncertainty in below-ground carbon biomass for major land covers in Southeast Asia / J. Q. Yuen, A. D. Ziegler, E. L. Webb, C. M. Ryan // *Forest Ecology and Management*. – 2013. – Vol. 310. – P. 915–926.
900. Zar, J. R. Calculation and miscalculation of the allometric equation as a model in biological data / J. R. Zar // *BioScience*. – 1968. – Vol. 18 (12). – P. 1118–

1120.

901. Zavitkovski, J. Biomass production of several jack pine provenances at three Lake States locations / J. Zavitkovski, R. M. Jeffers, H. Nienstaedt, T. F. Strong // *Can. J. For. Res.* – 1981. – Vol. 11. – P. 441–447.

902. Zeller, L. Tree species richness enhances stand productivity while stand structure can have opposite effects, based on forest inventory data from Germany and the United States of America / L. Zeller, J. Liang, H. Pretzsch // *Forest Ecosystems.* – 2018. – Vol. 5. – P. 4. – DOI: 10.1186/s40663-017-0127-6.

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

904. Zeng, W. S. Using nonlinear mixed model and dummy variable model approaches to construct origin-based single tree biomass equations / W. S. Zeng // *Trees.* – 2015. – Vol. 29. – No. 1. – P. 275–283.

905. Zeng, W. S. Modeling crown biomass for four Pine species in China / W. S. Zeng // *Forests.* – 2015. – Vol. 6. – P. 433–449.

906. Zeng, W. S. Developing tree biomass models for eight major tree species in China / W. S. Zeng // *Biomass volume estimation and valorization for energy. Chapter 1.* Ed. by J. S. Tumuluri. – Intech Publisher. – 2017. – P. 3–21.

907. Zeng, W. S. Individual tree biomass equations and growth models sensitive to climate variables for *Larix* spp. in China / W. S. Zeng, H. R. Duo, X. D. Lei, X. Y. Chen, X. J. Wang, Y. Pu, W. T. Zou // *European Journal of Forest Research.* – 2017. – Vol. 136. – No. 2. – P. 233–249.

908. Zeng, W. S. Comparison of different methods for estimating forest biomass and carbon storage based on National Forest Inventory data / W. S. Zeng, X. Y. Chen, Y. Pu, X. Y. Yang // *Forest Research.* – 2018. – Vol. 31 (1). – P. 66–71. (In Chinese with Engl. abstract).

909. Zeng, W. S. Assessment of individual tree above- and below-ground biomass models for 34 tree species in China / W. S. Zeng // *New Ideas Concerning Science*

and Technology. – 2020. – Vol. 2. – P. 26–37.

910. Zerihun, A. Patterns of below- and aboveground biomass in *Eucalyptus populnea* woodland communities of northeast Australia along a rainfall gradient / A. Zerihun, K. D. Montagu, M. B. Hoffmann, S. G. Bray // Ecosystems. – 2006. – Vol. 9. – P. 501–515.

911. Zhang, C. Developing aboveground biomass equations both compatible with tree volume equations and additive systems for single-trees in poplar plantations in Jiangsu Province, China / C. Zhang, D.-L. Peng, G.-S. Huang, W.-S. Zeng // Forests. – 2016. – Vol. 7. – No. 2. – Article 32.

912. Zhang, C. Mapping individual tree species in an urban forest using airborne lidar data and hyperspectral imagery / C. Zhang, F. Qiu // Photogrammetric Engineering & Remote Sensing. – 2012. – Vol. 78 (10). – P. 1079–1087.

913. Zhang, H. Influences of stand characteristics and environmental factors on forest biomass and root-shoot allocation in southwest China / H. Zhang, T. Song, K. Wang, H. Yang et al. // Ecological Engineering. – 2016a. – Vol. 91. – P. 7–15.

914. Zhang, L. Determining stem biomass of *Pinus massoniana* L. through variations in basic density / L. Zhang, X. Deng, X. D. Lei, W. Xiang, C. Peng, P. Lei, W. Yan // Forestry. – 2012a. – Vol. 85. – No. 5. – P. 601–609.

915. Zhang, L. Effect of climate on carbon storage growth models for three major coniferous plantations in China based on National Forest Inventory Data / L. Zhang, G. Lai, W. Zeng, W. Zou, S. Yi // Forests. – 2022a. – Vol. 13. – Article 882.

916. Zhang, L. Effects of increased precipitation on C, N and P stoichiometry at different growth stages of a cold desert annual / L. Zhang, H. Liu, Y. Chen et al. // Global Ecology and Conservation. – 2022b. – Vol. 37. – Article e02158.

917. Zhao, D. Additional biomass estimation alternatives: nonlinear two- and three-stage least squares and full information maximum likelihood for slash pine / D. Zhao, T. B. Lynch, J. A. Westfall, J. W. Coulston // Canadian Journal of Forest Research. – 2022. – Vol. 52. – P. 1–14.

918. Zhen, Z. Trends in automatic individual tree crown detection and delineation – Evolution of LiDAR data / Z. Zhen, L. J. Quackenbush, L. Zhang // Remote Sensing.

– 2016. – Vol. 8 (4). – Article 333.

919. Zheng, D. Production of *Picea abies* in south-east Norway in response to climate change: A case study using process-based model simulation with field validation / D. Zheng, M. Freeman, J. Bergh, I. Røsberg, P. Nilsen // *Scandinavian Journal of Forest Research*. – 2002. – Vol. 17 (1). – P. 35–46. – DOI: 10.1080/028275802317221064.

920. Zhou, L. Genetic analysis of wood quality traits in Norway spruce open-pollinated progenies and their parent plus trees at clonal archives and the evaluation of phenotypic selection of plus trees / L. Zhou, Z. Chen, S.-O. Lundqvist et al. // *Canadian Journal of Forest Research*. – 2019. – Vol. 49 (7). – P. 810–818.

921. Zhou, L. Global systematic review with meta-analysis shows that warming effects on terrestrial plant biomass allocation are influenced by precipitation and mycorrhizal association / L. Zhou, X. Zhou, Y. He, Y. Fu, Z. Du, M. Lu, X. Sun, C. Li, C. Lu, R. Liu, G. Zhou, S. H. Bai, M. P. Thakur // *Nature Communications*. – 2022. – Vol. 13. – Article 4914.

922. Zhu, J. Y. Effects of plantation density on wood density and anatomical properties of red pine (*Pinus resinosa* Ait.) / J. Y. Zhu, C. T. Scott, K. L. Scallon, G. C. Myers // *Wood and Fiber Science*. – 2007. – Vol. 39. – Iss. 3. – P. 502–512.

923. Zhu, X. Canopy leaf water content estimated using terrestrial LiDAR / X. Zhu, T. Wang, A. K. Skidmore et al. // *Agricultural and Forest Meteorology*. – 2017. – Vol. 232. – P. 152–162.

924. Zianis, D. On simplifying allometric analyses of forest biomass / D. Zianis, M. Mencuccini // *Forest Ecol. Management*. – 2004. – Vol. 187. – P. 311–332.

925. Zianis, D. Predicting mean aboveground forest biomass and its associated variance / D. Zianis // *Forest Ecology and Management*. – 2008. – Vol. 256. – P. 1400–1407.

926. Zubairov, B. Searching for the best correlation between climate and tree rings in the Trans-Ili Alatau, Kazakhstan / B. Zubairov, K.-U. Heußner, H. Schröder // *Dendrobiology*. – 2018. – Vol. 79. – P. 119–130.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
ГЛАВА 1. Состояние проблемы	10
1.1 Проблема устойчивого развития, глобальная роль лесов и их адаптационные возможности при изменении климата.....	10
1.1.1 Общие положения.....	10
1.1.2 Видовая адаптационная специфика.....	18
1.1.3 Проблема прогнозирования засух и их последствий.....	22
1.1.4 Закон лимитирующего фактора Либиха-Шелфорда.....	23
1.2 Всеобщие аллометрические модели фитомассы деревьев, модели смешанных эффектов и климатически обусловленные модели.....	29
1.2.1 Всеобщие аллометрические модели.....	29
1.2.2 Модели смешанных эффектов.....	35
1.2.3 Климатически обусловленные модели фитомассы на уровне деревьев.....	38
1.3 Актуальность дистанционного зондирования фитомассы лесного покрова.....	42
1.3.1 Общие положения.....	42
1.3.2 Перспективы лазерной технологии в оценке фитомассы лесов.....	44
1.3.3 Возможности лазерной идентификации древесных видов.....	47
1.3.4 Аллометрические модели для дистанционной оценки фитомассы деревьев.....	50
1.3.4.1 Моделирование фитомассы деревьев в открытых древесных сообществах на основе прямых измерений размеров кроны.....	50
1.3.4.2 Моделирование фитомассы деревьев в сомкнутых лесных сообществах на основе прямых измерений размеров кроны.....	52
1.3.4.3 Моделирование фитомассы деревьев в сомкнутых лесных сообществах на основе традиционных аллометрических зависимостей с включением размеров кроны в качестве дополнительных независимых переменных.....	53

1.3.4.4	<i>Рекурсивные модели фитомассы деревьев, совмещающие результаты наземной и лазерной таксации.....</i>	56
1.3.4.5	<i>Выбор структуры модели, предназначенной для оценки фитомассы деревьев путем лазерного зондирования.....</i>	59
1.4	Фитомасса и чистая первичная продукция (ЧПП) насаждений в географических градиентах.....	62
1.4.1	Регионализация всеобщих моделей путем введения фиктивных переменных.....	62
1.4.2	Модели фитомассы на уровне древостоев.....	65
1.4.3	Модели ЧПП на уровне древостоев.....	68
1.5	Изменение фитомассы деревьев и древостоев в территориальных градиентах температур и осадков.....	71
1.6	Относительные показатели фитомассы деревьев и древостоев лесообразующих древесных родов Евразии в градиентах природной зональности и континентальности климата.....	72
1.6.1	Продуктивность ассимиляционного аппарата (ПАА)	73
1.6.2	Отношение подземной фитомассы к надземной (ОПН)	74
1.6.3	Охвоенность побегов сосны обыкновенной в географических градиентах Евразии.....	78
1.6.3.1	<i>Общие положения.....</i>	78
1.6.3.2	<i>Плотность охвоения побегов как индикатор загрязнения среды.....</i>	80
1.6.3.3	<i>Плотность охвоения побегов (ПОП) в географических координатах на примере сосны обыкновенной.....</i>	85
1.7	Прогностические возможности чувствительных к изменению климата моделей фитомассы деревьев и древостоев при использовании принципа пространственно-временного замещения.....	92
1.8	Квалиметрические показатели фитомассы: географические аспекты..	94
1.8.1	Плотность древесины и коры деревьев.....	94
1.8.2	Содержание сухого вещества в компонентах фитомассы.....	98
	Заключение по главе 1.....	102
ГЛАВА 2. Базы данных и методология исследования.....		105
2.1	Общие сведения об используемых базах данных.....	105
2.2	О качественном уровне сформированных баз данных о биопродук-	119

	тивности лесов Евразии.....	
2.3	Обоснование выбора зимней, а не летней или среднегодовой температуры, при разработке моделей фитомассы, чувствительных к изменению климата.....	123
2.4	Моделирование массы отмерших ветвей растущих деревьев и ее вклад в углеродный пул лесной экосистемы.....	133
2.5	Сравнительный анализ некоторых структур регрессионных моделей с целью выбора наиболее приемлемой для реализации цели нашего исследования.....	152
2.5.1	Увеличение вклада климатических переменных в объяснение изменчивости фитомассы деревьев в связи с отклонением модели от аллометрии (на примере рода <i>Quercus</i> L.)	152
2.5.2	О базисной плотности ствола в качестве одной из независимых переменных в модели фитомассы дерева.....	154
2.5.3	О выборе структуры регрессионной модели фитомассы и ЧПП древостоев.....	157
	Заключение по главе 2.....	160
ГЛАВА 3. Всеобщие видоспецифичные аллометрические модели фитомассы деревьев лесообразующих родов Евразии.....		164
3.1	Всеобщие аллометрические модели фитомассы для наземной таксации.....	164
3.1.1	Оценка фитомассы деревьев по диаметру ствола на высоте груди.....	165
3.1.2	Оценка фитомассы деревьев по диаметру ствола и высоте дерева.....	177
3.1.3	Вклад длины кроны в объяснение изменчивости фитомассы деревьев посредством аллометрических моделей.....	184
3.2	Всеобщие аллометрические модели, предназначенные для оценки фитомассы по данным лазерного зондирования.....	196
	Заключение по главе 3.....	210
ГЛАВА 4. Аллометрические модели надземной фитомассы деревьев для наземной таксации лесообразующих родов Евразии, чувствительные к изменению температур и осадков, в контексте закона лимитирующего фактора Либиха-Шелфорда.....		213
4.1	Закономерности изменения фитомассы деревьев лесообразующих видов (родов) в территориально распределенных градиентах температур и осадков и проверка их соответствия действию закона лимитирующего фактора.....	213

	тирующего фактора на трансконтинентальном уровне.....	
4.2	Использование построенных моделей, чувствительных к территориальным градиентам температур и осадков, для прогнозирования изменений фитомассы деревьев в темпоральных градиентах температур и осадков на основе принципа пространственно-временного замещения.....	230
	Заключение по главе 4.....	237
ГЛАВА 5. Аллометрические модели фитомассы деревьев для лазерного зондирования лесообразующих родов Евразии, чувствительные к изменению температур и осадков, в контексте закона лимитирующего фактора.....		
		239
5.1	Закономерности изменения надземной фитомассы деревьев в территориальных градиентах температур и осадков и проверка их соответствия действию закона лимитирующего фактора на трансконтинентальном уровне.....	239
5.2	Использование построенных моделей, чувствительных к территориальным градиентам температур и осадков, для прогнозирования изменений надземной фитомассы деревьев в темпоральных градиентах температур и осадков на основе принципа пространственно-временного замещения.....	253
	Заключение по главе 5.....	257
ГЛАВА 6. Регрессионные модели фитомассы древостоев лесообразующих родов Евразии, чувствительные к изменению температур и осадков, в контексте закона лимитирующего фактора.....		
		260
6.1	Закономерности изменения фитомассы древостоев лесообразующих видов (родов) в территориально распределенных градиентах температур и осадков и проверка их соответствия действию закона лимитирующего фактора на трансконтинентальном уровне.....	260
6.2	Использование построенных моделей, чувствительных к территориальным градиентам температур и осадков, для прогнозирования изменений фитомассы древостоев в темпоральных градиентах температур и осадков на основе принципа пространственно-временного замещения.....	276
	Заключение по главе 6.....	278
ГЛАВА 7. Регрессионные модели надземной ЧПП древостоев лесообразующих родов Евразии, чувствительные к изменению температур и осадков, в контексте закона лимитирующего фактора.....		
		280

Заключение по главе 7.....	281
ГЛАВА 8. Обобщающие закономерности изменения надземной фитомассы деревьев и древостоев лесообразующих родов в трансконтинентальных градиентах среднегодовых осадков и средних температур января.....	
Заклучение по главе 8.....	285
ГЛАВА 9. Относительные показатели фитомассы деревьев и древостоев лесообразующих видов и родов Евразии в территориальных градиентах температур и осадков в контексте закона лимитирующего фактора.....	
9.1 Продуктивность ассимиляционного аппарата (ПАА)	286
9.2 Отношение подземной фитомассы к надземной (ОПН)	301
9.3 Плотность охвоения (облиствения) побегов (ПОП) деревьев лесообразующих видов в географических и климатических градиентах Евразии.....	314
9.3.1 Показатель ПОП деревьев сосны обыкновенной естественного и искусственного происхождения в градиентах температур и осадков Евразии.....	315
9.3.2 Показатель ПОП деревьев лесообразующих видов в градиентах температур и осадков Евразии.....	320
Заклучение по главе 9.....	330
ГЛАВА 10. Квалиметрические показатели фитомассы лесообразующих родов Евразии в градиентах температур и осадков в контексте закона лимитирующего фактора.....	
10.1 Изменение базисной плотности (БП) древесины и коры лесообразующих родов Евразии в градиентах температур и осадков.....	332
10.2 Изменение содержания сухого вещества (ССВ) в фитомассе деревьев лесообразующих родов Евразии в градиентах температур и осадков.....	340
Заклучение по главе 10.....	352
ОБЩЕЕ ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	354
ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ.....	359
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ.....	360
Оглавление	462

Монография

Цепордей Иван Степанович

**Биологическая продуктивность лесообразующих
видов в климатическом контексте Евразии**

Редактор **Р.В. Сайгина**

Оператор компьютерной верстки **О.А. Казанцева**

Подписано в печать 26.04.2023 Формат 60x84 1/16
Уч.-изд. л. **3,9** Усл. печ. л. **5,81** Тираж 300 экз. (Первый завод 35 экз.)
Заказ № 7636

ФГБУН «Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук»
620144, Екатеринбург, ул. 8 марта 202 а

Типография ООО «ИЗДАТЕЛЬСТВО УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКИЙ ЦЕНТР УПИ»
620062, РФ, Свердловская область, Екатеринбург, ул. Гагарина, 35а,
оф. 2. Тел.: 8(343)362-91-16