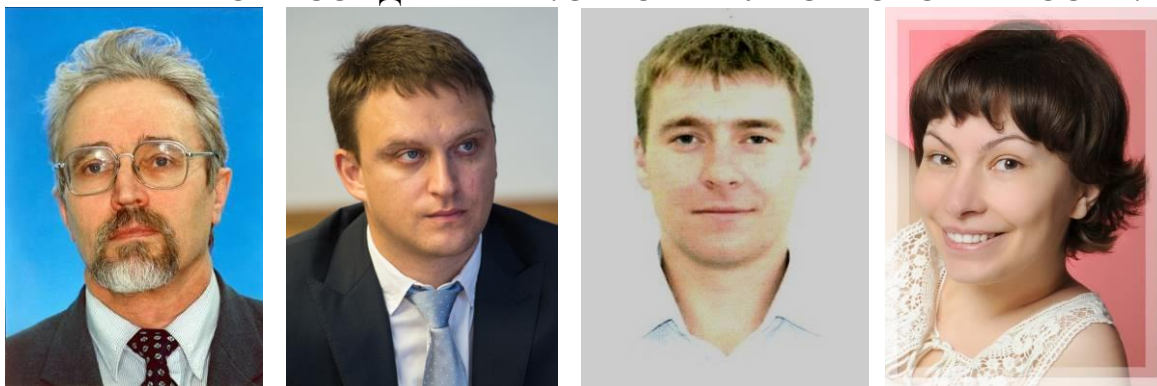


УДК 581.5

В.А. Усольцев^{1,2}, К.С. Субботин,¹ Д.С. Гаврилин,¹ Ю.В. Норицина²

¹Уральский государственный лесотехнический университет,
²Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург

МОДЕЛИРОВАНИЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ АССИМИЛЯТОВ В ФИТОМАССЕ ДЕРЕВЬЕВ: ЗАКОНЫ ИЛИ ЗАКОНОМЕРНОСТИ?



1. Введение

По определению А. Декандоля (De Candolle, 1855), «методы – это то, что характеризует сущность науки в каждую эпоху и чем определяется ее прогресс». Во второй половине XX столетия таким основополагающим методом в науке стало математическое моделирование как одна из реализаций системного подхода к анализу сложных природных процессов. При построении модели объект заменяется той или иной математической абстракцией в целях выявления закономерностей его поведения или функционирования. Для математиков является аксиомой тезис, что знание некоторых закономерностей освобождает от необходимости знания очень многих фактов.

В зависимости от цели исследования выбирается тот или иной метод математического моделирования, а поскольку каждый исследователь ставит перед собой свою цель, то методов моделирования и видов моделей накопилось уже неприлично много. В несколько меньшем количестве представлены классификации методов моделирования биоэкологических процессов (Глинский и др., 1965; Никитин, Швиденко, 1973, 1978; Munro, 1974; Антомонов, 1977; Флейшман, 1978; Розенберг, 1980, 1984; Pielou, 1981; Ågren, 1981; Кулль, Оя, 1984; Оя, 1985; Усольцев, 1985, 1988, 2003; Running, Gower, 1991; и др.), каждую из которых тот или иной автор строит, исходя из специфики своих научных интересов.

Существуют два принципиально разных подхода к математическому моделированию и соответственно две обширные группы моделей: дедуктивные (функциональные, физиологические, эколого-физиологические, имитационные и др.) и индуктивные (эмпирические, стохастические, феноменологические и др.). При дедуктивном подходе исследователь идет «от теории», т.е. имитационные модели «являются математической записью представлений автора модели о способе действия объекта» (Ивахненко, 1982. С. 24), и такие модели несут объяснительную функцию.

В частности, одна из современных имитационных моделей распределения ассимилятов в дереве построена на ранжировании отдельных частей дерева по приоритетам в получении ассимилятов (Палуметс, 1990; Palumets, 1991). Проблему распределения ассимилятов между частями дерева П. Рачко (1979) решает вводом «принципа максимальной первичной продуктивности», суть которого в том, что «новая биомасса рас-

пределяется по листьям, стволу и корням дерева таким образом, чтобы обеспечить максимальную скорость прироста общей биомассы дерева в следующий момент времени при условии, что состояние среды не меняется» (С. 86). В целом, модель П. Рачко представляет систему балансовых уравнений круговорота элементов питания, интенсивности фотосинтеза и взаимосвязи фитомасс фракций с их структурой. Примеры подобных моделей были приведены в наших предыдущих работах (Усольцев, 2003; Усольцев и др., 2012; 2014).

В группе моделей индуктивного характера идут «от эксперимента», т.е. вначале в соответствии с постановкой задачи набирается эмпирический материал, который затем анализируется и выявляются те или иные закономерности. Со времен И. Ньютона в течение 200 лет точные науки имели дело лишь с хорошо организованными системами, когда результаты исследований описывались легко интерпретируемыми функциональными связями, которым приписывалась роль абсолютных законов (Налимов, 1971). Обсуждая степень всеобщности той или иной закономерности и соотношение понятий закон и закономерность, Е. Ассман (Assmann, 1961) пишет: «Стохастический характер всех до сих пор наблюдаемых закономерностей делает маловероятным простое всеобщее решение... Только интеграция многочисленных отдельных явлений ведет к закономерностям, достаточно определенным и строгим. При этих обстоятельствах мы должны, по-видимому, довольствоваться описанием осциллирующих жизненных процессов с помощью приближенных математических функций, которые как можно лучше отражали бы усредненное поведение множества живых организмов. Термин закономерность роста более предпочтителен, поскольку в отличие от закона роста содержит предостерегающее ограничение. Математическая формулировка в каждом случае дает большие преимущества, поскольку обеспечивает лаконичность выражений и позволяет контролировать достоверность суждения посредством статистических методов оценки» (с. 201).

В.В. Антанайтис (1976) солидаризируется с Е. Ассманом, причем в более категоричной форме: «Стохастические связи не подчиняются теоретическим законам» (с. 7). Тем не менее, спустя 10 лет он пытается сформулировать компромиссный вариант закона-закономерности: «До сих пор четко сформулированные, всеобщие законы роста и производительности древостоев отсутствуют. Однако известен ряд так называемых законов, которые или охватывают лишь отдельные показатели роста, или требуют значительных уточнений» (Антанайтис и др., 1986. С. 5). Он видит перспективу в том, чтобы «...обобщить местные закономерности, превратить их во всеобщие и раскрыть законы» (там же, с. 7). Но известно, что обобщая, например, известные местные таблицы хода роста древостоев и составляя на их основе всеобщие таблицы, мы отнюдь не «раскрываем законы» роста, а приходим к пониманию того, что такие «всеобщие таблицы» не работают в местных условиях, давая либо положительные, либо отрицательные смещения. Это основополагающий отличительный признак стохастических закономерностей: чем больше их «обобщают», тем в большей степени результат обобщения отдалается от понятия «закон».

Применение физических правил к биологическим системам обычно не дает желаемого результата (Dhar, Giuliani, 2010). Например, в фитогеографии функциональные связи «...всегда осложнены и затемнены наложением на основные связи многочисленных второстепенных», и поэтому «однозначных связей в физико-географической среде не бывает» (Арманд, 1949. С. 89-90). Стохастическую природу окружающего мира Н.Н. Моисеев (1986) интерпретирует в терминах «классических» механизмов эволюции: «Изменчивость... создает то поле возможностей, откуда механизмы отбора отфильтровывают и формы существования, и формы движения, которые будут реализованы природой. Другими словами, любой процесс развития должен содержать стохастические составляющие» (С. 71).

В отличие от функциональной связи, эмпирическая закономерность «не содержит элемента объяснения закономерности, но лишь констатацию ее» (Арманд, 1949. С. 93), и кроме того, «любое феноменологическое описание работает только до тех пор, пока продолжают работать по-старому существенные и часто неизвестные нам механизмы» (Виленкин, 1978. С. 16). Тем не менее, эмпирическая закономерность дает возможность сиюминутного прогноза наиболее вероятного значения функции при заданных значениях аргументов. Законы физики и химии дают механистическое представление о биологических процессах (Houghton et al., 1996; Bengtsson, 1999). Еще И. Шмитхюзен (1966) писал, что «явления, происходящие в органическом мире, невозможно объяснить одними лишь физическими законами», хотя «сама жизнь в свою очередь подчиняется законам физики» (С. 10). Богатство растительных видов в сочетании с сильно изменчивой биотической и абиотической окружающей средой практически делают невозможным получение обобщающих закономерностей. Экологи, например, могут объяснить не более 10% изменчивости наблюдаемых в экспериментах явлений (Møller, Jennions, 2002).

Некоторое исключение из этой общей тенденции представляют аллометрические взаимосвязи между количественными характеристиками организмов.

2. Аллометрия: закон или закономерность?

Начиная с XIX века, исследователи, включая О. Снелла (Snell, 1892) и Е. Дюбуа (Dubois, 1897), отмечали, что у различных видов связи между массой отдельных частей и целого организма хорошо описываются математическим соотношением вида

$$Y = a X^b, \quad (1)$$

где X может обозначать, например, массу всей особи данного вида (P , г или кг) или её размер (например, у дерева – диаметр ствола D , см, и Y – массу того или иного органа особи, г или кг. Параметр a называют аллометрической константой, а параметр b – экспонентой масштабирования. О. Снелл (1892) и Е. Дюбуа (1897) показали очень строгие отношения между размерами мозга и тела с экспонентой масштабирования $2/3$ по целому ряду различных видов животных. Пирсолл (Pearsall, 1927) применил уравнение (1) для анализа соотношений между органами различных растений в ходе их роста; в этом случае экспонента масштабирования математически эквивалентна соотношению относительных скоростей роста органов X и Y (Huxley, 1932). Позднее идея аллометрического роста была развита С. Гулдом (Gould, 1966), В.М. Шмидтом (1969), М.В. Миной и Г.А. Клевезаль (1976), К. Никласом (Niklas, 2004), С. Куяхом с соавторами (Kuyah et al., 2013) и многими другими. М.В. Мина и Г.А. Клевезаль (1976) обсудили понятия онтогенетической и статической аллометрии и взаимосвязь между ними.

В результате анализа статической аллометрии *масса листвы ~ диаметр ствола* березы и осины в возрастном диапазоне от 10 до 70 лет В.А. Усольцевым (1973, 1976а) установлена параболическая связь b с возрастом дерева (**рис. 1**) при корреляционном отношении соответственно 0,7 и 0,8. Первые производные уравнений (см. **рис. 1**), приравненные нулю, дали значения возраста (соответственно 39 и 35 лет), соответствующие моменту наибольшей интенсивности самоизреживания древостоев в терминах массы ассимилирующего аппарата. Аналогичные колоколообразные кривые получены также для массы листвы на 1 га тех же древостоев, показавшие максимум массы листвы примерно в тех же возрастах. С учетом ошибки (доверительного диапазона) упомянутых колоколообразных зависимостей сделан вывод, что в березняках и осинниках существует общий возрастной диапазон от 30 до 40 лет, соответствующий максимальной интенсивности самоизреживания и максимальной массе листвы на единице площади березовых и осиновых древостоев.

В результате анализа онтогенетической аллометрии *масса ветвей ~ масса ствола* у берёз порослевого и семенного происхождений в возрастном диапазоне от 5 до 34 лет (т.е. до пика интенсивности самоизреживания), В.А. Усольцевым (1976б) для тех и других берёз установлено явление изометрии, или пропорционального роста ($b = 1$) с аллометрической константой a (или константой начального роста) у порослевых и семенных деревьев, равной соответственно 0,134 и 0,095 и коэффициентами R^2 соответственно 0,996 и 0,953. Это означает, что у порослевых деревьев приоритет распределения ассимилятов в их крону более выражен по сравнению с семенными, а распределение в ствол – напротив, в меньшей, по причине меньшей густоты и наличия большего пространства роста в порослевых березняках.

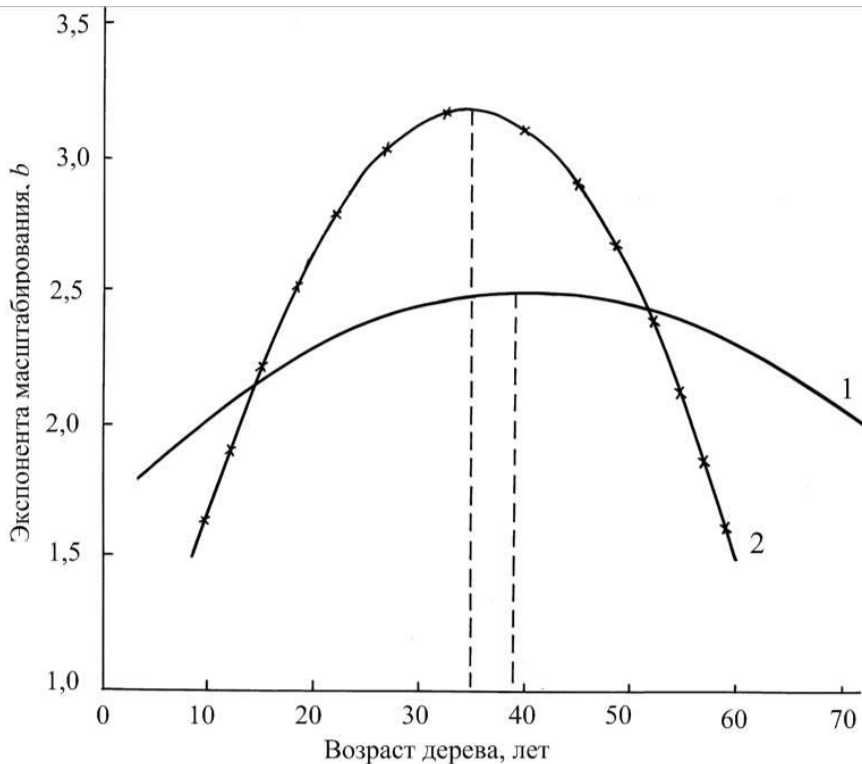


Рис. 1. Изменение экспоненты масштабирования b в берёзовых (1) и осиновых (2) древостоях в связи с их возрастом (Усольцев, 1973).

При постоянных условиях окружающей среды b может быть стабильным в течение длительного периода времени (Ingestad, Ågren, 1988). Исследования показали наличие строгих аллометрических соотношений у животных между скоростью метаболизма (например, скоростью дыхания всего организма) и массой тела с экспонентой масштабирования $3/4$ (Kleiber, 1932).

Е.В. Воробейчик (2001) видит принципиальное отличие статической аллометрии от онтогенетической в «существовании в выборке групп особей вместо одной особи» (с. 632). Под группой он понимает подмножество изоморфных объектов, когда «внутри групп особи имеют одинаковую форму, но различаются абсолютными размерами». При статической аллометрии может анализироваться выборка особей разного возраста, при этом коэффициенты b «засорены» изменчивостью объектов, не связанной с возрастными изменениями (неоднородная выборка). В таком случае экспонента масштабирования b представлена композицией теоретического коэффициента изометрического роста (при $b = 1$) и коэффициента регрессии, построенной по средним значениям групп, составляющих выборку. Использование b при анализе существенно неоднородных совокупностей таит опасность артефакта, вероятность которого тем выше, чем больше различия в структуре сравниваемых выборок. Поскольку задача использования (1) – в установлении разницы между степенным коэффициентом уравнения и теоретическим

коэффициентом изометрического роста, то: «...чем менее широкий интервал значений средних, соответственно, чем больше доля в общем варьировании внутригрупповой дисперсии, тем менее надежно заключение относительно отклонения роста от изометрического» (с. 634). Предлагается разбивать выборку на несколько групп, устанавливать в каждой среднее значение искомого признака и строить зависимость (1) по этим средним, а не по всей выборке. В противном случае автор предостерегает о возможности артефакта, и (со ссылкой на Р. Мэя) предполагает, что это - «предостережение, вселяющее ужас» (с. 634).

А.А. Дюльдиным (1973) было показано, что отношение коэффициентов вариации аргумента и функции согласно зависимости (1) постоянно и равно абсолютной величине b . «Это утверждение имеет приближенный характер, так как является следствием приближенных формул, - пишет далее А.А. Дюльдин. – Тем не менее, оно имеет определенную ценность, так как позволяет сопоставлять данные по изменчивости, выраженные через коэффициенты вариации, с данными о корреляции признаков, выраженными в аллометрической форме» (с. 98).

Г.Б. Кофман, исследуя аллометрию с позиций теории подобия (Кофман, 1981, 1982; Кофман, Кузьмичев, 1981), показал теоретический характер аллометрической функции (1) как проявления подобия в сравниваемой совокупности состояний и исследовал нетрадиционные варианты подобия, в частности, в процессах роста и изреживания древостоев. Позднее на материалах обширной мировой литературы им проведен анализ взаимосвязей (в том числе аллометрических) между ростом и формой деревьев. В заключение монографии он пишет (1986): «Исследование роста деревьев и древостоев в первую очередь должно основываться и учитывать именно их характерные биологические особенности. Применительно к деревьям одной из немногих таких идей является необходимость считаться с разделением биомассы стволов на инертную и физиологически активную, связанную с фотосинтезирующим аппаратом, с различными временами жизни кроны и дерева в целом. Изменчивость формы, очень большие различия в абсолютных размерах деревьев даже в чистом одновозрастном древостое явно обусловлены регуляцией между поверхностью и объемом, которая является, по-видимому, единственно возможной макроскопической адаптацией просто из-за отсутствия каких-либо альтернатив» (с. 185-186).

2.1. Аллометрия *масса ~ размер особи*

В качестве альтернативы эмпирическому подходу для расчета экспоненты масштабирования b в уравнении (1) Г. Вестом предложен биомеханический принцип структурных и экофизиологических моделей дерева (West et al., 1999). По мнению зарубежных «математизированных» экологов, «живой мир управляется законами, основанными на фрактальной геометрии и размерах организмов» (Whitfield, 2001. P. 342). Сегодня основная концепция лесоводов «видеть за деревьями лес» получает дальнейшее развитие, правда, с точностью «до наоборот». Идею этого развития можно выразить словами американского эколога Дж. Енквиста (цит. по: Whitfield, 2001): «Когда я иду по лесу, то меня не оставляет ощущение, что хотя это очень сложная система, но в основе этой сложности лежат очень простые правила» (с. 342).

В основу метода фрактальной модели Г. Веста (West et al., 1999) положены фрактальные свойства ветвящихся структур. Это означает, что общая схема ветвления дерева подразделяется на соподчиненные подсистемы, которые в последовательно уменьшающихся масштабах повторяют общую схему (рис. 2). Для расчета общей фрактальной модели интактные ветвящиеся системы расчленяются по порядкам ветвления, измеряются длина, масса и угол крепления каждого сегмента. При известных характеристиках доступных ветвей первого порядка, непосредственно примыкающих к

(1) надземной сухой массы (включающей ствол, кору, ветви и листву) деревьев P (кг) с диаметром их стволов на высоте груди D (см), и построен график частот распределения b по его ступеням (рис. 4). Среднее значение b , полученное по 279 уравнениям, достоверно отличалось от теоретического (2,67) и составило 2,368. Около 69% значений b приходится на диапазон 2,18-2,54, и около 13% - на диапазон 2,68-2,80. Однако средняя величина $b = 2,368$, рассчитанная по всем эмпирическим уравнениям, была существенно ниже теоретического значения 2,67.

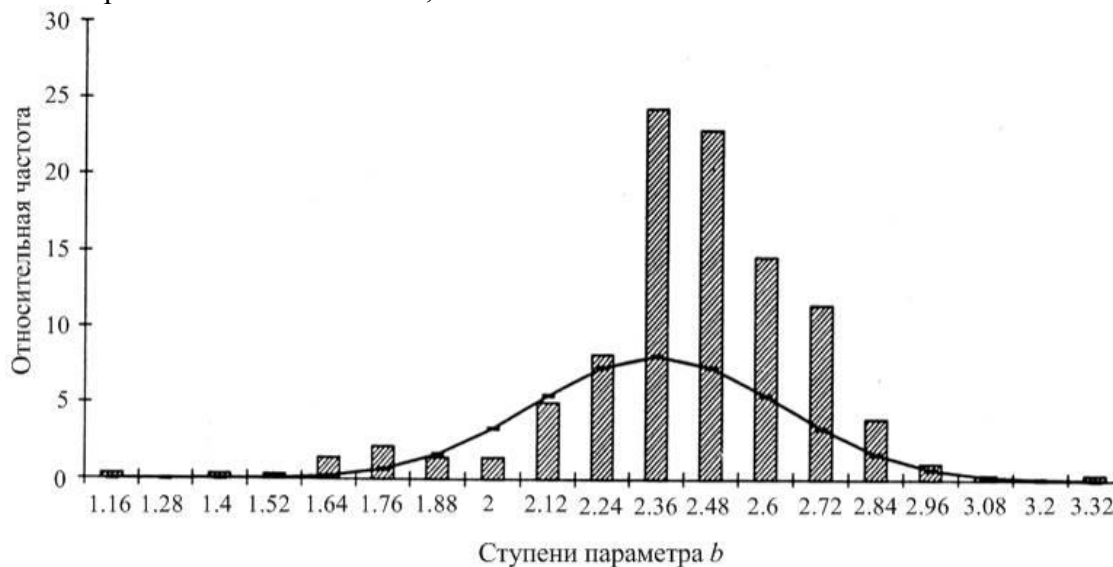


Рис. 4. Распределение частот по ступеням параметра b , полученного по 279 уравнениям (1), рассчитанным по фактическим данным разных авторов, на фоне кривой нормального распределения (Zianis, Mencuccini, 2004).

Д. Цианис и М. Менкуччини установили, что эмпирические модели обеспечивают лучшие предсказания массы дерева, чем теоретическая модель Г. Веста (West et al., 1999). Хотя последняя дает приемлемый уровень точности, ее применимость сомнительна, поскольку для ее валидации необходимо большое количество модельных деревьев. Основной недостаток принятия универсального значения b (либо 2,368, либо 2,67) состоит в том, что нет гибкости при переходе от одной сводки данных к другой в предположении, что отношение специфичных скоростей роста P и D (соответственно $(1/P)dP/dt$ и $(1/D)dD/dt$) для различных древесных пород, произрастающих в совершенно разных природных условиях, должно оставаться постоянным вопреки современному пониманию экофизиологических и экологических процессов. Поэтому принятие значения b как постоянной величины необходимо рассматривать в качестве «пробного камня», и это применимо лишь при ориентировочных оценках массы дерева.

Вопрос, какая модель вида (1) предпочтительнее для оценки фитомассы на 1 га: полученная по локальным или рассчитанная по обобщенным для нескольких регионов фактическим данным деревьев – был исследован нами по материалам 1260 модельных деревьев сосны обыкновенной, которые были взяты из 10 сводок данных, приуроченных к разным регионам Северной Евразии. Количество модельных деревьев в каждой сводке варьировало в пределах от 38 до 254 (Усольцев и др., 2006, 2012). В итоге рассчитаны 107 уравнений (1) для соотношения *надземная масса ~ диаметр ствола* и получены для каждого значения a и b . Среднее значение b составило 2,34, что почти совпадает с величиной $b = 2,37$, полученной Д. Цианисом и М. Менкуччини (Zianis, Mencuccini, 2004) по 279 уравнениям (1) для нескольких десятков древесных пород мира. Однако величина его, как и в обобщении Д. Цианиса и М. Менкуччини (Zianis,

Mencuccini, 2004), существенно ниже значения теоретической фрактальной модели Г. Веста ($b = 2,67$).

В этой связи необходимо установить степень приемлемости моделей (1) с теоретическим или эмпирическим значением b , а также моделей (1) разного уровня обобщения (т.е. рассчитанных по региональным или обобщенному массивам исходных данных) для адекватной оценки фитомассы на 1 га насаждения. Для расчета ошибок определения надземной фитомассы на 1 га с помощью моделей (1), рассчитанных для массы деревьев сосны, было выделено несколько уровней обобщения, с 1-го по 7-й (Усольцев и др., 2006). Базовый массив последовательно дополнен данными других регионов. Например, естественные сосняки Аман-Карагайского бора с 119 модельными деревьями (1-й уровень обобщения) дополнены естественными сосняками Ара-Карагайского бора и Казахского мелкосопочника и сформирован 2-й уровень обобщения (355 определений фитомассы), на 3-м уровне обобщения (609 определений) к предыдущему добавлена Красноярская лесостепь, 4-й уровень (945 определений) представлен всеми естественными сосняками и, наконец, 5-й уровень – это все 1260 определений фитомассы в естественных сосняках и культурах. Шестой уровень представлен эмпирической моделью (1) с величиной $b = 2,34$, и 7-й – теоретической моделью Г. Веста со значением $b = 2,67$. Фитомасса на 1 га рассчитана для древостоев каждой из 107 пробных площадей по каждому из четырех базовых регионов с нарастающим уровнем обобщения. Используя ряды распределения деревьев по диаметру для каждой пробной площади получены пять определений фитомассы на 1 га.

Каждое из полученных расчетных определений сопоставлялось с фактическим запасом фитомассы на 1 га, полученным по тем же рядам распределения, но не на основе моделей (1) разного уровня обобщения или моделей (1) с разными значениями b (2,34 и 2,67), а по фактическим определениям фитомассы на каждой пробной площади отдельно. Результаты расчета стандартной ошибки определения фитомассы на 1 га по моделям шести нарастающих уровней обобщения по отношению к фактическим значениям фитомассы показали тенденцию ее увеличения по мере повышения уровня обобщения аллометрической модели (1) с 1-го по 6-й с коэффициентом корреляции 0,59 (рис. 5). Если на 1-м уровне обобщения средняя ошибка составила 14% в диапазоне от 11 до 16%, то на 5-6-м уровнях – 20% в диапазоне от 17 до 26%. Средняя ошибка оценки фитомассы на 1 га по модели (1) при $b = 2,34$ составила 19% в диапазоне от 17 до 24% и по модели Г. Веста при $b = 2,67$ – 17% в диапазоне от 13 до 21%.

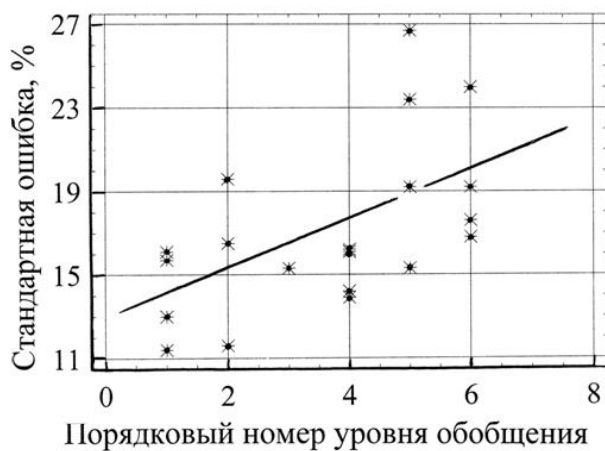


Рис. 5. Стандартная ошибка определения надземной фитомассы на 1 га по моделям (1) по отношению к значениям фитомассы, полученным по модельным деревьям каждой пробной площади, в зависимости от уровня обобщения моделей (1) (Усольцев и др., 2006).

Средняя стандартная ошибка определения надземной фитомассы на 1 га по модели Г. Веста оказалась на статистически значимом уровне ($t = 7,8 > t_{05} = 2,0$) выше на 2,5% по сравнению с локальными моделями (1-й уровень обобщения), что логически

объяснимо. В то же время, ошибка оценки фитомассы на 1 га по теоретической модели Г. Веста ниже (в среднем на 5%) по сравнению с оценкой, полученной по “всеобщей” модели, рассчитанной по всему нашему массиву 1260 определений. Хотя различие в ошибках статистически не значимо ($t = 0,23 < t_{05} = 2,0$), тем не менее, логически оно необъяснимо, поскольку модель Г. Веста не имеет никакого отношения к нашим экспериментальным данным. Этот парадокс пока не имеет приемлемого объяснения.

2.2. Аллометрия *масса органа ~ общая масса особи*

Другая биологическая модель, предложенная Г. Вестом с соавторами (West et al., 1997), известная как «теория метаболического масштабирования» (MST), объединяет аллометрические соотношения (1) как у растений, так и у животных. В этом случае в зависимости (1) Y – масса того или иного органа особи, а X – масса всей особи. Эта теория предполагает центральную роль системы водного транспорта в сосудах - у растений, и кровотока или дыхания - у животных. Она включает целый ряд предположений, из которых наиболее важным является фрактало-подобный дизайн системы водного транспорта в сосудах, и позволяет надеяться, что величина экспоненты масштабирования в (1), равная $\frac{3}{4}$, будет оптимальной. К. Никлас и Б. Энквист с коллегами (Enquist, Niklas, 2002; Niklas, 2004; McCarthy et al., 2007) развили MST на примере соотношений между частями растений. Они проверили свои предположения путем сопоставления разных биологических видов и показали, что наиболее часто экспонента масштабирования составляла $\frac{3}{4}$. Например, совмещая MST- модель с рядом допущений по длине, диаметру и плотности массы стволов и корней, они установили, что экспонента масштабирования в соотношениях *масса листва ~ ствол*, *листва ~ корни* и *ствол ~ корни* будет составлять соответственно $\frac{3}{4}$, $\frac{3}{4}$ и 1,0 (Enquist, Niklas, 2002).

Эти соотношения поддержаны базой данных в количестве от 400 до 700 определений (в зависимости от той или иной публикации), куда вошли данные 250-300 определений для сосудистых растений в диапазоне от небольших травянистых растений, выращенных в лаборатории, до взрослых деревьев из различных мировых естественных и искусственных лесов (Enquist, Niklas, 2002; Niklas, 2004). К. Никлас и Б. Энквист (Niklas, Enquist, 2002) пришли к выводу, что распределение массы листьев, ствола и корней дерева сохраняется у всех семенных растений. Коэффициент детерминации R^2 этих аллометрических соотношений часто превышает 0,95, что склонило исследователей (McCarthy et al., 2007) к предположению, что мы можем объяснить изменчивость распределения фитомассы во всем мировом растительном царстве на 97-99% при условии точного определения аллометрической константы и экспоненты масштабирования в уравнении (1).

С учетом изложенного Х. Поортер с соавторами (Poorter et al., 2015) решили проанализировать общие соотношения между частями сосудистых растений 1200 видов, произрастающих на пяти материках, на основе беспрецедентной по объему базы данных в количестве 11200 определений массы листвы, ствола и корней, варьирующей от 1 мг (сеянцы в контролируемых условиях) до более 14 т (100-летние деревья).

Одна из главных задач исследования состояла в установлении степени надёжности аллометрических соотношении (1) при фиксированной величине экспоненты масштабирования. Фиксированная величина экспоненты масштабирования $\frac{3}{4}$ для соотношений *листва ~ ствол* и *листва ~ корни*, предложенная Б. Энквистом и К. Никласом (Enquist, Niklas, 2002) предполагает, что на каждый процент увеличения массы ствола и корней происходит увеличение массы листвы на 0,75%. Если это действительно как для онтогенетической аллометрии в пределах вида, так и при её сравнении у различных видов, то это будет означать, что скорость относительного роста листвы, ствола и корней будет оставаться строго пропорциональной в процессе роста, и что относительные из-

менения массы листы, ствола и корней будут, как правило, оставаться пропорциональными в ходе эволюции при достаточно длительной смене поколений (Huxley, 1932). Поэтому такой «закон» предполагает наличие жестких ограничений в развитии и эволюции формы и распределения масс в растениях.

Х. Поортер с соавторами (Poorter et al., 2015) предложили альтернативу MST-моделям, которую назвали «теорией адаптивного распределения масс» (АРТ). Понимая, что строго пропорциональные рост и эволюция органов не является нормой, они предположили, что развивающиеся растения гибко регулируют относительное количество листы, ствола и корней в зависимости от различных требований, которые должны выполняться на тот или иной момент (Price et al., 2012). АРТ-теория основана на общем положении, согласно которому растения могут изменять соотношения между массами различных органов в зависимости от их требований, и исходит из «теории оптимального распределения масс», которая предсказывает, как растения изменяют соотношение массы листьев, ствола и корней в зависимости от внешних условий (Brouwer, 1963; Bloom et al., 1985).

Согласно этой теории, которая, в свою очередь, разработана по аналогии с теорией оптимального кормления животных (Charnov, 1976), растения наиболее интенсивно депонируют ассимиляты в орган, который захватывает наиболее дефицитный ресурс. Эта теория объясняет общую закономерность наличия меньшей массы листы и большей массы корней у растений, приспособленных соответственно к более высокой освещенности или нехватке элементов питания (Poorter et al., 2012).

Х. Поортер с соавторами (Poorter et al., 2015) экстраполируют эти теоретические основы на случаи изменения в распределении массы в органах растений, что должно происходить, когда относительная физиологическая активность органов растений изменяется в ходе онтогенеза или филогенеза. Ожидается, что в ходе онтогенеза такие изменения происходят даже тогда, когда абиотические условия остаются постоянными. Растения могут предвосхищать подобные ситуации и изменять распределение масс в органах согласно заложенной генетической программе и/или благодаря адаптациям в ходе роста. В ходе эволюции распределение масс в органах будет корректироваться в соответствии с изменениями в размерах растений для обеспечения большего относительного преимущества в их продуктивности с учетом ключевых изменений в физиологии и внешних условиях.

Согласно этим ожиданиям, Х. Поортер с соавторами (Poorter et al., 2015) предполагали, что аллометрические соотношения масс динамичны и связаны с размерами растений; что вместо одной неизменной экспоненты имеет место ее смещение в связи с размером растения. Например, когда условия произрастания в надземной и подземной сферах остаются неизменными, молодые деревца будут иметь подобные скорости относительного роста в каждом из трех органов (Ingestad, Ågren, 1988) и, следовательно, величины всех экспонент масштабирования будут примерно одинаковы. Однако на определенном этапе, и это может быть по своей природе запрограммировано и/или вызвано изменениями состояния окружающей среды, молодые деревца начнут предпочитать отложение ассимилятов в стволы, а не в листы и корни. АРТ также предполагает, что распределение массы в стволы станет еще интенсивнее при наличии конкурентов за свет (Poorter et al., 2012), так как увеличение массы ствола подразумевает лучшие условия для перехвата света и, следовательно, при наличии конкуренции появляется дополнительный бонус в пользу ствола. В то же время растения, растущие в составе или в подчинении сомкнутого полога, станут на определенном этапе занимать все доступное горизонтальное пространство. Когда индекс листовой поверхности достигает примерно 5, чистое увеличение листовой поверхности уже не приведет к большему перехвату света или большему фотосинтезу (Anten et al., 1995). В этих условиях дополнительное отложение ассимилятов в листы не приведет к большей фиксации углерода, и

поэтому экспонента масштабирования в соотношении *листва ~ ствол* будет снижаться в перспективе от 1 до 0. Когда деревья вырастают, увеличение их высоты может создать дополнительные ограничения по водному транспорту в ксилеме вследствие гидравлических ограничений, связанных с высотой деревьев. Потребуется увеличение депонирования ассимилятов в корневую систему (Koch et al., 2004; Steppe et al., 2011). Кроме того, при больших размерах дерева может потребоваться большее отложение ассимилятов в корни для обеспечения его механической устойчивости (Nicoll, Ray, 1996). Таким образом, у очень больших деревьев экспонента масштабирования в соотношении *ствол~корни* может увеличиваться от 1 до ещё большей величины и затем - снижаться. Эти предположения полностью подтвердились в ходе анализа упомянутых исходных данных Х. Поортера с соавторами (Poorter et al., 2015).

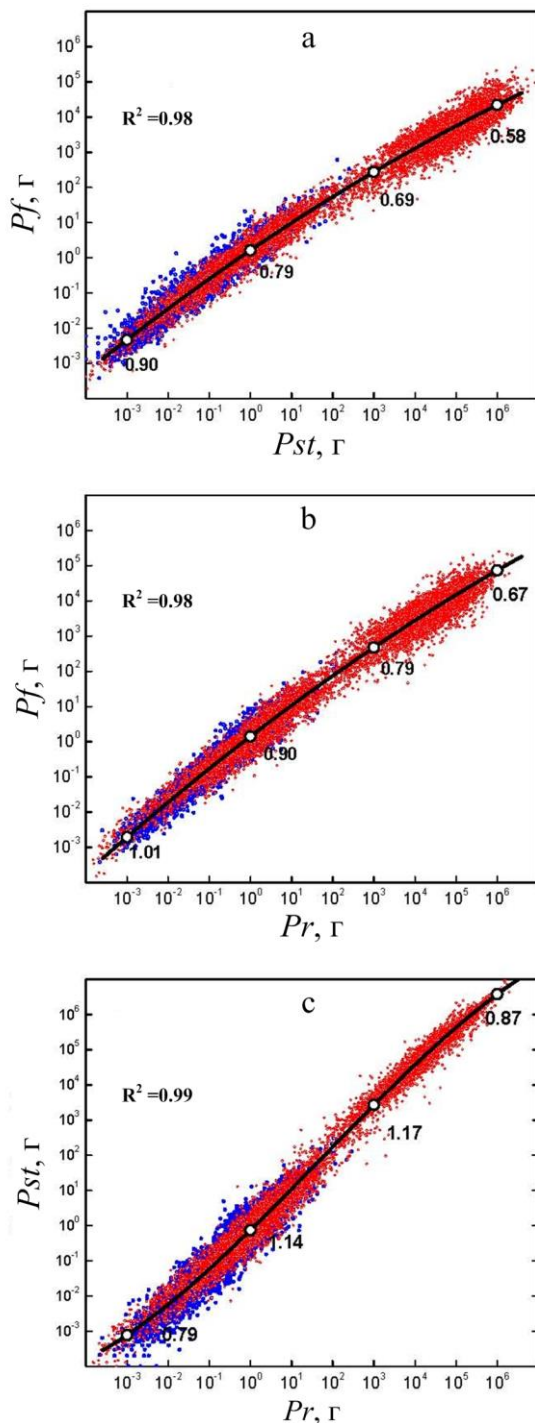


Рис. 6. Изменение экспоненты масштабирования (показана цифрами на линиях регрессии) в соотношениях *листва ~ ствол* (а), *листва ~ корни* (б) и *ствол~ корни* (с) (Poorter et al., 2015).

Выполненный ими регрессионный анализ показал (рис. 6), что при увеличении массы ствола от 10^{-3} до 10^6 г величина b в соотношении *листва ~ ствол* снижается с 0,90 до 0,58 (рис. 6а), а в соотношении *листва ~ корни* при увеличении массы корней от 10^{-3} до 10^6 г величина b снижается с 1,01 до 0,67 (рис. 6б). В обоих случаях закономерности аппроксимированы логарифмическим полиномом 2-го порядка. Соотношение *ствол~ корни* (рис. 6с) описано логарифмическим полиномом 3-го порядка, и показано, что при увеличении массы корней от 10^{-3} до 10^6 г величина b вначале возрастает от 0,79 до 1,14, а затем снижается от 1,17 до 0,87.

При анализе аллометрических зависимостей (1) устанавливаются соотношения между изменениями, которые определяются различиями в размерах растений. Однако при анализе соотношений между двумя органами для организмов, которые состоят из трех или более компонент, не уделяется внимания общей структуре распределения масс (Poorter, Sack, 2012). Функциональные модели распределения масс часто рассматривают относительные показатели массы, которые дают приемлемую характеристику общей структуры распределения массы, например, листвы, ствола и корней. При этом масса каждого компонента делится на общую массу растения.

В этой связи Х. Поортер с соавторами (Poorter et al., 2015) пытаются установить, какие типичные соотношения существуют между относительными массами листьев, ствола и корней - с одной стороны и размером растений - с другой. Исходя из теории АРТ, они предполагают, что соотношение масс листьев, ствола и корней будет стабильным для раннего онтогенеза, а затем происходят его непрерывные изменения: у крупных растений доля массы ствола увеличится, а доля массы листьев и корней сократится, причем у крупных растений возможно увеличение массы корней, а масса листьев уменьшится до очень низких значений. На **рис. 7** показаны результаты аппроксимации исходных данных массы растений, выраженных в относительных показателях (Poorter et al., 2015).

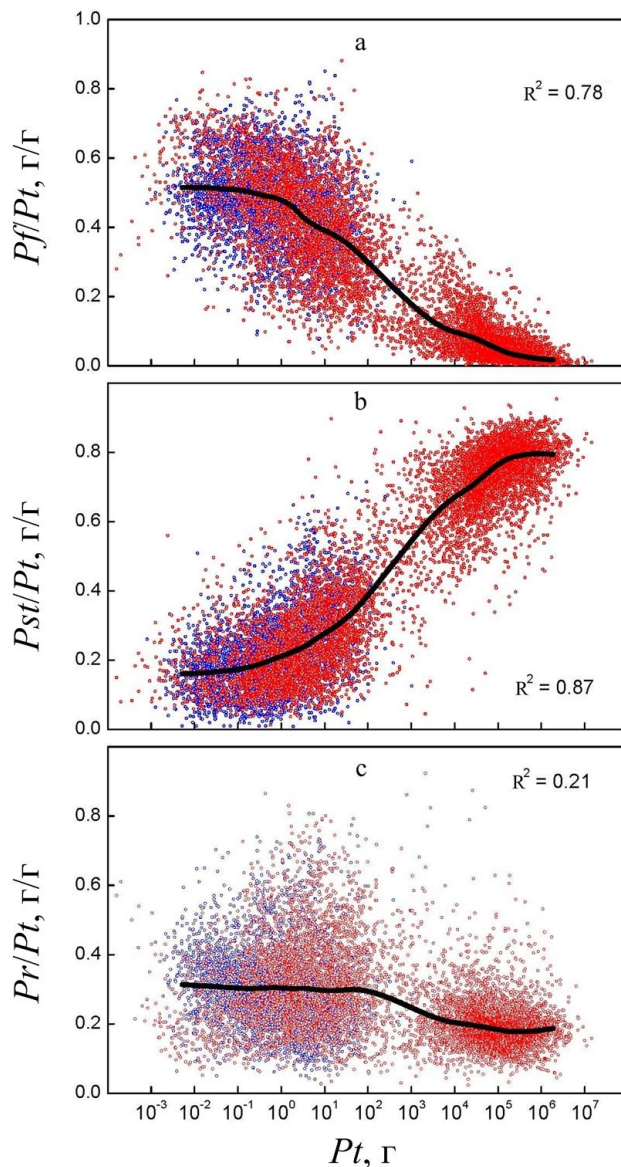


Рис. 7. Изменение доли массы листьев (а), ствола (б) и корней (с) в общей массе растения (соответственно Pf/Pt , Pst/Pt и Pr/Pt) в связи с изменением общей массы (Poorter et al., 2015).

Теоретические предпосылки авторов подтвердились в результате регрессионного анализа исходных данных: доля листьев в общей массе растения снижается от 0,5 до очень низких значений, стремящихся к нулю (**рис. 7а**); доля ствола в общей массе растения, напротив, возрастает примерно от 0,2 до 0,8 (**рис. 7б**), а доля корней в общей массе снижается (**рис. 7с**), но незначительно и на статистически не значимом уровне ($R^2 = 0,21$).

Авторы делают вывод, что установленная ими схема распределения ассимилятов не соответствует теории метаболического масштабирования (MST). Скорее, она поддерживает альтернативную «адаптивную теорию распределения ассимилятов» (АРТ), согласно которой происходит непрерывная корректировка распределения масс в ходе онтогенеза и эволюции (филогенеза). Таким образом, растения адаптируют размеры своих органов не только к внешней

среде, но также к физиологической деятельности различных тканей, изменяющейся с увеличением размера и возраста растений (Poorter et al., 2015).

Полученные Х. Поортером с соавторами (Poorter et al., 2015) выводы проверены на материалах сформированной нами базы подеревных данных фитомассы сосны естественного (1950 деревьев) и искусственного (560 деревьев) происхождения, произрастающей на территории Евразии (**рис. 8**).

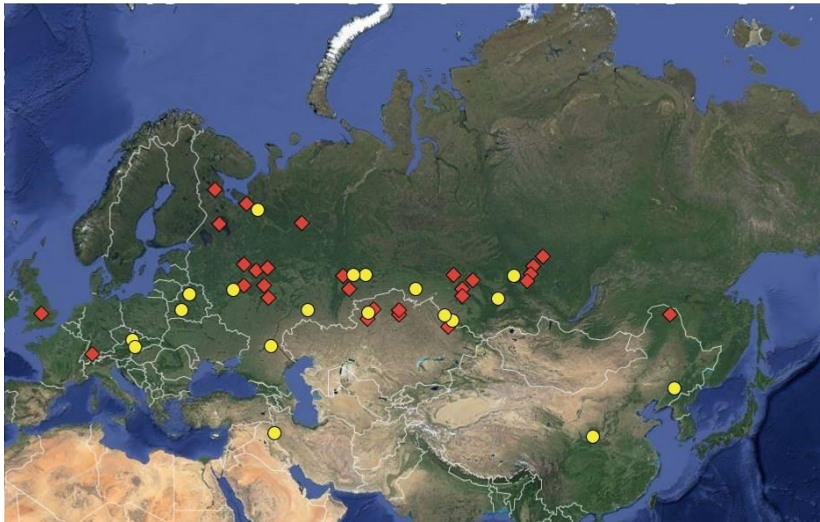


Рис. 8. Распределение пробных площадей, на которых выполнены измерения фитомассы деревьев *Pinus sylvestris* L., на территории Евразии. Красным цветом выделены объекты естественных древостоев, жёлтым – культуры.

На начальном этапе мы решили выяснить, есть ли различия в соотношениях (1) фитомассы разных фракций деревьев, произрастающих в естественных условиях и в культурах. Было установлено, что различие двух трендов соотношений между различными фракциями, показанное на **рис. 9**, статистически значимо, за исключением соотношения *масса ствола ~ масса корней*.

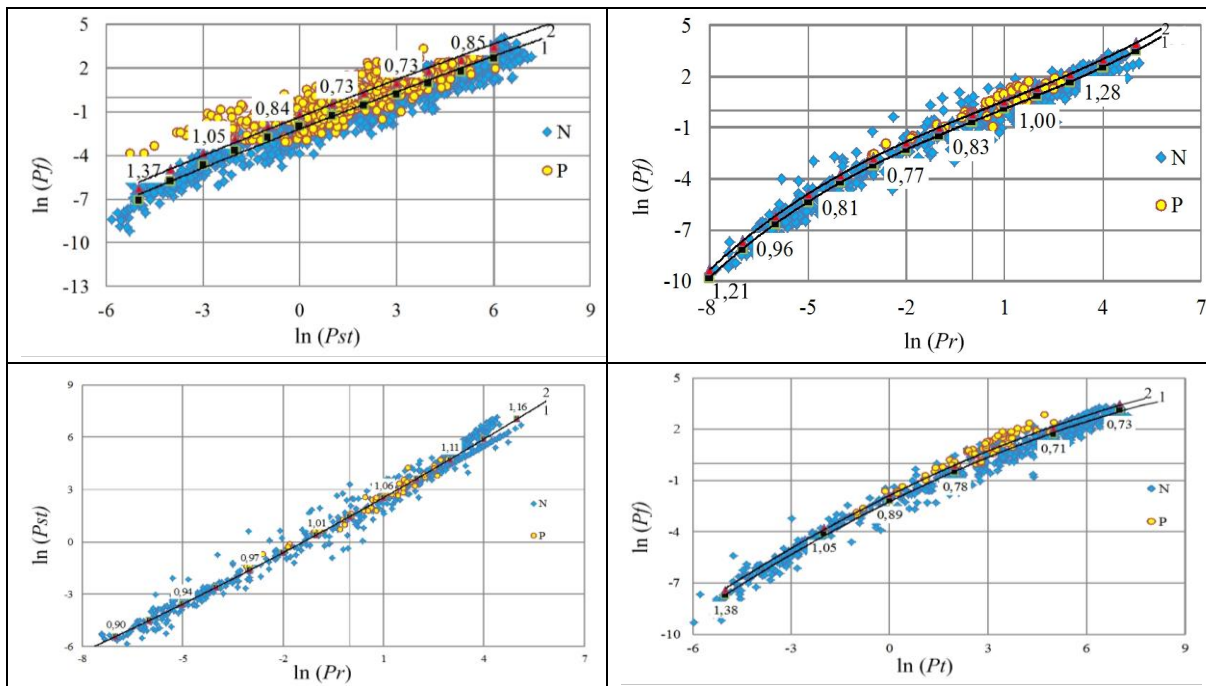


Рис. 9. Зависимость (1) массы хвои от массы ствола (а) и от массы корней (б); массы ствола от массы кроны (с) и массы хвои от общей массы (д). Здесь и далее: N - синий цвет для естественных сосняков и P - желтый цвет для культур.

Согласно изложенной выше теории метаболического масштабирования (MST) зависимость (1) имеет универсальный характер в пределах всего растительного царства. При этом, как уже упоминалось, экспонента масштабирования в соотношениях *масса хвои ~ масса ствола*, *масса хвои ~ масса корней* и *масса ствола ~ масса корней* должна составлять соответственно $\frac{3}{4}$, $\frac{3}{4}$ и 1,0 (Enquist, Niklas, 2002). Как было показано выше, согласно альтернативной «теории адаптивного распределения масс» (АРТ), экспонента масштабирования с увеличением размера растения не остается постоянной (см. **рис. 6 и 7**). Нет постоянства ее и согласно нашим материалам: величина b в соотношении *масса хвои ~ масса ствола*, вместо стабильного значения 0,75, снижается с увеличением массы ствола от 1,37 до 0,73, а затем

возрастает с 0,73 до 0,85 (см. **рис. 9а**), в соотношении *хвоя* ~ *корни*, вместо стабильного значения 0,75, с увеличением массы корней вначале снижается от 1,21 до 0,77, а затем возрастает от 0,77 до 1,28 (см. **рис. 9б**), в соотношении *ствол* ~ *корни*, вместо стабильного значения 1,0, возрастает с 0,90 до 1,16 (см. **рис. 9с**).

Динамика относительных показателей массы разных фракций в связи с общей массой дерева (**рис. 10**) имеет общий тренд с теорией АРТ лишь в отношении массы хвои (см. **рис. 7а**) и частично - массы корней (см. **рис. 7с**), а по массе ствола различие существенное, а следовательно, теоретические предпосылки зависимости, показанной на **рис. 7б**, не подтверждаются нашими результатами.

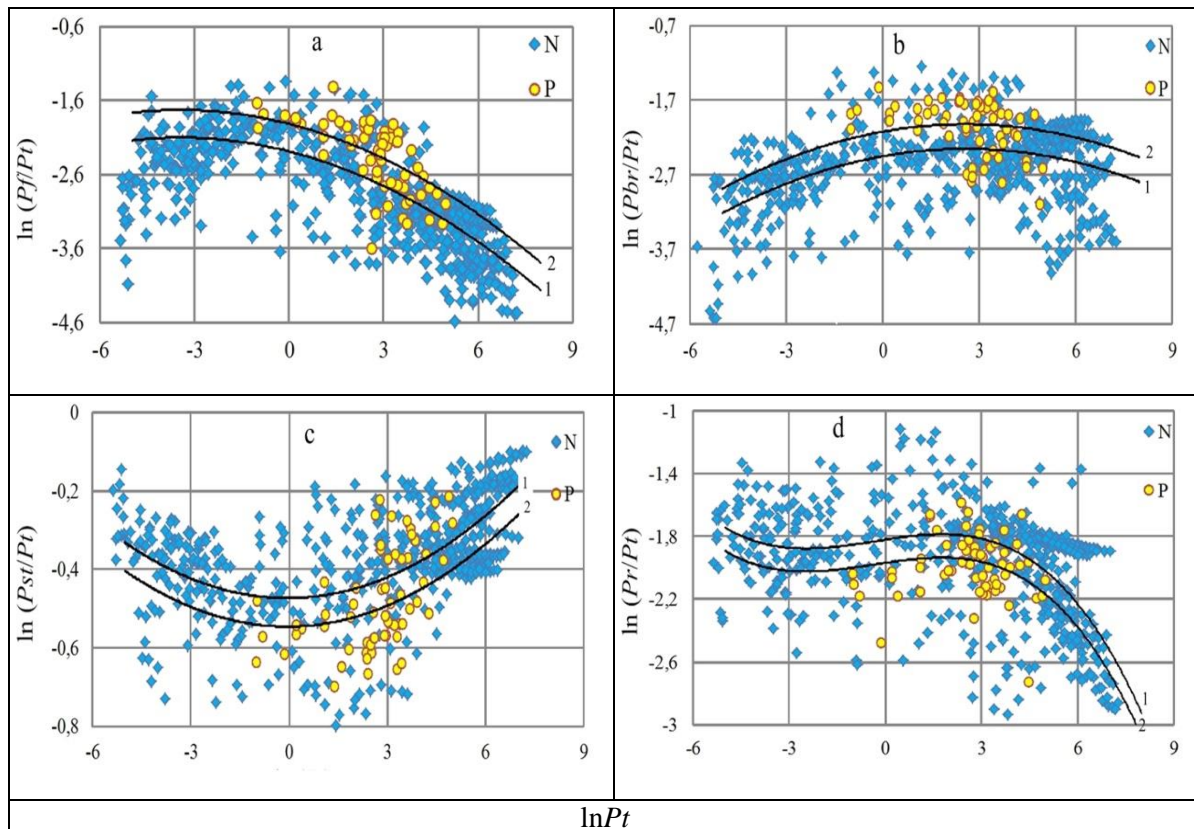


Рис. 10. Изменение доли массы листвы (а), ветвей (б), ствола (с) и корней (д) в общей массе растения (соответственно Pf/Pt , Pbr/Pt , Pst/Pt и Pr/Pt) в связи с изменением общей массы Pt .

Мы рассмотрели здесь чисто технический вопрос: показали, что в логарифмических координатах поля распределения данных лучше описываются уравнением параболы, а не прямой. Характеры кривых на **рис. 6 и 9**, а также **рис. 7 и 10** во многом не совпадают, что, по сути, исключает какую-либо биологическую их интерпретацию. Поскольку мы исследуем стохастические процессы, то всегда имеется доверительный интервал, в пределах которого каждое из полученных значений b является истинным (Усольцев и др., 2015). Поэтому более продуктивным может быть не сравнительный анализ тех или иных теорий, а изучение и интерпретация доверительных интервалов, характеризующих аналитическое описание исследуемого процесса.

Список использованной литературы

Антанайтис В.В. Введение // Закономерности лесной таксации: Методическое пособие. Каунас: Литовская сельскохозяйственная академия, 1976. С. 5-10.

Антанайтис В.В., Тябера А.П., Шяпетене Я.А. Законы, закономерности роста и строения древостоев: Методическое пособие. Каунас: Литовская сельскохозяйственная академия, 1986. 157 с.

Антомонов Ю.Г. Моделирование биологических систем: Справочник. Киев: Наукова Думка, 1977. 260 с.

Арманд Д.Л. Функциональные и корреляционные связи в физической географии // Известия ВГО. 1949. № 1. С. 81-94.

Виленкин Б.Я. Взаимодействующие популяции // Математическое моделирование в экологии. М.: Наука, 1978. С. 5-16.

Воробейчик Е.В. Статическая аллометрия в случае существенно неоднородных выборок: опасность артефакта // Сибирский экологический журнал. 2001. № 5. С. 631-636.

Глинский Б.А., Грязнов Б.С., Дынин Б.С., Никитин Е.П. Моделирование как метод научного исследования: гносеологический анализ. М.: Изд-во МГУ, 1965. 248 с.

Дюльдин А.А. Коэффициент вариации и аллометрия // Экология. 1973. № 6. С. 97-99.

Ивахненко А.Г. Индуктивный метод самоорганизации моделей сложных систем. Киев: Наукова Думка, 1982. 296 с.

Кофман Г.Б. Приложения теории подобия к анализу роста и изреживания древостоев: Автореф. дис. ...канд. физ.-мат. наук. Красноярск: Ин-т физики СО АН СССР, 1981. 23 с.

Кофман Г.Б. Уравнения роста и онтогенетическая аллометрия // Математическая биология развития. М.: Наука, 1982. С. 49-55.

Кофман Г.Б. Рост и форма деревьев. Новосибирск: Наука, 1986. 211 с.

Кофман Г.Б., Кузьмичёв В.В. Подобие в процессе роста и изреживания древостоев // Пространственно-временная структура лесных биогеоценозов. Новосибирск: Наука, 1981. С. 125-151.

Куль К., Оя Т. Структура физиологических моделей роста деревьев // Известия АН ЭстССР. Биология. 1984. Т. 33, № 1. С. 33-41.

Мина Н.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.

Моисеев Н.Н. Козволюция человека и биосферы: кибернетические аспекты // Кибернетика и ноосфера. М.: Наука, 1986. С. 68-81.

Налимов В.В. Теория эксперимента. М.: Наука, 1971. 208 с.

Никитин К.Е., Швиденко А.З. К вопросу о математическом моделировании в лесном хозяйстве // Тезисы докладов всесоюзной научно-произв. конференции по вопросам совершенствования лесного хозяйства. Киев: УкрСХА, 1973. С. 219-220.

Никитин К.Е., Швиденко А.З. Методы и техника обработки лесоводственной информации. М.: Лесная пром-сть, 1978. 272 с.

Оя Т. Модели развития древостоя. Таллин: АН ЭстССР, 1985. 60 с.

Палуметс Я.К. Опыт моделирования распределения фитомассы ели // Лесоведение. 1990. № 3. С. 43-48.

Рачко П. Имитационная модель динамики роста дерева как элемента лесного биогеоценоза // Вопросы кибернетики: Управление и оптимизация в экологических системах. Вып. 52. М., 1979. С. 73-111.

Розенберг Г.С. Математическое моделирование фитоценологических систем // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85. Вып. 2. С. 79-88.

Розенберг Г.С. Модели в фитоценологии. М.: Наука, 1984. 265 с.

Соколов И.М. Фракталы // Квант. 1989. № 5. С. 6-13.

Усольцев В.А. Элементы биологической продуктивности березово-осиновых лесов Северного Казахстана: Автореф. дис... канд. с.-х. наук - 06.03.03. Екатеринбург: Уральский лесотехнический институт, 1973. 26 с.

Усольцев В.А. Применение регрессионного анализа при исследовании возрастной динамики фитомассы березы и осины // Лесоведение. 1976а. № 1. С. 35-39.

Усольцев В.А. Формирование ствола у березы семенного и порослевого происхождения в аспекте аллометрического роста // Вестник сельскохозяйственной науки Казахстана. 1976б. № 7. С. 83-88.

Усольцев В. А. Моделирование структуры и динамики фитомассы древостоев. Красноярск: Изд-во Красноярского ун-та, 1985. 191 с. (<http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3353>).

Усольцев В. А. Принципы полифакториальной оценки биопродуктивности древостоев. Красноярск: ИЛИД СО АН СССР, 1985. 48 с. (<http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3378>).

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

Усольцев В. А. Фитомасса лесов Северной Евразии: предельная продуктивность и география. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 406 с. (<http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3303>).

Усольцев В.А., Канунникова О.В., Платонов И.В. Исследование ошибок при оценке углеродного пула лесов посредством аллометрических моделей // Современные проблемы устойчивого управления лесами, инвентаризации и мониторинга лесов. Материалы международной конференции. С.-Петербург: С.-ПбГЛТА, 2006. С. 363-370.

Усольцев В.А., Воробейчик Е.Л., Бергман И.Е. Биологическая продуктивность лесов Урала в условиях техногенного загрязнения: Исследование системы связей и закономерностей. Екатеринбург: УГЛТУ, 2012. 365 с. (<http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/458>).

Усольцев В.А., Кофман Г.Б., Субботин К.С., Гаврилин Д.С. О моделировании распределения ассимилятов в фитомассе деревьев // Сб. научных трудов по материалам международной научно-практической конференции 28 февраля 2015 г. «Перспективы развития науки и образования». Тамбов: Изд-во ТРОО, 2015 (в печати).

Усольцев В.А., Часовских В.П., Норицина Ю.В. Имитационное моделирование лесных экосистем и проблема замещения ископаемого топлива «зелёной» энергией // Эко-Потенциал (Екатеринбург). 2014. № 4(8). С. 16-40 (<http://management-usfeu.ru/NaukaPage1/NaukaGurnal>; <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3577>).

Флейшман Б.С. Об имитационном и оптимизационном моделировании экосистем // Биофизические и математические методы исследования геосистем. М.: Ин-т географии АН СССР, 1978. С. 51-65.

Шмидт В.М. Аллометрический рост органов растений // Применение математических методов в биологии. Л.: ЛГУ, 1969. Вып. 4. С. 109 – 116.

Шмитхюзен И. Общая география растительности (пер. с нем.). М.: Прогресс, 1966. 310 с.

Ågren G.I. Problems involved in modelling tree growth // *Studia forestalia suecica*. 1981. No. 160. P. 7-18.

Anten N.P.R., Schieving F., Medina E., Werger M.J.A., Schuffelen P. Optimal leaf area indices in C3 and C4 mono- and dicotyledonous species at low and high nitrogen availability // *Physiologia Plantarum*. 1995. Vol. 95. P. 541-550.

Assmann E. *Waldtragskunde: Organische Produktion, Struktur, Zuwachs und Ertrag von Waldbeständen*. München, Bonn, Wien: BLV Verlagsgesellschaft, 1961. 492 S.

Barnsley M. *Fractals everywhere*. Boston: Academic Press Inc., 1988. 396 p.

Bengtsson L. From short-range barometric modelling to extended-range global weather predictions: a 40-year perspective // *Tellus*. 1999. Vol. 51A-B. P. 13-32.

Berezovskaya F.S., Karev G.P., Kisliuk O.F., Khlebopros R.G., Tselniker Yu.L. Fractal approach to computer-analytical modeling of tree crown // *Internal Report IC/92/267*. Miramare-Trieste, 1993. 12 p.

Bloom A.J., Chapin F.S., Mooney H.A. Resource limitation in plants - an economic analogy // *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1985. Vol. 16. P. 363-392.

Brouwer R. Some aspects of the equilibrium between overground and underground plant parts // *Jaarboek van het Instituut voor Biologisch en Scheikundig Onderzoek aan Landbouwgewassen*. 1963. P. 31–39.

Charnov E.L. Optimal foraging, the marginal value theorem // *Theoretical Population Biology*. 1976. Vol. 9. P. 129-136.

De Candolle A.P. *Géographie Botanique Raisonnée; Ou, Exposition des Faits Principaux et des Lois Concernant la Distribution Géographique des Plantes de L'Époque Actuelle*: Vol. 2. Paris: V. Masson; Genève: J. Kessman, 1855. 1365 p. (<http://dx.doi.org/10.5962/bhl.title.62718>).

Dhar P.K., Giuliani A. Laws of biology: why so few? // *Systems and Synthetic Biology*. 2010. Vol. 4. P. 7-13.

Dubois E. Sur le rapport du poids de l'encéphale avec la grandeur du corps chez les mammifères // *Bulletins de la Société d'anthropologie de Paris*. 1897. Vol. 8. P. 337-376.

Enquist B.J., Niklas K.J. Invariant scaling relations across tree-dominated communities // *Nature*. 2001. Vol. 410. P. 655-660.

Enquist B.J., Niklas K.J. Global allocation rules for patterns of biomass partitioning in seed plants // *Science*. 2002. Vol. 295. P. 1517-1520.

Gould S. Allometry and size in ontogeny and phylogeny // *Biol. Rev.* 1966. Vol. 41. P. 587-640.

Houghton J.T., Filho L.G.M., Callander B.A., Harris N., Kattenberg A., Maskel K. *Climate change 1995 // The science of climate change*. Cambridge: Cambridge University Press, 1996. 572 p.

Huxley J. *Problems of relative growth*. Methuen & Co., London, 1932. 296 p.

Ingestad T., Ågren G.I. Nutrient uptake and allocation at steady-state nutrition // *Physiologia Plantarum*. 1988. Vol. 72. P. 450-459.

Kleiber M. *Body size and metabolism* // *Hilgardia*. 1932. Vol. 6. P. 315–351.

Koch G.W., Sillett S.C., Jennings G.M., Davis S.D. The limits to tree height // *Nature*. 2004. Vol. 428. P. 851-854.

Kuyah S., Dietz J., Muthuri C., van Noordwijk M., Neufeldt H. Allometry and partitioning of above- and below-ground biomass in farmed eucalyptus species dominant in Western Kenyan agricultural landscapes // *Biomass and Bioenergy*. 2013. Vol. 55. P. 276-284.

Mandelbrot B.B. *The fractal geometry of nature*. New York: W.N. Freeman, 1983. 468 p.

McCarthy M.C., Enquist B.J., Kerkhoff A.J. Organ partitioning and distribution across the seed plants: assessing the relative importance of phylogeny and function // *International Journal of Plant Sciences*. 2007. Vol. 168. P. 751-761.

Møller A.P., Jennions M.D. How much variance can be explained by ecologists and evolutionary biologists? // *Oecologia*. 2002. Vol. 132. P. 492-500.

Munro D.D. Forest growth models – a prognosis // *Growth models for tree and stand simulation* / J. Fries (ed.). Stockholm: Royal Coll. For. Res. Notes 30. 1974. P. 7-21.

Nicoll B.C., Ray D. Adaptive growth of tree root systems in response to wind action and site conditions // *Tree Physiology*. 1996. Vol. 16. P. 891-89.

Niklas K.J. Plant allometry: is there a grand unifying theory? // *Biological Reviews*. 2004. Vol. 79. P. 871-889.

Palumets J.K. *Analysis of phytomass partitioning in Norway spruce*. Tartu: Univ. Press. VIII Scripta Botanica. 1991. 95 p.

Pearsall W.H. *Growth studies*. VI. On the relative sizes of growing plant organs // *Annals of Botany*. 1927. Vol. 41. P. 549-556.

Peitgen H.O., Saupe D. *The science of fractal images*. New York: Springer-Verlag, 1988. 312 p.

Pielou E.C. The usefulness of ecological models: a stock-taking // *Quart. Rev. Biol.* 1981. Vol. 56. No. 1. P. 17-31.

Poorter H., Niklas K.J., Reich P.B., Oleksyn J., Poot P., Mommer L. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control // *New Phytologist*. 2012. Vol. 193. P. 30-50.

Poorter H., Sack L. Pitfalls and possibilities in the analysis of biomass allocation patterns in plants // *Frontiers in Plant Science*. 2012. Vol. 3. P. 259.

Poorter H., Jagodzinski A.M., Ruiz-Peinado R., Kuyah S., Luo Y., Oleksyn J., Usoltsev V.A., Sack L., Reich P.B. How does biomass allocation change with size and differ among species? // *New Phytologist*. 2015. (in press).

Price C.A., Weitz J.S., Savage V.M., Stegen J., Clarke A., Coomes D.A., et al. Testing the metabolic theory of ecology // *Ecology Letters*. 2012. Vol. 15. P. 1465-1474.

Running S.W., Gower S.T. FOREST-BGC, A general model of forest ecosystem processes for regional applications. II. Dynamic carbon allocation and nitrogen budgets // *Tree Physiology*. 1991. Vol. 9. P. 147-160.

Shinozaki K., Yoda K., Hozumi K., Kira T. A quantitative analysis of plant form – the pipe model theory // *Japanese Journal of Ecology*. Vol. 14. No. 3. 1964; - 1: Basic analysis. P. 97-105. Vol. 14. No. 4. 1964; - 2: Further evidence of the theory and its application in forest ecology. P. 133-139.

Snell O. Die Abhängigkeit des Hirngewichtes von dem Körpergewicht und den geistigen Fähigkeiten // *Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheiten*. 1892. Vol. 23. P. 436-446.

Steppe K., Niinemets Ü., Teskey R.O. Tree size- and age-related changes in leaf physiology and their influence on carbon gain // *Size- and age-related changes in tree structure and function*. Springer, Netherlands, 2011. P. 235-253.

Strand L. Crown density and fractal dimension // *Commun. of the Norwegian Forest Res. Institute*. 1990. Vol. 43. No. 6. P. 1-11.

The notebooks of Leonardo da Vinci. Compiled and edited by J.P. Richter. N.Y.: Dover Publications, 1970. Vol. 1. 369 p.

West G.B., Brown J.H., Enquist B.J. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology // *Science*. 1997. Vol. 276. P. 122-126.

West G.B., Brown J.H., Enquist B.J. A general model for the structure and allometry of plant vascular system // *Nature*. 1999. Vol. 400. P. 664-667.

Whitfield J. All creatures great and small // *Nature*. 2001. Vol. 413. P. 342-344.

Zeide B. Fractal geometry in forestry applications // *Forest Ecol. Management*. 1991. Vol. 46. P. 179-188.

Zianis D., Mencuccini M. On simplifying allometric analyses of forest biomass // *Forest Ecol. Management*. 2004. Vol. 187. P. 311-332.

Рецензент статьи: доктор сельскохозяйственных наук, профессор,
проректор по научной работе Уральского государственного
лесотехнического университета

С.В. Залесов