

**В.А. Усольцев, В.Ф. Ковязин, И.С. Цепордей, В.П. Часовских,
В.А. Азаренок**

**БИОМАССА АССИМИЛЯЦИОННОГО
АППАРАТА ЛЕСОВ ЕВРАЗИИ: КОРРЕКЦИЯ МЕТОДОВ
ЭМПИРИЧЕСКОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ**

Введение. В условиях непрерывно возрастающей биосферной роли лесного покрова требуется повышение точности оценок биомассы и биопродукции лесных сообществ и составляющих их деревьев, однако наши представления о точности таких оценок остаются во многих отношениях рудиментарными [Вудвелл, Хафтон, 1997; Schulze, 2000; Keeling and Phillips, 2007; Houghton et al., 2009; Shvidenko et al., 2010; Stegen et al., 2011]. Причины множественных неопределенностей при оценке биомассы и биопродукции лесных экосистем могут иметь объективный характер вследствие сложности причинно-следственных связей, лежащих в основе их функционирования. Поскольку явления, происходящие в органическом мире, невозможно объяснить одними лишь физическими законами [Шмитхюзен, 1966], поскольку отклики лесных экосистем на среду обитания выходят далеко за рамки физико-химических реакций и включают в себя, в частности, генетически регулируемые изменения на физиологическом уровне, все модели, с помощью которых пытаются объяснить названные причинно-следственные связи, фактически имеют пока коррелятивный уровень [Schulze, 2000]. Более того, ситуация может выглядеть совершенно безнадежной в силу действия так называемого принципа несовместимости: чем глубже анализируется реальная сложная система, тем неопределеннее наше понимание ее поведения [Заде, 1974; Розенберг, 1980].

Однако в условиях, когда математические методы исследования предоставляют необходимый, но далеко не достаточный инструментарий, многие причины имеющихся неопределенностей при оценке биомассы и биопродукции лесных экосистем имеют чисто субъективный характер. Л.А. Заде (1974) вынужден констатировать, что покушение на укоренившееся в науке отождествление понимания явления с возможностью его количественного анализа «означает взять диссонирующую ноту» (с. 7). Суть проблемы достаточно точно была сформулирована А. Капланом [цит. по: Харвей, 1974]: «Способность измерить что-то зависит не от объекта, а от

нашего понимания его, от наших знаний о нем, наконец, от нашего мастерства и изобретательности в осуществлении самого измерения» (с. 295). Если такого понимания нет, то мы сталкиваемся с ситуацией, когда «моделирование обгоняет эксперимент» [Заика, 1982. С. 48].

В силу изложенного, исследователь, исходя из собственного понимания сути явления, выбирает тот или иной метод, и эта субъективность в выборе методики приводит к несопоставимости получаемых результатов. Часто наблюдается порочный круг, например, при оценке биомассы тонких корней: прежде чем ее измерять, необходимо знать, что именно измерять, т. е. иметь определение понятия «тонкие корни». Но прежде чем конкретизировать это понятие, необходимо иметь классификацию корней, а она невозможна без измерений.

Аналізу неопределенностей, обусловленных разной степенью совершенства методических приемов как при получении исходной информации о биомассе лесов, так и при ее обработке с целью выявления искомых закономерностей, посвящен ряд аналитических публикаций [Вудвелл, Хафтон, 1997; Schulze, 2000; Швиденко, 2002; Усольцев, 2004, 2007, 2011; Швиденко и др., 2007, 2011; Усольцев и др., 2013]. Оставляя в стороне неопределенности, описанные в названных публикациях, в нашем исследовании ограничимся анализом двух мифов, возникших вследствие механического переноса методов традиционной таксации объема стволов деревьев и древостоев на проблему оценки биомассы их ассимиляционного аппарата, определяющего биопродукционный потенциал лесных экосистем.

Оценка биомассы ассимиляционного аппарата деревьев: состояние проблемы. Биомасса деревьев обычно описывается аллометрической моделью. Считается, что основной источник неопределенности при оценке лесной биомассы лежит в выборе приемлемой аллометрической модели [Chave et al., 2004], и в зависимости от выбранной модели оценки биомассы деревьев и древостоев могут различаться вдвое [Basuki et al., 2009]. Проблематике применения аллометрических моделей при оценке биомассы и депонируемого ею углерода в рамках программы UN-REDD в 2013 году была посвящена специальная конференция [Cifuentes–Jara, Henry, 2013].

В традиционной лесной таксации при оценке объема ствола дерева применяется функция простой статической аллометрии, известная как уравнение Беркута, которая после ее линеаризации путем логарифмирования имеет вид [Prodan, 1965; Case, Hall, 2008; Henry et al., 2011; Zeng, 2017]:

$$\ln V = a_0 + a_1 \ln D, \quad (1)$$

где V – объем ствола, м³; D – диаметр ствола на высоте груди, см; \ln – знак натурального логарифма. Поскольку объем ствола определяется не только

его диаметром, но и высотой, большинство объемных таблиц имеют в качестве входов названные два массообразующих показателя [Крюденер, 1911; Орлов, 1928; Тюрин и др., 1945; Третьяков и др., 1952]. Позднее этот метод получил модификацию в виде двухфакторной аллометрической функции [Picard et al., 2012; Zeng, 2017]:

$$\ln V = a_0 + a_1 \ln D + a_2 \ln H, \quad (2)$$

где H – высота ствола, м. Наряду с (2) в традиционной лесной таксации при определении объема ствола получило распространение уравнение Спурра [Prodan, 1965; Satoo, 1970; Cailliez, 1980; Montagu et al., 2005], которое включает в себя в качестве предиктора произведение квадрата диаметра ствола D на высоту дерева H , т. е. D^2H , и имеет вид

$$\ln V = a_0 + a_1 \ln(D^2H). \quad (3)$$

Переменная (D^2H) представляет собой объем цилиндра, в который вписан объем ствола, а поскольку отношение объема ствола к объему его равновеликого цилиндра (полнодревесность) характеризуется низкой изменчивостью, коэффициент детерминации уравнения (3), как правило, близок к 1,0 и всегда выше, чем уравнения (1) [Satoo, 1970; Picard et al., 2012].

В ходе исследований по Международной биологической программе пришло понимание того, что модель (3), предназначенная для оценки объема ствола, неприемлема при определении биомассы ассимиляционного аппарата [Усольцев, 1985, 1988; Ahmed et al., 2013]. Тем не менее по молчаливому согласию ряда зарубежных и отечественных исследователей, игнорируя модели (1) и (2), стали повсеместно применять агрегированный предиктор D^2H и для оценки массы ассимиляционного аппарата дерева [Ogawa et al., 1965; Семечкина, 1978; Уткин, 1982; Карманова и др., 1987; Лукина, Никонов, 1991; Navar, 2009; Cao, Chen, 2015].

Однако теоретических предпосылок для подобного переноса нет: при одном и том же диаметре ствола масса ассимиляционного аппарата с увеличением высоты дерева не возрастает подобно массе (объему) ствола, а напротив, снижается [Байзаков, 1969]. В совокупности древостоев разного возраста это объясняется сдвигом рангового положения дерева одного и того же диаметра с возрастом древостоя. Так, масса кроны дерева диаметром 12 см в возрасте 15 лет превышает таковую в возрасте 35 лет у березы в 1,5–2,0 раза, а у осины – в 2,4–4,4 раза [Усольцев, 1972] за счет того, что

в возрасте 15 лет такое дерево является лидером, а в возрасте 35 лет – угнетенным деревом, кандидатом на отмирание.

Наличие более низких коэффициентов детерминации модели (3) по отношению к (1) при оценке массы ассимиляционного аппарата деревьев подтверждено многочисленными исследованиями [Bi et al., 2004; Xiang et al., 2011; Xiang et al., 2016; Lin et al., 2017; Bondé et al., 2017]. Это согласуется с ранее сделанным выводом [Усольцев, 1985, 1988] о нежелательности применения модели (3) для оценки массы ассимиляционного аппарата, поскольку при одном и том же диаметре зависимость ее от высоты отрицательная, а не положительная, как это имеет место в структуре модели (3). В отечественных разработках этот факт подтверждается, однако предпочтение отдается уравнению (3), «руководствуясь его преимущественным использованием при определении запасов фитомассы, а, следовательно, и удобством при сравнении результатов разных авторов» [Уткин и др., 1996. С. 42].

Несмотря на то, что более низкие показатели детерминации модели (3), по сравнению с (1), имеют некоторые теоретические предпосылки и обоснования, в обширной литературе, посвященной аллометрическим моделям, мы сталкиваемся с результатами, показывающими или наличие прямо противоположных соотношений коэффициентов детерминации двух моделей [Madgwick, Satoo, 1975; Bi et al., 2004; Lin et al., 2016; Xiang et al., 2016; Jagodzinski et al., 2018], или отсутствие какого-либо различия между ними [Bi et al., 2004].

Возникает вопрос, чем объясняется подобная противоречивость результатов? В одном из исследований проблемы выбора структуры аллометрической модели рекомендуется исключать из сравнительного анализа модели, построенные при количестве данных менее 100 [Iqbal et al., 2014]. Как можно видеть в табл. 1, контринтуитивные результаты сопоставления двух моделей получены как раз при числе наблюдений менее 100. Известно, что при малом числе наблюдений проявляется мультиколлинеарность высоты и диаметра стволов деревьев, и модель, включающая эти два предиктора, становится неустойчивой [Zianis, Mencuccini, 2003]. Видимо, явлением мультиколлинеарности объясняется и «контринтуитивное» наличие более низкого коэффициента детерминации уравнения (2), по сравнению с (1) (95,0 против 96,1), при их расчете по данным 80 определений биомассы листвы в тополевых плантациях Китая [Zhang et al., 2016].

Таблица 1

**Результаты сравнительного анализа адекватности моделей (1) и (3)
для биомассы ассимиляционного аппарата деревьев**

**Comparative analysis of the adequacy of models (1) and (3) for the biomass
of the assimilation apparatus of trees**

Вид	Число наблюдений	R^2 , %		Разность (1)–(3)	Источник
		(1)	(3)		
Сравнение в пользу модели (1)					
<i>Castanopsis</i> (D.Don) Spach	4045	89,9	84,1	5,8	Lin et al., 2017
<i>Tamarindus indica</i> L.	120	81,0	77,0	4,0	Bondé et al., 2017
<i>Pinus massoniana</i> Lamb.	161	70,3	66,9	3,4	Xiang et al., 2011
<i>Betula pendula</i> Roth	104	93,9	92,5	1,4	Усольцев, 1985
<i>Pinus sylvestris</i> L.	320	75,8	66,9	8,9	Усольцев, 1988
<i>Pinus massoniana</i> Lamb.	10	82,0	77,4	4,6	Xiang et al., 2016
<i>Choerospondias axillaris</i> (Roxb.) B.L.Burt	10	89,6	83,6	6,0	Xiang et al., 2016
<i>Cyclobalanopsis glauca</i> (Thunb.) Oerst.	10	92,8	92,7	0,1	Xiang et al., 2016
<i>Schima superba</i> Gardn. & Champ.	10	84,2	84,1	0,1	Xiang et al., 2016
<i>Acacia dealbata</i> Link	27	61,8	61,7	0,1	Bi et al., 2004
<i>Angophora costata</i> (Gaertn.) Britten	6	96,8	96,7	0,1	Bi et al., 2004
<i>Eucalyptus rossii</i> R.T. Baker & H.G. Sm.	9	89,3	85,7	3,6	Bi et al., 2004
Среднее значение (1)–(3)				3,2	–
Сравнение в пользу модели (3)					
<i>Larix decidua</i> Mill.	96	84,7	91,5	–6,8	Jagodzinski et al., 2018
<i>Cunninghamia lanceolata</i> (Lamb.) Hook.	54	89,4	92,6	–3,2	Lin et al., 2016
<i>Alniphyllum fortune</i> (Hemsl.) Makino	10	90,8	92,8	–2,0	Xiang et al., 2016

Окончание табл. 1

Вид	Число наблюдений	R^2 , %		Разность (1)–(3)	Источник
		(1)	(3)		
<i>Liquidambar formosana</i> Hance	10	92,2	95,0	–2,8	Xiang et al., 2016
<i>Litsea rotundifolia</i> Hemsl.	10	93,6	94,1	–0,5	Xiang et al., 2016
<i>Eucalyptus agglomerata</i> Maiden	16	83,7	90,5	–6,8	Bi et al., 2004
<i>E. muelleriana</i> A.W.Howitt	21	80,9	89,9	–9,0	Bi et al., 2004
<i>E. radiata</i> Sieber ex DC.	17	98,4	98,7	–0,3	Bi et al., 2004
Среднее значение (1)–(3)				–3,9	–
Отсутствие различия (1) и (3)					
<i>Eucalyptus cypellocarpa</i> L.A.S.Johnson	8	99,6	99,6	0	Bi et al., 2004
<i>E. dalrympleana</i> Maiden	10	98,2	98,2	0	Bi et al., 2004
<i>E. fastigata</i> H.Deane & Maiden	27	84,5	84,5	0	Bi et al., 2004
<i>E. mannifera</i> Mudie	8	98,1	98,1	0	Bi et al., 2004
<i>E. obliqua</i> L'Hér	29	83,6	83,6	0	Bi et al., 2004
<i>E. pilularis</i> Smith	41	99,4	99,4	0	Bi et al., 2004
<i>E. regnans</i> F.Muell.	22	97,1	97,1	0	Bi et al., 2004
<i>E. sieberi</i> L.A.S.Johnson	29	95,1	95,1	0	Bi et al., 2004
Среднее значение (1)–(3)				0	–

Исходя из понятия онтогенетической аллометрии высоты и диаметра ствола [Мина, Клевезаль, 1976; Усольцев, 1978; Кофман, 1982, 1986], или теории метаболического масштабирования [West et al., 1997; Enquist, Niklas, 2002; Niklas, 2004; McCarthy et al., 2007], полностью исключить явление мультиколлинеарности невозможно. Здесь мы сталкиваемся с своеобразной «накладкой» статической и онтогенетической аллометрий [Воробейчик, 2001] и с нарушением аллометрии в процессе «мульти-масштабного анализа эмпирических данных» [Гелашвили и др., 2013. С. 135]. Но, придерживаясь стратегии планирования пассивного эксперимента, можно построить матрицу исходных данных таким образом, чтобы распределения деревьев по диаметру и высоте были максимально при-

ближены к ортогональной схеме [Налимов, Чернова, 1965; Налимов, 1971; Усольцев, 2004]. Сформированная база данных о биомассе деревьев лесобразующих древесных видов Евразии [Usoltsev, 2020a] дает возможность использования если не ортогональной, то приближенной к ней схемы.

Оценка биомассы ассимиляционного аппарата древостоев: состояние проблемы. Упомянутую выше ситуацию, когда «моделирование обгоняет эксперимент», можно проследить на уровне не только деревьев, но и древостоев. В традиционной лесной таксации для определения запаса стволовой древесины применяется соотношение

$$M = 0,7854D^2HFN, \quad (4)$$

где M – запас стволовой древесины, м³/га; D – средний диаметр стволов, м; H – средняя высота деревьев, м; F – видовое число; N – число стволов на 1 га. Коэффициент детерминации уравнения (4), как и уравнения (3), определяется незначительной изменчивостью видового числа F и, как правило, близок к 1,0. Агрегированный предиктор $(0,7854D^2N)$ представляет полноту древостоя G , умножение которой на видовую высоту HF дает в итоге его запас.

В ходе исследований по Международной биологической программе было установлено, что при оценке массы ассимиляционного аппарата древостоев уровень информативности показателя густоты N оказывается выше, чем полноты [Байзаков, 1969]. Агрегированный предиктор полноты оказался в данном случае несостоятельным, поскольку при одном и той же величине D^2 масса ассимиляционного аппарата по мере увеличения густоты N не возрастает монотонно, как это имеет место при оценке запаса стволов, а изменяется по колоколообразной кривой, т. е. до некоторого значения густоты увеличивается, а затем снижается. В результате при одном и том же значении G , но при предельных значениях среднего диаметра и густоты, $(N_{\min})(D_{\max})^2$ в одном случае и $(N_{\max})(D_{\min})^2$ – в другом, масса ассимиляционного аппарата может различаться в 2–3 раза [Усольцев, 1998, 2004].

Позднее вывод о необходимости расчленения полноты G , как предиктора запаса стволов, на густоту и средний диаметр делает В.В. Кузьмичев [1977]. Выделение им густоты из агрегированного предиктора G получило обоснование при оценке не только массы ассимиляционного аппарата, как в выше приведенном случае, но и в отношении запаса стволовой древесины. Расчленение полноты G на густоту и средний диаметр по данным пе-

риодической таксации древостоев на постоянных пробных площадях Германии [Schwappach, 1908], Лесной опытной дачи ТСХА [Итоги..., 1964] и собственных материалов дало возможность В.В. Кузьмичеву подвергнуть сомнению состоятельность понятия нормального древостоя. Было показано, что при таком расчленении полнота G и запас M древостоев разной начальной густоты изменяются с возрастом не монотонно, а по колоколообразным кривым, максимумы которых разнесены по возрасту и величине и расположены на одной общей огибающей [Кузьмичев, 1980; Кофман, Гуревич, 1998; Усольцев, 2003].

Исходя из сказанного, понятна логика построения модели биомассы древостоев Северной Евразии, построенной на основе сформированной базы и имеющей общий вид [Усольцев, 1998]:

$$P_i = f(A, H, D, N), \quad (5)$$

где P_i – биомасса i -й фракции древостоя, т/га; A – возраст древостоя, лет. В уравнении (5) в качестве независимых переменных включены основные факторы, опосредующие продукционную структуру биомассы лесной экосистемы: онтогенетический (возраст), косвенный эдафический (средняя высота древостоя, характеризующая при данном возрасте добротность местопроизрастания) и ценотический (плотность, или полнота древесного сообщества, определяемая сочетанием среднего диаметра стволов и густоты).

Наряду с подобным подходом, отражающим необходимость расчленения показателя полноты на составляющие ее компоненты, исходя из специфики изменения биомассы ассимиляционного аппарата под действием выше названных трех массообразующих факторов, при моделировании ассимиляционного аппарата древостоев продолжается использование возраста древостоя и его полноты [Гордина, 1985; Vi et al., 2010] или возраста, полноты и класса бонитета [Токмурзин, Нурпейсов, 1976; Швиденко и др., 2004; Shvidenko et al., 2007].

Чтобы выяснить, как влияет выбор полноты в одном случае или сочетания густоты и среднего диаметра стволов – в другом на адекватность моделей биомассы ассимиляционного аппарата древостоев, нами принят сравнительный анализ названных двух структур моделей биомассы лесообразующих древесных видов на основе сформированной базы эмпирических данных, полученных на пробных площадях [Usoltsev, 2020b].

Методика исследования. Для сравнительного анализа методов оценки биомассы ассимиляционного аппарата деревьев и древостоев использованы соответственно две базы эмпирических данных, полученных исследователями на пробных площадях в лесных экосистемах Евразии [Усолтцев, 2020 а, б]. Для древесных видов, располагающих количеством эмпирических данных, достаточным для планируемого анализа, составлены две исходные матрицы данных. В одной представлены данные модельных деревьев (табл. 2), а в другой – материалы по древостоям, в которых на лесных пробных площадях получены эмпирические данные о биомассе ассимиляционного аппарата (табл. 3).

Результаты исследования.

Оценка биомассы ассимиляционного аппарата деревьев. Сравнительный анализ методов оценки биомассы ассимиляционного аппарата деревьев выполнен с использованием моделей:

$$\ln P_f = a_0 + a_1(\ln D) + a_2(\ln H) + a_3(\ln D)(\ln H); \quad (6)$$

$$\ln P_f = a_0 + a_1(\ln D) + a_2(\ln D)^2; \quad (7)$$

$$\ln P_f = a_0 + a_1[\ln(D^2H)], \quad (8)$$

где P_f – абсолютно сухая масса листвы, кг; H – высота дерева, м; D – диаметр ствола на высоте груди, см.

В отличие от структуры модели (2), в модель (6) введена дополнительная переменная. Это вызвано тем, что у мелких деревьев вследствие сдвига диаметра D вверх по стволу аллометрия нарушается, и дисперсия остатков становится неоднородной, когда в средней части диапазона переменных теоретические значения завышаются, а на верхнем и нижнем пределах – занижаются [Usoltsev et al., 2019]. Введение в линеаризованную аллометрическую модель синергизма $(\ln D)(\ln H)$ устраняет эти смещения, и аллометрическое соотношение сохраняется без какой-либо корреляции остатков при $D > 0,2-0,6$ см и $H > 1,3$ м.

В отличие от структуры модели (1), в модель (7) введена дополнительная переменная $(\ln D)^2$. Ее введение обусловлено тем, что согласно теории адаптивного распределения фитомасс в растении [Poorter et al., 2015], аллометрическое соотношение изменяется по мере увеличения размера дерева, и переменная $(\ln D)^2$ в модели (7) становится статистически значимой.

Таблица 2

**Распределение модельных деревьев по древесным родам (видам), странам
и таксационным показателям [Усольцев, 2020a]**

Distribution of sample trees by tree genera (species), countries and taxation indicators

Род (вид)	Страна	Диапазон			Число наблюдений
		диаметра ствола, см	высоты дерева, м	массы листвы (хвои), кг	
<i>Picea</i> A.Dietr.	Россия, Украина, Швейцария, Германия, Белоруссия, Чехия, Финляндия, Латвия	0,5÷67,6	1,5÷42,8	0,07÷131,9	1307
<i>Pinus sylvestris</i> L.	Россия, Украина, Казахстан, Швеция, Финляндия, Швейцария, Великобритания, Польша, Белоруссия	0,4÷55,0	1,4÷36,5	0,003÷63,2	3366
<i>Abies</i> Mill.	Россия, Украина, Япония, Чехия	0,5÷65,5	1,4÷32,7	0,04÷117,0	505
<i>Pinus sibirica</i> Du Tour., <i>P. koraiensis</i> S. et Z.	Россия	0,5÷53,6	1,4÷26,8	0,05÷77,8	138
<i>Cryptomeria japonica</i> (Thunb. ex L.f.) D.Don	Япония	0,5÷59,0	1,5÷35,9	0,04÷14,8	183
<i>Castanopsis</i> (D.Don) Spach	Япония	0,3÷43,6	1,5÷22,2	0,01÷22,8	122
<i>Larix</i> Mill.	Россия, Япония, Казахстан, Чехия, Монголия, Китай, Швейцария	0,2÷72,9	1,4÷34,0	0,003÷35,1	596
<i>Betula</i> L.	Россия, Япония, Казахстан, Украина, Финляндия, Великобритания, Китай, Монголия, Белоруссия	0,2÷46,0	1,4÷34,5	0,004÷23,3	1600
<i>Populus</i> L.	Россия, Казахстан, Украина, Япония	0,6÷42,8	2,2÷28,8	0,006÷38,6	719
<i>Alnus</i> Mill.	Россия, Украина, Белоруссия, Япония	1,9÷42,1	3,1÷27,8	0,02÷11,4	465
<i>Tilia</i> L.	Россия, Чехия	1,6÷38,9	3,4÷24,8	0,01÷14,1	385
<i>Quercus</i> L.	Россия, Япония, Украина, Болгария, Чехия, Испания, Филиппины	0,7÷72,0	1,8÷33,6	0,01÷141,0	846
<i>Fagus</i> L.	Япония, Украина, Германия, Франция, Италия, Испания, Чехия	0,3÷76,0	1,4÷39,3	0,004÷87,9	392
<i>Fraxinus</i> L.	Россия, Япония, Украина, Чехия	1,7÷57,6	2,5÷36,0	0,07÷29,1	95
<i>Carpinus</i> L.	Россия, Украина, Япония	1,7÷28,2	2,5÷24,5	0,06÷10,7	114
<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	Украина, Словакия, Болгария	2,7÷40,0	3,7÷34,8	0,08÷13,4	67
Итого					10900

Таблица 3

**Распределение пробных площадей по древесным родам (видам), странам
и таксационным показателям [Усольцев, 2020б]**

Distribution of sample plots by tree genera (species), countries and taxation indicators

Род (вид)	Страна	Диапазон						Число наблюдений
		воз-раста, лет	среднего диаметра, см	средней высоты, м	густоты, 1000/га	суммы площадей сечений, м ² /га	массы листвы (хвои), т/га	
<i>Picea</i> A.Dietr.	Россия, Германия, Белоруссия, Австрия, Болгария, Ирландия, Норвегия	9÷230	1,8÷45,6	1,5÷32,5	0,25÷57,5	1,0÷104,0	0,7÷24,5	306
<i>Pinus sylvestris</i> L.	Россия, Казахстан, Великобритания, Германия, Белоруссия, Венгрия	5÷383	1,4÷60,0	1,4÷34,5	0,05÷82,4	2,0÷58,0	1,8÷13,1	1284
<i>Abies</i> Mill.	Россия, Украина, Япония, Италия	9÷283	1,6÷74,0	2,2÷45,0	0,13÷76,7	5,0÷106,0	2,2÷29,9	250
<i>Pinus sibirica</i> Du Tour., <i>P. koraiensis</i> S. et Z.	Россия	14÷380	2,0÷57,1	2,2÷29,2	0,14÷16,2	1,0÷98,0	0,6÷13,1	120
<i>Larix</i> Mill.	Россия, Китай, Казахстан	9÷350	1,1÷72,9	2,7÷34,0	0,08÷52,2	1,0÷52,0	0,1÷8,6	192
<i>Betula</i> L.	Россия, Украина, Казахстан, Великобритания, Белоруссия, Япония, Финляндия	5÷175	1,0÷37,0	1,7÷26,9	0,26÷304,0	1,0÷76,0	0,3÷8,0	237
<i>Populus</i> L.	Россия, Украина, Казахстан, Япония, Бельгия, Великобритания	2÷120	1,1÷38,3	1,7÷31,0	0,22÷150,0	3,0÷66,0	1,5÷7,1	114
<i>Alnus</i> Mill.	Россия, Украина, Белоруссия	5÷93	1,2÷31,2	2,7÷28,0	0,5÷96,2	9,0÷45,0	1,6÷5,1	80
<i>Quercus</i> L.	Россия, Украина, Белоруссия, Бельгия, Болгария, Венгрия, Дания, Молдавия	4÷250	1,5÷55,3	1,8÷32,8	0,07÷17,0	1,0÷71,0	1,2÷7,8	220
<i>Fagus</i> L.	Германия, Украина, Дания, Бельгия, Болгария, Азербайджан, Нидерланды, Италия, Испания	10÷210	1,9÷52,8	3,7÷35,6	0,15÷9,9	3,0÷56,0	1,3÷5,0	170
Итого								2942

В результате выполненного сравнительного анализа моделей (6)–(8) установлено (табл. 4), что адекватность модели биомассы хвои (листвы) дерева в наименьшей степени (1,5 %) снижается при исключении высоты дерева из числа независимых переменных, т. е. при замене двухфакторной модели (6) однофакторной моделью (7). Но если биомасса анализируется в связи с двумя переменными (D и H), то при замене модели (6) моделью (8) снижение адекватности – наибольшее (4,6 %). Несколько меньшее снижение адекватности происходит при замене модели (7) моделью (8) (3,1 %).

При сопоставлении адекватности моделей (6)–(8) важно знать, чем вызвано то или иное различие. Известно, что случайная ошибка в какой-то степени может быть снижена увеличением числа наблюдений. Наиболее значима в методическом плане систематическая ошибка (смещение), которая увеличением числа наблюдений в принципе не исключается. Выполненный расчет смещений показал, что их соотношение по вариантам (6)–(8) совпадает с соотношением процентных снижений адекватности по тем же вариантам (см. табл. 4).

Это дает основание утверждать, что снижение адекватности уравнений биомассы деревьев объясняется смещениями соответствующих оценок, даваемых этими уравнениями. Все полученные смещения имеют положительный знак.

Изложенное означает, что при сопоставлении моделей (6) и (7) завышение оценок вызвано тем, что в (7) игнорируется переменная высоты дерева, которая фактически при прочих равных условиях вызывает снижение оценок биомассы. Как уже отмечалось, агрегированная переменная (D^2H) предполагает «насиловственную» положительную связь оценок биомассы с высотой дерева, тогда как фактически она отрицательная, и в данном случае завышение оценки имеет наибольшую величину.

Оценка биомассы ассимиляционного аппарата древостоев. Сравнительный анализ методов оценки биомассы ассимиляционного аппарата древостоев выполнен на основе моделей:

$$\ln P_f = a_0 + a_1(\ln A) + a_2(\ln H) + a_3(\ln D) + a_4(\ln N); \quad (9)$$

$$\ln P_f = a_0 + a_1(\ln A) + a_2(\ln H) + a_3(\ln B), \quad (10)$$

где P_f – абсолютно сухая масса листвы, т/га; A – возраст древостоя, лет; H – средняя высота древостоя, м; D – средний диаметр стволов древостоя, см; N – число деревьев, 1000/га; B – сумма площадей сечений древостоя, м²/га.

Таблица 4

Сравнительная характеристика адекватности моделей (6), (7) и (8)
Comparative characteristic of the adequacy of models (6), (7) and (8)

Число наблюдений	Регрессионные коэффициенты модели (6)				Регрессионные коэффициенты модели (7)			Регрессионные коэффициенты модели (8)		$adjR^2, \%$			Разность $adjR^2, \%^{***}$			Смещения оценок $P_j, \%$		
	a_0^{**}	a_1	a_2	a_3	a_0^{**}	a_1	a_2	a_0^{**}	a_1	(6)	(7)	(8)	(6)-(7)	(6)-(8)	(7)-(8)	(7)-(6)	(8)-(6)	(8)-(7)
<i>Picea A. Dietr.</i>																		
1307	-0,8712	1,7277	-1,2886	0,2216	-1,3687	0,8357	0,1554	-1,9677	0,5110	89,0	87,8	84,3	1,2	4,7	3,5	2,63	9,72	5,30
<i>Pinus sylvestris L.</i>																		
3366	-2,6907	2,7920	-1,3312	-	-3,4932	1,8027	-	-3,6244	0,6275	87,9	82,7	76,6	5,2	11,3	6,1	10,06	25,7	8,92
<i>Abies Mill.</i>																		
505	-0,9850	1,4105	-0,9941	0,2680	-1,4430	0,8132	0,1921	-2,1829	0,5663	88,5	88,3	85,5	0,2	3,0	2,8	0,746	8,91	7,09
<i>Pinus sibirica Du Tour., P. koraiensis S. et Z.</i>																		
138	-1,3914	1,8753	-1,4698	0,2496	-1,8540	1,0602	0,1151	-2,1368	0,5170	86,0	83,5	79,8	2,5	6,2	3,7	5,10	12,99	4,93
<i>Cryptomeria japonica (Thunb. ex L.f.) D.Don</i>																		
183	-1,6855	2,1309	-1,3653	0,1613	-2,3053	1,2927	0,0870	-2,7625	0,5940	87,7	85,6	81,5	2,1	6,2	4,1	2,82	8,09	3,40
<i>Castanopsis (D.Don) Spach</i>																		
122	-1,9777	2,3818	-1,3200	-	-3,4377	1,7061	-	-4,1301	0,6713	90,2	88,9	87,2	1,3	3,0	1,7	4,25	10,10	3,49
<i>Larix Mill.</i>																		
596	-3,0000	1,8791	-0,7561	0,1010	-3,6146	1,5135	0,0508	-4,1156	0,6235	84,6	84,1	82,1	0,5	2,5	2,0	1,22	5,87	3,20
<i>Betula L.</i>																		
1600	-3,0914	1,6652	-0,6195	0,1566	-3,6620	1,3511	0,1189	-4,6779	0,6811	88,3	88,2	85,4	0,1	2,9	2,8	0,438	5,79	4,69
<i>Populus L.</i>																		
719	-2,6151	1,9473	-1,2505	0,2124	-3,7658	1,2172	0,1708	-5,0030	0,7176	89,7	89,0	86,0	0,7	3,7	3,0	1,74	10,59	6,83
<i>Alnus Mill.</i>																		
465	-3,6572	3,0776	-0,7031	-0,2624	-3,5514	1,5618	-	-4,0814	0,5801	70,1	66,8	63,5	3,3	6,6	3,3	3,73	7,52	2,24
<i>Tilia L.</i>																		
385	-4,5705	2,2003	-0,4053	-	-5,0162	1,9598	-	-5,7187	0,7411	76,3	76,0	74,0	0,3	2,3	2,0	0,383	3,36	2,21
<i>Quercus L.</i>																		
846	-1,8567	2,2088	-1,5905	0,1521	-3,1538	1,3295	0,0879	-3,8310	0,6202	84,1	81,1	77,3	3,0	6,8	4,0	7,74	17,39	5,43
<i>Fagus L.</i>																		
392	-3,3235	2,0412	-0,4824	-	-3,6645	1,5645	0,0417	-4,3706	0,6497	91,9	91,6	89,7	0,3	2,2	1,9	1,79	7,61	4,43
<i>Fraxinus L.</i>																		
95	-2,3835	1,9713	-0,6186*	-	-2,9482	1,5444	-	-3,3949	0,5659	77,1	76,7	75,0	0,4	2,1	1,7	1,11	4,87	2,47
<i>Carpinus L.</i>																		
114	-1,2393	-	-0,9472	0,6463	-2,1249	-	0,4301	-4,4369	0,6706	83,9	82,6	79,1	1,3	4,8	3,5	1,77	6,65	5,71
<i>Robinia pseudoacacia L.</i>																		
67	-2,3301	2,0948	-0,8771	-	-3,0285	1,4780	-	-3,3264	0,5315	71,9	70,3	67,0	1,6	4,9	3,3	2,01	5,77	2,36
Среднее значение										84,2	82,7	79,6	1,5	4,6	3,1	3,0	9,4	4,5
										$\pm 5,2$	$\pm 5,3$	$\pm 5,6$	$\pm 1,1$	$\pm 1,9$	$\pm 0,8$	$\pm 2,0$	$\pm 3,7$	$\pm 1,6$

* Переменная значима на уровне 0,90.

** Константа скорректирована на логарифмическую ретрансформацию по: [Baskerville, 1972].

*** (6)-(7) означает результат модели (6) минус результат (7).

**** (8)-(6) означает, что средняя оценка P_j по (8) минус средняя оценка по (6) делится на оценку по (6) и выражается в %.

Таблица 5

Сравнительная характеристика адекватности моделей (9) и (10)
Comparative characteristic of the adequacy of models (9) and 10)

Число наблюдений	Регрессионные коэффициенты модели (9)					Регрессионные коэффициенты модели (10)				$adjR^2$, %			Смещение оценок P_f по (10) относительно (9), %
	a_0^{**}	a_1	a_2	a_3	a_4	a_0^{**}	a_1	a_2	a_3	(9)	(10)	(9)–(10)	
<i>Picea A.Dietr.</i>													
306	-0,4592	-0,3527	1,0184	0,4936	0,6089	1,2189	-0,4484	0,3936	0,5990	81,7	76,3	5,4	1,9
<i>Pinus sylvestris L.</i>													
1284	0,2068	-0,3577	-0,1391	1,1647	0,4576	1,3883	-0,3311	0,1209	0,4207	56,6	53,8	2,8	2,2
<i>Abies Mill.</i>													
250	-0,5438	-0,4227	0,7673	0,8494	0,6751	1,4990	-0,5281	0,3410	0,6289	46,4	44,0	2,4	1,1
<i>Pinus sibirica Du Tour., P. koraiensis S. et Z.</i>													
120	-0,2396	-0,2716	0,9683	0,2160	0,3889	0,7263	-0,3298	0,4385	0,3932	57,6	55,9	1,7	1,9
<i>Larix Mill.</i>													
192	-2,1521	-0,2749	0,5976	0,9572	0,8219	0,2319	-0,3285	-0,1210	0,8176	84,4	75,5	8,9	2,2
<i>Betula L.</i>													
237	-2,2095	-0,0484	0,2659	0,9626	0,5583	-0,5550	-0,0998	0,1352	0,5311	70,1	62,0	8,1	0,3
<i>Populus L.</i>													
114	-0,2939	-0,3627	0,2399	0,6973	0,2564	0,1044	-0,3472	0,4338	0,3061	72,0	55,4	16,6	0,13
<i>Alnus Mill.</i>													
80	-0,7210	-0,5239	-0,4254	1,6655	0,4989	-0,3421	-0,3263	0,2617	0,5167	42,8	34,1	8,7	0,7
<i>Quercus L.</i>													
220	-1,8288	0,2190	–	0,8081	0,5216	-0,3059	0,1228	-0,1908	0,5345	66,6	54,9	11,7	0,2
<i>Fagus L.</i>													
170	-1,2898	0,0998	–	0,6878	0,4686	0,1530	-0,0089	-0,1539	0,4382	44,8	34,1	10,7	0,5
Среднее значение										62,3 ±12,7	54,6 ±10,5	7,7 ±3,7	1,11 ±0,75

В результате расчета моделей (9) и (10) установлено снижение адекватности модели на 3–11% (в среднем на 7,7%) при замене структурной формы (9) на (10) (табл. 5). Неожиданной оказалась разница в снижении адекватности между вечнозелеными (3,1%) и листопадными (10,8%) видами (родами). Возможно, масса ассимиляционного аппарата листопадных древостоев, по сравнению с вечнозелеными, реагирует на изменение их густоты в наибольшей степени.

Однако по величине смещений подобной разницы между вечнозелеными и листопадными не оказалось. Возможно, что величина смещения вызвана величиной объясненной изменчивости биомассы (т. е. показателем детерминации) в меньшей степени, по сравнению с влиянием, которое ока-

зывает несопоставимость тех и других по изменчивости массообразующих показателей древостоев. Модель (10) во всех случаях дает завышение оценки биомассы листвы (хвои) по отношению к (9), хотя величина его невелика (около 1%). Тем не менее, она вызвана методически не обоснованным переносом структуры модели (10), изначально предназначенной для расчета запаса стволовой древесины, на оценку массы ассимиляционного аппарата. Выше упоминался результат численного эксперимента, показавшего возможную 2–3-кратную разницу в оценках биомассы ассимиляционного аппарата между древостоями с предельными соотношениями среднего диаметра и густоты. Полученная сравнительно небольшая величина смещения (1%), скорее всего, вызвана тем, что в использованной базе данных пробных площадей соотношения среднего диаметра и густоты древостоев далеки от предельных.

Выводы. На основе массового экспериментального материала впервые построены всеобщие модели (generic models) биомассы хвои (листвы) для древесных родов (видов), наиболее представленных на территории Евразии, в том числе для 16 на уровне дерева и для 10 – на уровне древостоя.

Впервые показаны снижение адекватности моделей биомассы и завышение ее оценок, к которым приводит механический перенос традиционного метода моделирования объема ствола дерева и древостоя на оценку биомассы их ассимиляционного аппарата.

С целью повышения адекватности моделей и устранения смещений оценок биомассы ассимиляционного аппарата деревьев необходимо отказаться от использования предиктора (D^2H) и включать в модель или один диаметр ствола, или диаметр ствола и высоту дерева раздельно.

От использования полноты в качестве независимой переменной в модели ассимиляционного аппарата древостоев можно отказаться и во избежание возможных смещений оценок включать вместо полноты ее аналог, расчлененный на две независимые переменные – густоту древостоя и средний диаметр стволов.

Библиографический список

Байзаков С.Б. Некоторые закономерности накопления древесной зелени в сосновых лесах Казахстана и перспективы ее промышленного использования: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Спец. 562 – лесоводство. Алма-Ата: КазСХИ, 1969. 28 с.

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

Вудвелл Д.М., Хафтон Р.Э. Тайна великого северного леса // Устойчивое развитие бореальных лесов: тр. VII ежегод. конф. МАИБЛ. М.: Федер. служба лесн. хоз-ва РФ, 1997. С. 39–46.

Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С., Якимов В.Н., Солнцев В.А. Фракталы и мультифракталы в биоэкологии. Н. Новгород: Изд-во Нижегород. гос. ун-та, 2013. 370 с.

Гордина Н.П. Пространственная структура и продуктивность сосняков Нижнего Енисея. Красноярск: Изд-во Краснояр. ун-та, 1985. 128 с.

Заде Л.А. Основы нового подхода к анализу сложных систем и процессов принятия решений // Математика сегодня (сборник переводных статей). М.: Знание, 1974. С. 5–49.

Заика В.Е. Современное состояние теории роста // Математическая биология развития / под ред. Зотина А.И. и Преснова Е.В. М.: Наука, 1982. С. 40–49.

Итоги экспериментальных работ в лесной опытной даче ТСХА за 1862–1962 годы. М.: Моск. с.-х. академия, 1964. 519 с.

Карманова И.В., Судницына Т.Н., Ильина Н.А. Пространственная структура сложных сосняков. М.: Наука, 1987. 201 с.

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

Кофман Г.Б. Уравнения роста и онтогенетическая аллометрия // Математическая биология развития / под ред. Зотина А.И. и Преснова Е.В. М.: Наука, 1982. С. 49–55.

Кофман Г.Б., Гуревич М.Ю. Предельные и оптимальные состояния древостоев // Сибирский экологический журнал. 2001. № 5. С. 623–629.

Крюденер А.А. Массовые таблицы и таблицы сбега осины Европейской России. Вып. 4. СПб., 1911. 86 с.

Кузьмичев В.В. Закономерности роста древостоев. Новосибирск: Наука, 1977. 160 с.

Кузьмичев В.В. Эколого-ценотические закономерности роста одновозрастных сосновых древостоев: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. 03.00.16; 06.03.03. Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1980. 31 с.

Лукина Н.В., Никонов В.В. Изменение первичной продуктивности еловых древостоев под влиянием техногенных загрязнений на Кольском Севере // Лесоведение. 1991. № 4. С. 37–45.

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

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

Налимов В.В., Чернова Н.А. Статистические методы планирования экспериментальных экспериментов. М.: Наука, 1965. 340 с.

Орлов М.М. Лесная вспомогательная книжка для таксации и технических расчетов. М.: Гос. техн. изд-во, 1928. 757 с.

Розенберг Г.С. Математическое моделирование фитоценотических систем // Бюллетень МОИП. Отд-ние биологии. 1980. Т. 85. Вып. 2. С. 79–88.

Семечкина М.Г. Структура фитомассы сосняков. Новосибирск: Наука, 1978. 166 с.

Токмурзин Т.Х., Нурпеисов К.Н. Таблицы хода роста фитомассы древостоев сосны Прииртышья // Научные труды КазСХИ. 1976. Т. 19; № 3. С. 127–136.

Третьяков Н.В., Горский П.В., Самойлович Г.Г. Справочник таксатора. Таблицы для таксации леса. М.; Л.: Гослесбуиздат, 1952. 853 с.

Тюрин А.В., Науменко И.М., Воропанов П.В. Лесная вспомогательная книжка. М.: Гослестехиздат, 1945. 405 с.

Усольцев В.А. Формирование банков данных о фитомассе лесов. Екатеринбург: УрО РАН, 1998. 541 с. URL: <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3224>.

Усольцев В.А. Некоторые методические и концептуальные неопределенности при оценке приходной части углеродного цикла лесов // Экология. 2007. № 1. С. 1–10.

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

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

Усольцев В.А. О применении регрессионного анализа в лесоводственных задачах // Лесная таксация и лесоустройство. 2004. № 1 (33). С. 49–55.

Усольцев В.А. О закономерностях роста березы порослевого и семенного происхождения // Вестник сельскохозяйственной науки Казахстана. 1978. № 6. С. 87–93.

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., Воронов М.П., Колчин К.В. О некоторых неопределенностях в оценке биологической продуктивности лесов в контексте биогеографии // Экопотенциал. 2017. № 2 (18). С. 7–22 (<http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/6539>).

Усольцев В.А., Воронов М.П., Часовских В.П. Чистая первичная продукция лесов Урала: методы и результаты автоматизированной оценки // Экология. 2011. № 5. С. 334–343.

Уткин А.И. Методика исследований первичной биологической продуктивности лесов // Биологическая продуктивность лесов Поволжья / под ред. Вомперского С.Э. М.: Наука, 1982. С. 59–72.

Уткин А.И., Замолодчиков Д.Г., Гульбе Т.А., Гульбе Я.И. Аллометрические уравнения для фитомассы по данным деревьев сосны, ели, березы и осины в европейской части России // Лесоведение. 1996. № 6. С. 36–46.

Харвей Д. Научное объяснение в географии. М.: Прогресс, 1974. 502 с.

Швиденко А.З. Современные проблемы российской лесной таксации: методология и моделирование // Лесная таксация и лесоустройство. 2002. № 1. С. 41–51.

Швиденко А.З., Щепаченко Д.Г. Что мы знаем сегодня о лесах России? // Лесная таксация и лесоустройство. 2011. № 1–2 (45–46). С. 153–172.

Швиденко А.З., Щепаченко Д.Г., Нильссон С. Материалы к познанию современной продуктивности лесов России // Базовые проблемы перехода к устойчивому управлению лесами России – учет лесов и организация лесного хозяйства: матер. междунар. семинара. Красноярск: Ин-т леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, 2007. С. 5–37.

Швиденко А.З., Щепаченко Д.Г., Нильссон С., Булуй Ю.И. Система моделей роста и динамики продуктивности лесов России // Лесное хозяйство. 2004. № 2. С. 40–44.

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

Ahmed R., Siqueira P., Hensley S., Bergen K. Uncertainty of forest biomass estimates in north temperate forests due to allometry: implications for remote sensing // Remote sensing. 2013. Vol. 5. P. 3007–3036. DOI: 10.3390/rs5063007

Baskerville G.L. Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass // Canadian Journal of Forest Research. 1972. Vol. 2. P. 49–53.

Basuki T.M., Van Laake P.E., Skidmore A.K., Hussin Y.A. Allometric equations for estimating the above-ground biomass in tropical low-land Dipterocarp forests // Forest Ecology and Management. 2009. Vol. 257. P. 1684–1694.

Bi H., Turner J., Lambert M.J. Additive biomass equations for native eucalypt forest trees of temperate Australia // Trees. 2004. Vol. 18. P. 467–479.

Bi H., Long Y., Turner J., Lei Y., Snowdon P., Li Y., Harper R., Zerihun A., Ximenes F. Additive prediction of aboveground biomass for *Pinus radiata* (D. Don) plantations // Forest Ecology and Management. 2010. Vol. 259. P. 2301–2314.

Bondé L., Ganamé M., Ouédraogo O., Nacoulma B.M., Thiombiano A. & Bous-sim J.I. Allometric models to estimate foliage biomass of *Tamarindus indica* in Burkina Faso // Southern Forests: a Journal of Forest Science. 2017. Vol. 80. P. 143–150. DOI: 10.2989/20702620.2017.1292451.

Cailliez F. Forest volume estimation and yield prediction. Vol. 1 – Volume estimation. FAO Forestry Paper. No. 22/1. Rome, 1980. 99 p.

Cao Y., Chen Y. Biomass, carbon and nutrient storage in a 30-year-old Chinese cork oak (*Quercus variabilis*) forest on the south slope of the Qinling Mountains, China // Forests. 2015. Vol. 6. P. 1239–1255. doi:10.3390/f6041239

Case B.S., Hall R.J. Assessing prediction errors of generalized tree biomass and volume equations for the boreal forest region of west-central Canada // Canadian Journal of Forest Research. 2008. Vol. 38. P. 878–889.

Chave J., Condit R., Aguilar S., Hernandez A., Lao S., Perez R. Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates // Philosophical Transactions of The Royal Society B Biological Sciences. 2004. Vol. 359. P. 409–420.

Cifuentes-Jara M., Henry M. Proceedings of the regional technical workshop on Tree Volume and Biomass Allometric Equations in South and Central America, 21–24 May 2013, UN–REDD MRV Report 12, Turrialba, Costa Rica. 2013. 92 p.

De Candolle A. Géographie botanique raisonnée. Paris, V. Masson, 1855. 1365 p.

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

Henry M., Picard N., Trotta C., Manlay R.J., Valentini R., Bernoux M., Saint-André L. Estimating tree biomass of sub-Saharan African forests: a review of available allometric equations // *Silva Fennica*. 2011. Vol. 45(3B). P. 477–569.

Houghton R.A., Hall F., Goetz S.J. The importance of biomass in the global carbon cycle // *Geophysical Research Letters*. 2009. Vol. 114: G00E03.

Iqbal K., Hussain A., Negi A.K. An overview of biomass estimation methods // *Research Journal of Social Science & Management*. 2014. Vol. 4. No. 6. P. 42–57.

Jagodzinski A.M., Dyderski M.K., Gesikiewicz K., Horodecki P. Tree- and stand-level biomass estimation in a *Larix decidua* Mill. chronosequence // *Forests*. 2018. Vol. 9: 587. doi:10.3390/f9100587

Keeling H.C., Phillips O.L. The global relationship between forest productivity and biomass // *Global Ecology and Biogeography*. 2007. Vol. 16. P. 618–631.

Lin K., Lyu M., Jiang M., Chen Y., Li Y., Chen G., Xie J., Yang Y. Improved allometric equations for estimating biomass of the three *Castanopsis carlesii* H. forest types in subtropical China // *New Forests*. 2017. Vol. 48. P. 115–135. DOI 10.1007/s11056-016-9559-z

Lin Zh., Hong T., Hong W., Wu Ch. Compatible models of carbon content of individual trees on a *Cunninghamia lanceolata* plantation in Fujian Province, China // *PLoS ONE*. 2016. Vol. 11. No. 3: e0151527. doi:10.1371/journal.pone.0151527.

Madgwick H.A.I., Satoo T. On estimating the aboveground weights of tree stands // *Ecology*. 1975. Vol. 56. P. 1241–1476.

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.

Montagu K.D., Düttmer K., Barton C.V.M., Cowie A.L. Developing general allometric relationships for regional estimates of carbon sequestration—an example using *Eucalyptus pilularis* from seven contrasting sites // *Forest Ecology and Management*. 2005. Vol. 204. P. 113–127.

Návar J. Biomass component equations for Latin American species and groups of species // *Annals of Forest Science*. 2009. Vol. 66: 208.

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

Ogawa H., Yoda K., Ogino K., Kira T. Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand. II. Plant biomass // *Nature and Life in Southeast Asia*. 1965. Vol. 4. P. 49–80.

Picard N., Saint-André L., Henry M. Manual for building tree volume and biomass allometric equations: from field measurement to prediction // Food and Agricultural Organization of the United Nations, Rome, and Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement, Montpellier, 2012. 215 p.

Poorter H., Jagodzinski A.M., Ruiz-Peinado R., Kuyah S., Luo Y., Oleksyn J., Usoltsev V.A., Buckley T.N., Reich P.B., Sack L. How does biomass allocation change with size and differ among species? An analysis for 1200 plant species from five continents // *New Phytologist*. 2015. Vol. 208. P. 736–749. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/nph.13571/epdf>.

Satou T. A synthesis of studies by the harvest method: primary production relations in the temperate deciduous forests of Japan // *Ecological Studies: Analysis and synthesis*. Vol. 1. N. Y.: Springer Verlag, 1970. P. 55–72.

Schulze E.-D. (ed.). Carbon and nutrient cycling in European forest ecosystems. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag (Ecological Studies. Vol. 142). 2000. 500 p.

Schwappach A. Die Kiefer. Wirtschaftliche und statistische Untersuchungen der forstlichen Abteilung der Hauptstation des forstlichen Versuchswesen in Eberswalde. Neudamm: J. Neumann, 1908. 180 p.

Shvidenko A.Z., Schepaschenko D.G., Nilsson S., Bouloui Y.I. Semi-empirical models for assessing biological productivity of Northern Eurasian forests // *Ecological Modelling*. 2007. Vol. 204. P. 163–179. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2006.12.040.

Shvidenko A., Schepaschenko D., McCallum I., Nilsson S. Can the uncertainty of full carbon accounting of forest ecosystems be made acceptable to policymakers? // *Climatic Change*. 2010. Vol. 103. P. 137–157. <https://doi.org/10.1007/s10584-010-9918-2>

Stegen J.C., Swenson N.G., Enquist B.J., White E.P., Phillips O.L., Jorgensen P.M., Weiser M.D., Mendoza A.M., Vargas P.N. Variation in above-ground forest biomass across broad climatic gradients // *Global Ecology and Biogeography*. 2011. Vol. 20. P. 744–754.

Usoltsev V.A., Zukow W., Osmirko A.A., Tsepordey I.S., Chasovskikh V.P. Additive biomass models for *Larix* spp. single-trees sensitive to temperature and precipitation in Eurasia // *Ecological Questions*. 2019. Vol. 30. No. 2. P. 57–67. DOI: <http://dx.doi.org/10.12775/EQ.2019.012>.

Usoltsev V.A. Single-tree biomass data for remote sensing and ground measuring of Eurasian forests: digital version. The second edition, enlarged. Yekaterinburg: Ural State Forest Engineering University; Botanical Garden of Ural Branch of RAS, 2020a. ISBN 978-5-94984-727-5.

Usoltsev V.A. Forest biomass and primary production database for Eurasia: digital version. The third edition, enlarged. Monograph. Yekaterinburg: Ural State Forest Engineering University, 2020b. ISBN 978-5-94984-732-9.

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.

Xiang W., Liu S., Deng X., Shen A., Lei X., Tian D., Zhao M., Peng C. General allometric equations and biomass allocation of *Pinus massoniana* trees on a regional scale in southern China // *Ecological Research*. 2011. Vol. 26. P. 697–711. DOI 10.1007/s11284-011-0829-0

Xiang W., Zhou J., Ouyang S., Zhang S., Lei P., Li J., Deng X., Fang X., Forrester D.I. Species-specific and general allometric equations for estimating tree biomass components of subtropical forests in southern China // *European Journal of Forest Research*. (2016). Vol. 135. P. 963–979. <https://doi.org/10.1007/s10342-016-0987-2>

Zeng W. Developing tree biomass models for eight major tree species in China // *Biomass Volume Estimation and Valorization for Energy*. Chapter 1. 2017. P. 3–21. DOI: 10.5772/65664

Zhang C., Peng D.-L., Huang G.-S., Zeng W.-S. Developing aboveground biomass equations both compatible with tree volume equations and additive systems for single-trees in poplar plantations in Jiangsu Province, China // *Forests*. 2016. Vol. 7. No. 2: 32. DOI:10.3390/f7020032.

Zianis D., Mencuccini M. Aboveground biomass relationships for beech (*Fagus moesiaca* Cz.) trees in Vermio Mountain, Northern Greece, and generalized equations for *Fagus* sp. // *Annals of Forest Science*. 2003. Vol. 60. P. 439–448.

References

Baizakov S.B. Some patterns of accumulation of wood greens in the pine forests of Kazakhstan and the prospects for its industrial use: PhD Thesis. Alma-Ata: KazSHI, 1969. 28 p.

Vorobeichik E.V. Statistical Allometry in the Case of Considerably Heterogeneous Samples: a Risk of Artifact. *Contemporary Problems of Ecology*, 2001, no. 5, pp. 631–636.

Woodwell D.M., Houghton R.E. Mystery of the Great Northern Forest. *Sustainable Development of Boreal Forests: Proc. 7th Annual Conference IBFRA*. M.: Federal Forest Service. Russia, 1997, pp. 39–46.

Gelashvili D.B., Iudin D.I., Rosenberg G.S., Yakimov V.N., Solntsev V.A. Fractals and multifractals in bioecology. Nizhny Novgorod: Nizhny Novgorod State University, 2013. 370 p.

Gordina N.P. Spatial structure and productivity of the pines of Lower Yenisei. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk University, 1985. 128 p.

Zadeh L.A. The basics of a new approach to the analysis of complex systems and decision-making processes. *Mathematics today (a collection of translated articles)*. M.: Znanie, 1974, pp. 5–49.

Zaika V.E. The current state of growth theory. *Mathematical Biology of Development* / Ed. Zotin A.I. and Presnov E.V. M.: Nauka, 1982, pp. 40–49.

The results of experimental works in the forest experimental forest of TSKHA for 1862–1962. M.: Moscow Agricultural Academy, 1964. 519 p.

Karmanova I.V., Sudnitsina T.N., Ilyina N.A. Spatial structure of complex pine forests. M.: Nauka, 1987. 201 p.

Kofman G.B. The growth and shape of trees. Novosibirsk: Nauka, 1986. 211 p.

Kofman G.B. Growth equations and ontogenetic allometry. *Mathematical Biology of Development* / Ed. Zotin A.I. and Presnov E.V. M.: Nauka, 1982, pp. 49–55.

Kofman G.B., Gurevich M.Y. The limit and optimal states of forest stands. *Contemporary Problems of Ecology*, 2001. No. 5, pp. 623–629.

Kryudener A.A. Massovye tablitsy i tablitsy sbega osiny Yevropeyskoy Rossii (Mass tables and aspen escape tables of European Russia). Vyp. 4. SPb., (Printing house of the St. Petersburg Office of Departments), 1911. 86 p. (In Russ.).

Kuzmichev V.V. Zakonomernosti rosta drevostoyev. Novosibirsk: Nauka. 1977. 160 s.

Kuzmichev V.V. Ekologo-tsenoticheskiye zakonomernosti rosta odnovoz-rastnykh osnovnykh drevostoyev: Avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk. Krasnoyarsk: 03.00.16; 06.03.03: In-t lesa i drevosiny SO AN SSSR. 1980. 31 p.

Lukina N.V., Nikonov V.V. Izmeneniye pervichnoy produktivnosti elovykh drevostoyev pod vliyaniem tekhnogennykh zagryazneniy na Kolskom Severe. *Lesovedeniye*, 1991, no. 4, pp. 37–45.

Mina N.V., Klevezal G.A. Rost zhivotnykh. M.: Nauka. 1976. 291 p.

Nalimov V.V. Teoriya eksperimenta. M.: Nauka. 1971. 208 p.

Nalimov V.V., Chernova N.A. Statisticheskiye metody planirovaniya eks-tremalnykh eksperimentov. M.: Nauka. 1965. 340 p.

Orlov M.M. Lesnaya vspomogatelnaya knizhka dlya taksatsii i tekhnicheskikh raschetov. M.: Gosudarstvennoye tekhnicheskoye izd-vo. 1928. 757 p.

Rozenberg G.S. Matematicheskoye modelirovaniye fitotsenoticheskikh si-stem. *Bull. MOIP. Otd. biol.*, 1980, vol. 85, is. 2, pp. 79–88.

Semechkina M.G. Struktura fitomassy sosnyakov. Novosibirsk: Nauka. 1978. 166 p.

Tokmurzin T.Kh., Nurpeisov K.N. Tablitsy khoda rosta fitomassy drevostoyev sosny Priirtyshia. *Nauchnyye trudy KazSKhI*, 1976, vol. 19, no. 3, pp. 127–136.

Tretiaikov N.V., Gorskiy P.V., Samoylovich G.G. Spravochnik taksatora. Tablitsy dlya taksatsii lesa. M.-L.: Goslesbumizdat. 1952. 853 p.

Tyurin A.V., Naumenko I.M., Voropanov P.V. Lesnaya vspomogatelnaya knizhka. M.: Goslestekhzdat. 1945. 405 p.

Usoltsev V.A. Formirovaniye bankov dannyykh o fitomasse lesov. Ekate-rinburg: UrO RAN. 1998. 541 p. URL: <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3224>.

Usoltsev V.A. Nekotoryye metodicheskkiye i kontseptualnyye neopredelennosti pri otsenke prikhodnoy chasti uglerodnogo tsikla lesov. *Ekologiya*, 2007, no. 1, pp. 1–10.

Usoltsev V.A. Modelirovaniye struktury i dinamiki fitomassy drevostoyev. Krasnoyarsk: Izd-vo Krasnoyarskogo un-ta. 1985. 191 p. URL: <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3353>

Usoltsev V.A. Rost i struktura fitomassy drevostoyev. Novosibirsk: Nauka. Sibirskoye otd-niye. 1988. 253 p. URL: <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3352>

Usoltsev V.A. O primeneniі regressionnogo analiza v lesovodstvennykh zadachakh. *Lesnaya taksatsiya i lesoustroystvo*, 2004, no. 1 (33), pp. 49–55.

Usoltsev V.A. On growth regularities in birch stems of coppice and seed origin. *Vestnik Selskokhozyaistvennoi Nauki Kazakhstana*, 1978, no. 6, pp. 87–93.

Usoltsev V.A. Fitomassa lesov Severnoy Evrazii: predelnaya produktivnost i geografiya. Ekaterinburg: UrO RAN. 2003. 406 p. URL: <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3303>

Usoltsev V.A., Voronov M.P., Kolchin K.V. O nekotorykh neopredelennostyakh v otsenke biologicheskoy produktivnosti lesov v kontekste biogeografii. *Eko-potentsial*, 2017, no. 2 (18), pp. 7–22. URL: <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/6539>

Usoltsev V.A., Voronov M.P., Chasovskikh V.P. Chistaya pervichnaya produktsiya lesov Urala: metody i rezultaty avtomatizirovannoy otsenki. *Ekologiya*, 2011, no. 5, pp. 334–343.

Utkin A.I. Metodika issledovaniy pervichnoy biologicheskoy produktivnosti lesov. *Biologicheskaya produktivnost lesov Povolzhia* / Pod red. Vomperskogo S.E. M.: Nauka. 1982, pp. 59–72.

Utkin A.I., Zamolodchikov D.G., Gulbe T.A., Gulbe Ya.I. Allometricheskiye uravneniya dlya fitomassy po dannym derevyev sosny. eli. berezy i osiny v evropeyskoy chasti Rossii. *Lesovedeniye*, 1996, no. 6, pp. 36–46.

Kharvey D. Nauchnoye obyasneniye v geografii. M.: Progress. 1974. 502 p.

Shvidenko A.Z. Sovremennyye problemy rossiyskoy lesnoy taksatsii: metodologiya i modelirovaniye. *Lesnaya taksatsiya i lesoustroystvo*, 2002, no. 1, pp. 41–51.

Shvidenko A.Z., Shchepashchenko D.G. Chto my znayem segodnya o lesakh Rossii? *Lesnaya taksatsiya i lesoustroystvo*, 2011, no. 1–2 (45–46), pp. 153–172.

Shvidenko A.Z., Shchepashchenko D.G., Nilsson S. Materialy k poznaniyu sovremennoy produktivnosti lesov Rossii. *Bazovyye problemy perekhoda k ustoychivomu upravleniyu lesami Rossii – uchet lesov i organizatsiya lesnogo khozyaystva*: Mat-ly mezhdun. seminar. Krasnoyarsk: Institut lesa im. V.N. Sukacheva SO RAN. 2007, pp. 5–37.

Shvidenko A.Z., Shchepashchenko D.G., Nilsson S., Buluy Yu.I. Sistema mo-deley rosta i dinamiki produktivnosti lesov Rossii. *Lesnoye khozyaystvo*, 2004, no. 2, pp. 40–44.

Shmitkhyuzen I. Obshchaya geografiya rastitelnosti (per. s nem.). M.: Progress. 1966. 310 p.

Ahmed R., Siqueira P., Hensley S., Bergen K. Uncertainty of forest biomass estimates in north temperate forests due to allometry: implications for remote sensing. *Remote sensing*, 2013, vol. 5, pp. 3007–3036. DOI: 10.3390/rs5063007

Baskerville G.L. Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass. *Canadian Journal of Forest Research*, 1972, vol. 2, pp. 49–53.

Basuki T.M., Van Laake P.E., Skidmore A.K., Hussin Y.A. Allometric equations for estimating the above-ground biomass in tropical low-land Dipterocarp forests. *Forest Ecology and Management*, 2009, vol. 257, pp. 1684–1694.

Bi H., Turner J., Lambert M.J. Additive biomass equations for native eucalypt forest trees of temperate Australia. *Trees*, 2004, vol. 18, pp. 467–479.

Bi H., Long Y., Turner J., Lei Y., Snowdon P., Li Y., Harper R., Zerihun A., Ximenes F. Additive prediction of aboveground biomass for *Pinus radiata* (D.Don) plantations. *Forest Ecology and Management*, 2010, vol. 259, pp. 2301–2314.

Bondé L., Ganamé M., Ouédraogo O., Nacoulma B.M., Thiombiano A. & Boussim J.I. Allometric models to estimate foliage biomass of *Tamarindus indica* in Burkina Faso. *Southern Forests: a Journal of Forest Science*, 2017, vol. 80, pp. 143–150. DOI: 10.2989/20702620.2017.1292451.

Cailliez F. Forest volume estimation and yield prediction Vol. 1 – Volume estimation. *FAO Forestry Paper*, no. 22/1. Rome, 1980. 99 p.

Cao Y., Chen Y. Biomass, carbon and nutrient storage in a 30-year-old Chinese cork oak (*Quercus variabilis*) forest on the south slope of the Qinling Mountains, China. *Forests*, 2015, vol. 6, pp. 1239–1255. DOI: 10.3390/f6041239

Case B.S., Hall R.J. Assessing prediction errors of generalized tree biomass and volume equations for the boreal forest region of west-central Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 2008, vol. 38, pp. 878–889.

Chave J., Condit R., Aguilar S., Hernandez A., Lao S., Perez R. Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. *Philosophical Transactions of The Royal Society B Biological Sciences*, 2004, vol. 359, pp. 409–420.

Cifuentes-Jara M., Henry M. Proceedings of the regional technical workshop on Tree Volume and Biomass Allometric Equations in South and Central America, 21–24 May 2013, UN–REDD MRV Report 12, Turrialba, Costa Rica. 2013. 92 p.

De Candolle A. Géographie botanique raisonnée. Paris, V. Masson, 1855. 1365 p.

Enquist B.J., Niklas K.J. Global allocation rules for patterns of biomass partitioning in seed plants. *Science*. 2002, vol. 295, pp. 1517–1520.

Henry M., Picard N., Trotta C., Manlay R.J., Valentini R., Bernoux M., Saint-André L. Estimating tree biomass of sub-Saharan African forests: a review of available allometric equations. *Silva Fennica*, 2011. vol. 45(3B), pp. 477–569.

Houghton R.A., Hall F., Goetz S.J. The importance of biomass in the global carbon cycle. *Geophysical Research Letters*, 2009, vol. 114: G00E03.

Iqbal K., Hussain A., Negi A.K. An overview of biomass estimation methods. *Research Journal of Social Science & Management*, 2014, vol. 4, no. 6, pp. 42–57.

Jagodzinski A.M., Dyderski M.K., Gesikiewicz K., Horodecki P. Tree- and stand-level biomass estimation in a *Larix decidua* Mill. Chronosequence. *Forests*, 2018, vol. 9: 587. DOI: 10.3390/f9100587

Keeling H.C., Phillips O.L. The global relationship between forest productivity and biomass. *Global Ecology and Biogeography*, 2007, vol. 16, pp. 618–631.

Lin K., Lyu M., Jiang M., Chen Y., Li Y., Chen G., Xie J., Yang Y. Improved allometric equations for estimating biomass of the three *Castanopsis carlesii* H. forest types in subtropical China. *New Forests*, 2017, vol. 48, pp. 115–135. DOI 10.1007/s11056-016-9559-z

Lin Zh., Hong T., Hong W., Wu Ch., Compatible models of carbon content of individual trees on a *Cunninghamia lanceolata* plantation in Fujian Province, China. *PLoS ONE*, 2016, vol. 11, no. 3: e0151527. DOI: 10.1371/journal.pone.0151527.

Madgwick H.A.I., Sato T. On estimating the aboveground weights of tree stands. *Ecology*, 1975, vol. 56, pp. 1241–1476.

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, pp. 751–761.

Montagu K.D., Düttmer K., Barton C.V.M., Cowie A.L. Developing general allometric relationships for regional estimates of carbon sequestration—an example using *Eucalyptus pilularis* from seven contrasting sites. *Forest Ecology and Management*, 2005, vol. 204, pp. 113–127.

Návar J. Biomass component equations for Latin American species and groups of species. *Annals of Forest Science*, 2009, vol. 66: 208.

Niklas K.J. Plant allometry: is there a grand unifying theory? *Biological Reviews*, 2004, vol. 79, pp. 871–889.

Ogawa H., Yoda K., Ogino K., Kira T. Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand. II. Plant biomass. *Nature and Life in Southeast Asia*, 1965, vol. 4, pp. 49–80.

Picard N., Saint-André L., Henry M. Manual for building tree volume and biomass allometric equations: from field measurement to prediction // Food and Agricultural Organization of the United Nations, Rome, and Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement, Montpellier, 2012. 215 p.

Poorter H., Jagodzinski A.M., Ruiz-Peinado R., Kuyah S., Luo Y., Oleksyn J., Usoltsev V.A., Buckley T.N., Reich P.B., Sack L. How does biomass allocation change with size and differ among species? An analysis for 1200 plant species from five continents. *New Phytologist*, 2015, vol. 208, pp. 736–749. URL: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/nph.13571/epdf>.

Sato T. A synthesis of studies by the harvest method: primary production relations in the temperate deciduous forests of Japan. *Ecological Studies: Analysis and synthesis*, vol. 1. N. Y.: Springer Verlag, 1970, pp. 55–72.

Schulze E.-D. (ed.). Carbon and nutrient cycling in European forest ecosystems. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag (Ecological Studies, vol. 142). 2000. 500 p.

Schwappach A. Die Kiefer. Wirtschaftliche und statistische Untersuchungen der forstlichen Abteilung der Hauptstation des forstlichen Versuchswesen in Eberswalde. Neudamm: J. Neumann, 1908. 180 p.

Shvidenko A.Z., Schepaschenko D.G., Nilsson S., Bouloui Y.I. Semi-empirical models for assessing biological productivity of Northern Eurasian forests. *Ecological Modelling*, 2007, vol. 204, pp. 163–179. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2006.12.040.

Shvidenko A., Schepaschenko D., McCallum I., Nilsson S. Can the uncertainty of full carbon accounting of forest ecosystems be made acceptable to policymakers? *Climatic Change*, 2010, vol. 103, pp. 137–157. URL: <https://doi.org/10.1007/s10584-010-9918-2>

Stegen J.C., Swenson N.G., Enquist B.J., White E.P., Phillips O.L., Jorgensen P.M., Weiser M.D., Mendoza A.M., Vargas P.N. Variation in above-ground forest biomass across broad climatic gradients. *Global Ecology and Biogeography*, 2011, vol. 20, pp. 744–754.

Usoltsev V.A., Zukow W., Osmirko A.A., Tsepordey I.S., Chasovskikh V.P. Additive biomass models for *Larix* spp. single-trees sensitive to temperature and precipitation in Eurasia. *Ecological Questions*, 2019, vol. 30, no. 2, pp. 57–67. DOI: <http://dx.doi.org/10.12775/EQ.2019.012>.

Usoltsev V.A. Single-tree biomass data for remote sensing and ground measuring of Eurasian forests: digital version. The second edition, enlarged. Yekaterinburg: Ural State Forest Engineering University; Botanical Garden of Ural Branch of RAS, 2020a. ISBN 978-5-94984-727-5.

Usoltsev V.A. Forest biomass and primary production database for Eurasia: digital version. The third edition, enlarged. Monograph. Yekaterinburg: Ural State Forest Engineering University, 2020b. ISBN 978-5-94984-732-9.

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, pp. 122–126.

Xiang W., Liu S., Deng X., Shen A., Lei X., Tian D., Zhao M., Peng C. General allometric equations and biomass allocation of *Pinus massoniana* trees on a regional scale in southern China. *Ecological Research*, 2011, vol. 26, pp. 697–711. DOI 10.1007/s11284-011-0829-0

Xiang W., Zhou J., Ouyang S., Zhang S., Lei P., Li J., Deng X., Fang X., Forrester D.I. Species-specific and general allometric equations for estimating tree biomass components of subtropical forests in southern China. *European Journal of Forest Research*, 2016, vol. 135, pp. 963–979. URL: <https://doi.org/10.1007/s10342-016-0987-2>

Zeng W. Developing tree biomass models for eight major tree species in China. *Biomass Volume Estimation and Valorization for Energy. Chapter 1*, 2017, pp. 3–21. DOI: 10.5772/65664

Zhang C., Peng D.-L., Huang G.-S., Zeng W.-S. Developing aboveground biomass equations both compatible with tree volume equations and additive systems for single-trees in poplar plantations in Jiangsu Province, China. *Forests*, 2016, vol. 7, no. 2: 32. DOI: 10.3390/f7020032.

Zianis D., Mencuccini M. Aboveground biomass relationships for beech (*Fagus moesiaca* Cz.) trees in Vermio Mountain, Northern Greece, and generalized equations for *Fagus* sp. *Annals of Forest Science*, 2003, vol. 60, pp. 439–448.

Материал поступил в редакцию 17.04.2020

Усольцев В.А., Ковязин В.Ф., Цепордей И.С., Часовских В.П., Азаренок В.А. Биомасса ассимиляционного аппарата лесов Евразии: коррекция методов эмпирического моделирования // *Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2020. Вып. 232. С. 50–78.* DOI: 10.21266/2079-4304.2020.232.50-78

При разработке аллометрических моделей биомассы деревьев и древостоев имеется ряд неопределенностей, обусловленных несовершенством методических приемов как при получении исходной информации, так и при ее обработке с целью выявления искомым закономерностей. В статье дан анализ двух методических мифов, распространенных при оценке биомассы ассимиляционного аппарата деревьев и древостоев. Использована база экспериментальных данных о биомассе хвои (листвы) деревьев и древостоев соответственно в количестве 10,9 и 2,94 тысяч определений 16 и 10 древесных видов (родов) Евразии. На их основе построены всеобщие модели (generic models) биомассы хвои (листвы) на уровнях дерева и древостоя. Показано завышение оценок биомассы листвы (хвои) в результате механического переноса традиционного метода моделирования объема ствола дерева и древостоя на оценку биомассы их ассимиляционного аппарата. Рекомендовано отказаться от использования предиктора (D^2H) и включать в модель или один диаметр ствола, или диаметр ствола и высоту дерева раздельно. От использования полноты в качестве независимой переменной в модели ассимиляционного аппарата древостоев можно отказаться и во избежание возможных смещений оценок включать вместо полноты совокупность двух независимых переменных – густоту древостоя и средний диаметр стволов.

Ключевые слова: биомасса ассимиляционного аппарата, модельные деревья, пробные площади, всеобщие модели, коррекция оценок биомассы, смещения оценок.

Usoltsev V.A., Kovyazin V.F., Tsepordey I.S., Chasovskikh V.P., Azarenok V.A. Foliage Biomass of the forests of Eurasia: correction of empirical modeling methods. *Izvestia Sankt-Peterburgskoj Lesotehniceskoi Akademii*, 2020, is. 232, pp. 50–78 (in Russian with English summary). DOI: 10.21266/2079-4304.2020.232.50-78

When developing allometric models of the biomass of trees and forests, there are a number of uncertainties due to the imperfection of methodological techniques both for obtaining harvest data and for processing it in order to identify the desired patterns. Two methodological myths are analyzed in the paper that are common in assessing the foliage biomass of trees and stands. We used the database of harvest data on the foliage biomass of trees and stands, in the amount of 10.9 and

2.94 thousand definitions of 16 and 10 tree species (genera) of Eurasia respectively. Generic models of the foliage biomass are designed at tree and stand levels. It is shown that the estimation of foliage biomass is overestimated as a result of mechanical transfer of the traditional methods of modeling the volume of a tree stem and a forest stand to the estimation of the foliage biomass. It is recommended to abandon the use of the predictor (D^2H) and include in the model either single diameter of a stem, or the stem diameter and tree height separately. The use of basal area as an independent variable in the model of the stand foliage can be abandoned and, in order to avoid possible biases of estimates, include instead of it a set of two independent variables – the tree density and the average stem diameter.

Keywords: biomass of assimilation apparatus, model trees, sample areas, generic models, correcting biomass estimates, estimate biases.

УСОЛЬЦЕВ Владимир Андреевич – заслуженный лесовод России, профессор кафедры прикладной информатики Института экономики и управления Уральского государственного лесотехнического университета, профессор, главный научный сотрудник Ботанического сада УрО РАН, доктор сельскохозяйственных наук.

620100, Сибирский тракт, д. 37, г. Екатеринбург, Россия. E-mail: Usoltsev50@mail.ru

USOLTSEV Vladimir A. – DSc (Agriculture), professor of the Department of Applied Informatics, Ural State Forest Engineering University, chief researcher at the Botanical Garden, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences.

620100. Sibirskiy Trakt, 37. Yekaterinburg. Russia. E-mail: Usoltsev50@mail.ru

КОВЯЗИН Василий Федорович – профессор Санкт-Петербургского государственного лесотехнического университета имени С.М. Кирова, доктор биологических наук.

194021, Институтский пер., д. 5. Санкт-Петербург, Россия. E-mail: vfkedr@mail.ru

KOVYAZIN Vasily F. – DSc (Biology), Professor, St.Petersburg State Forest Technical University.

194021. Institute per. 5. St. Petersburg, Russia. E-mail: vfkedr@mail.ru

ЦЕПОРДЕЙ Иван Степанович – младший научный сотрудник Ботанического сада УрО РАН.

620144, ул. 8 Марта, д. 202а, г. Екатеринбург, Россия. E-mail: ivan.tsepordey@yandex.ru

TSEPORDEY Ivan S. – junior scientist at Botanical Garden of Ural Branch of RAS.
620144, 8 Marta str. 202a. Yekaterinburg, Russia E-mail: ivan.tsepordey@yandex.ru

ЧАСОВСКИХ Виктор Петрович – профессор, заслуженный работник высшей школы РФ, член Российской академии инженерных наук имени А.М. Прохорова, член Российской академии естественных наук, Full Member of European Academy of Natural History, директор Института экономики и управления Уральского государственного лесотехнического университета, доктор технических наук.

620100, Сибирский тракт, д. 37, г. Екатеринбург, Россия. E-mail: u2007u@yandex.ru

CHASOVSKIKH Viktor P. – DSc (Technical), Professor, Full Member of European Academy of Natural History, Director of the Institute of Economics and Management, Ural State Forest Engineering University.

620100. Sibirskiy Trakt. 37. Yekaterinburg, Russia. E-mail: u2007u@yandex.ru

АЗАРЕНОК Василий Андреевич – профессор кафедры технологии и оборудования лесопромышленного производства Института лесопромышленного бизнеса и дорожного строительства Уральского государственного лесотехнического университета, доктор сельскохозяйственных наук.

620100, Сибирский тракт, д. 37, г. Екатеринбург, Россия. E-mail: v.azarenok@yandex.ru

AZARENOK Vasily A. – DSc (Agriculture), Professor of the Department of technology and equipment of timber industry on the Institute of timber business and road construction of the Ural State Forest Engineering University, professor.

620100. Sibirskiy Trakt. 37. Yekaterinburg. Russia. E-mail: v.azarenok@yandex.ru