

В.А. Усольцев, В.Ф. Ковязин, И.С. Цепордей

**УВЕЛИЧЕНИЕ ВКЛАДА КЛИМАТИЧЕСКИХ ПЕРЕМЕННЫХ
В ОБЪЯСНЕНИЕ ИЗМЕНЧИВОСТИ
БИОМАССЫ ДЕРЕВЬЕВ ДУБА НА ТЕРРИТОРИИ ЕВРАЗИИ
В СВЯЗИ С ОТКЛОНЕНИЕМ МОДЕЛИ ОТ АЛЛОМЕТРИИ**

Введение. В условиях изменения климата оценка реакции биомассы лесного покрова на это изменение становится всё более актуальной, что, в свою очередь, определяет возможность стабилизации климата за счет поглощения атмосферного CO₂ управляемыми лесами. В последнее время растёт озабоченность качеством прогностических моделей будущего состояния лесов, в частности в отношении правильного выбора их структуры [Medlyn et al., 2011] и снижения уровня неопределенности при эмпирическом моделировании [Paré et al., 2016]. Это особенно актуально при разработке моделей воздействия климата на лесной покров, которые характеризуются повышенной неопределенностью [Post, 1993].

Температура и осадки являются наиболее информативными климатическими факторами, определяющими биологическую продуктивность и углерод депонирующую способность лесов [Lieth, 1974]. Различные виды реагируют на изменение климата по-разному, иногда прямо противоположно, возможно, вследствие их биологических особенностей [Chertov et al., 2009; Röhle et al., 2010; Dulamsuren et al., 2013; Pawson et al., 2013; Усольцев, 2017; Dyderski et al., 2018]. Например, на южной границе ареала лиственницы сибирской наблюдается снижение годичного прироста может иметь две независимые причины: уменьшение количества летних осадков и повышение летних температур [Dulamsuren et al., 2013]. Анализ радиального прироста ели европейской, сосны обыкновенной и бука европейского в Германии показал, что климатические переменные и водный баланс почвы объясняют 50% его изменчивости. В прогнозном периоде до 2100 г. тенденции роста трех видов различаются: для ели экологические условия становятся все более неблагоприятными, а для сосны обыкновенной и бука неблагоприятного влияния двух названных факторов на радиальный прирост до 2100 г. выявлено не было [Röhle et al., 2010]. Объяснение противоречий в реакциях видов на изменение климата их биологическими особенностями, по-

видимому, неубедительно, поскольку исследователи не показывают, какие вклады в объяснение изменчивости вносят видоспецифические возрасты и морфологические характеристики древостоев, с одной стороны, и климатические показатели – с другой.

Аналогичную ситуацию наблюдаем на уровне деревьев. Для регионов Китая были предложены аллометрические модели надземной биомассы нескольких видов, чувствительных к климатическим переменным [Fu et al., 2017a, b; Zeng et al., 2017]. Применена аллометрическая зависимость надземной биомассы от диаметра ствола и климатических переменных, показана высокая адекватность моделей. Однако вклад климатических переменных в объяснение общей изменчивости надземной биомассы не был показан [Fu et al., 2017a, b; Zeng et al., 2017]. Кроме того, все результаты получены их авторами для надземной биомассы деревьев, без разделения ее по компонентному составу. Однако известно, что различные компоненты биомассы реагируют на изменение климата в разной степени, иногда даже в противоположных направлениях [Usoltsev et al., 2020], и это может быть причиной того, что при суммировании биомассы компонентов происходит взаимное погашение противоположных трендов, и вклад климатических переменных в объяснение изменчивости надземной или общей биомассы становится статистически недостоверным.

Все эти исследования проводились не только без учета компонентного состава биомассы и морфологической структуры древостоев, но и имеют региональные уровни применения. Однако известно, что модели «биомасса–климат», разработанные в ограниченных географических/климатических масштабах, при экстраполяции их на более широкие уровни могут иметь смещения [Stegen et al., 2011]. На примере сосны обыкновенной показано, что стандартная ошибка классической аллометрической модели «биомасса – диаметр ствола», полученная на основе локальных первичных данных и равная 14%, непрерывно возрастает по мере валидации модели на постепенно расширяющейся базе данных в ареале сосны и в предельном случае достигает 26% за счет последовательно возрастающих смещений исходной модели [Усольцев и др., 2006].

Насколько известно, в литературе отсутствуют результаты количественной оценки вклада климатических переменных в объяснение изменчивости компонентов биомассы рода *Quercus* L. в пределах Евразии.

Цель и методика исследований. Целью настоящего исследования является количественная оценка вклада температуры и осадков в объяснение изменчивости биомассы рода *Quercus* L. в связи с отклонением модели от

классической аллометрии и разработка модели распределения компонентов биомассы вдоль транс-евразийских климатических градиентов.

В статье использованы следующие сокращения:

A – возраст дерева, лет;

D – диаметр ствола на высоте груди, см;

H – высота дерева, м;

P_i – биомасса i -го компонента, кг; в том числе:

P_a – надземная;

P_s – ствол в коре;

P_f – листва;

P_b – ветви.

T – средняя температура января, °С;

PR – среднегодовые осадки, мм;

В процессе исследования была использована база данных о биомассе леособразующих видов Евразии [Usoltsev, 2020]. Для анализа было отобрано 500 деревьев, 8 викарирующих видов рода *Quercus* L. Их распределение по районам и древесным видам представлено в табл. 1. Статистика основных показателей используемой базы данных приведена в табл. 2.

Таблица 1

Распределение 500 модельных деревьев дуба по странам и древесным видам

Distribution of the 500 oak sample trees by countries, and tree species

Страна	Вид рода <i>Quercus</i> L.	Число модельных деревьев
Чехия, Швейцария	<i>Q. robur</i> L.	16
Болгария	<i>Q. rubra</i> L., <i>Q. robur</i> subsp. <i>pedunculiflora</i> (K.Koch) Menitsky, <i>Q. petraea</i> (Mat.) Liebl., <i>Q. frainetto</i> Ten.	49
Венгрия	<i>Q. petraea</i> (Mat.) Liebl.	9
Украина	<i>Q. robur</i> L.	340
Европейская Россия	<i>Q. robur</i> L.	66
Российский Дальний Восток	<i>Q. mongolica</i> Fisch. ex Ledeb.	7
Япония	<i>Q. serrata</i> Murray, <i>Q. mongolica</i> Fisch. ex Ledeb.	13

Согласно табл. 1, экспериментальные данные о биомассе деревьев дуба получены в Центральной и Восточной Европе, Европейской России, на Дальнем Востоке и в Японии в пределах ареалов различных видов рода *Quercus* L. Матрица данных о биомассе, представляющая отдельные компоненты и характеристики деревьев, была сопряжена со значениями средней январской температуры и среднегодовых осадков, снятых с соответствующих карт-схем [World Weather Maps, 2007] (рис. 1 и 2).

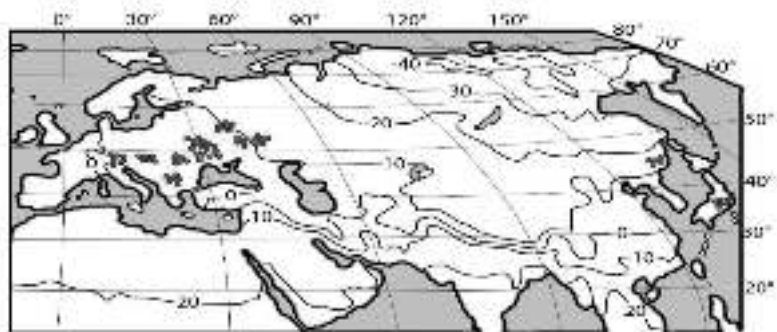


Рис. 1. Распределение данных о биомассе 500 модельных деревьев дуба на карте-схеме средних температур января, °С [World Weather Maps, 2007; https://store.mapsofworld.com/image/cache/data/map_2014/currents-and-temperature-jan-enlarge-900x700.jpg]

Fig. 1. Distribution of data on the biomass of 500 oak sample trees on the map of mean January temperatures



Рис. 2. Распределение данных о биомассе 500 модельных деревьев дуба на карте-схеме среднегодовых осадков, мм [World Weather Maps, 2007]

Fig. 2. Distribution of data on the biomass of 500 oak sample trees on the map of mean annual precipitation

Основной массив собранных данных о лесной биомассе Евразии был получен с 1970-х по 1990-е гг., а используемые климатические карты охватывают период конца 1990-х – начала 2000-х гг. Некоторое расхождение между этими двумя временными периодами может привести к возможным искажениям в полученных результатах, но при такой небольшой временной разнице в исходных данных включение компенсаторных механизмов или фенологических сдвигов в лесных сообществах маловероятно [Anderegg et al., 2019; DeLeo et al., 2020].

Авторы использовали карту-схему изолиний средней январской температуры, а не средней годовой температуры, поскольку потепление климата наиболее выражено в холодную половину года [Laing, Vinyamin, 2013; Felton et al., 2016]. Известно, что эффективность моделирования экологических объектов зависит от уровня выполнения содержательного анализа эмпирических данных, т.е. от уровня анализа изменчивости факторов воздействия во времени и пространстве. Применительно к одному фактору этот принцип означает выявление наиболее информативного (активного) диапазона его воздействия [Лиёпа, 1980] с целью нахождения оптимального диапазона, в пределах которого выбранный фактор, неоднозначный по своему информационному содержанию, объяснял бы наибольшую долю изменчивости результирующей переменной. В работе использован показатель средней температуры января как наиболее чувствительный к изменению климата.

Матрица исходных данных о биомассе деревьев была включена в процедуру регрессионного анализа. Предложены четыре варианта регрессионной модели:

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

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

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

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

Известно, что диаметр ствола на высоте груди является основным предиктором, в наибольшей степени объясняющим варьирование биомассы деревьев, а их взаимосвязь как наиболее распространенная и биологически обоснованная описывается аллометрической функцией [Snell, 1892;

Dubois, 1897; Huxley, 1932; Gould, 1966; Zar, 1968; Ищенко, 1969; Мина, Клевезаль, 1976; Кофман, 1986; Гелашвили и др., 2013]. Однако при расчете эмпирических аллометрических моделей древесной биомассы всегда имеется остаточная дисперсия. В терминах статической аллометрии [Мина, Клевезаль, 1976; Воробейчик, 2001] диаметр ствола отражает ценотическое положение дерева в пологе, которое представляет собой уравнение (1). В древостоях разных классов бонитета при одном и том же диаметре ствола высота дерева опосредует эдафический фактор, а сочетание ценотического и эдафического факторов показано в уравнении (2).

Деревья в базе данных представлены в широком диапазоне диаметров и высот (табл. 2). При включении экспериментальных данных в уравнение (2) из всего диапазона диаметров и высот происходит нарушение аллометрии. У мелких деревьев диаметр на высоте груди смещается к вершине, что приводит к корреляции остатков, и остаточная дисперсия становится неоднородной: у мелких и крупных деревьев оценки биомассы занижаются, а у средних деревьев они завышаются. Введение синергизма, или произведения $(\ln D)(\ln H)$, устраняет корреляцию остатков [Usoltsev et al., 2019]. Поэтому структура уравнения (2) модифицирована и приведена к форме уравнения (3).

Таблица 2

Статистика показателей модельных деревьев *Quercus L.*

Statistic of biomass samples for *Quercus* spp. single trees

Название* статистики	Анализируемые показатели деревьев							
	<i>A</i>	<i>D</i>	<i>H</i>	<i>Ps</i>	<i>Pb</i>	<i>Pf</i>	<i>T</i>	<i>PR</i>
Среднее значение	39	15	13	137,0	27,1	3,4	-5	505
Минимальное значение	4	1,1	1,7	0,13	0,01	0,01	-15	444
Максимальное значение	166	70	33	3147,1	1091,8	52,4	3	890
Стандартное отклонение	24,7	10,3	7,1	263,3	82,9	5,4	2,8	95,4
Коэффициент вариации,%	63,1	70,1	53,0	192,2	305,8	156,2	60,1	18,9

В моделях биомассы деревьев, помимо диаметра и высоты, необходимо учитывать также их возраст как онтогенетическую независимую переменную, которая также является фактором, определяющим как структуру древесной биомассы [Усольцев, 1972; Vanninen et al., 1996; Genet et al., 2011;

Ochał et al., 2013; Qiu et al., 2018], так и чувствительность к климатическим сдвигам [Carrer, Urbinati, 2004; Yu et al., 2008]. Учитывая это обстоятельство, структура уравнения (3) модифицирована и приведена к форме уравнения (4). Поскольку средняя январская температура в северной части Евразии имеет отрицательные значения, соответствующая независимая переменная представлена в виде $(T+20)$. Все необходимые расчеты проведены в программном обеспечении Statgraphics (<http://www.statgraphics.com/>) с использованием логарифмической коррекции на логарифмирование [Baskerville, 1972].

Результаты и обсуждение. После расчета уравнений (1)–(4) проанализирован вклад структурных и климатических переменных в объяснение изменчивости компонентов биомассы, и результаты представлены в табл. 3. Как видно из табл. 3, при использовании классической аллометрической модели остаточная дисперсия, не объясненная дендрометрическими (структурными) переменными, перешла в качестве «шума» в дисперсию, объясняемую климатическими переменными, и уменьшила ее. В результате включения дополнительных переменных в аллометрическую модель уровень дисперсии, объясняемой климатическими переменными, увеличился с 11 до 25–28%.

По мере добавления дополнительных независимых переменных в аллометрическую модель (1) вклад в объясненную изменчивость структурных переменных уменьшается, а вклад климатических увеличивается. Для каждого компонента биомассы эти тенденции представлены в виде линейных зеркальных зависимостей (рис. 3). Поскольку уравнение (4) показало наибольший вклад климатических переменных в объяснение изменчивости всех компонентов биомассы, авторы приводят его в табл. 4 и дают его геометрическую 3D-интерпретацию, предварительно подставив значения структурных независимых переменных $A = 50$ лет, $D = 14$ см, $H = 13$ мм (рис. 4).

Анализ 3D-поверхностей на рис. 4 позволяет сделать некоторые нетривиальные выводы. Как мы видим, все компоненты биомассы изменяются примерно по одной общей схеме, но в разных пропорциях. Зависимость, общая для всех компонентов: в холодных климатических зонах ($T = -16$ °C) любое увеличение количества осадков приводит к соответствующему увеличению величины биомассы, а в умеренно теплых зонах ($T = 0$ °C) биомасса всех компонентов находится без каких-либо существенных изменений.

Таблица 3

**Вклад независимых переменных уравнений (1)–(4)
в объяснение изменчивости зависимых переменных, %**

**Contribution of independent variables of equations (1)–(4)
to the explanation of variability of dependent variables, %**

ln(Y) ¹	Независимые переменные								
	Структурные переменные				Климатические переменные				
	lnA (I)	lnD (II)	lnH (III)	(lnD)× ×(lnH) (IV)	I+II+III+IV	ln(T+20) (V)	lnPR (VI)	[ln(T+20)]× ×(lnPR) (VII)	V+VI+VII
<i>Уравнение (1)</i>									
ln(Pf)	–	87,0	–	–	87,0	4,3	4,7	4,0	13,0
ln(Pb)	–	89,1	–	–	89,1	3,2	4,6	3,1	10,9
ln(Ps)	–	90,0	–	–	90,0	3,3	3,5	3,2	10,0
ln(Pa)	–	88,7	–	–	88,7	3,7	4,0	3,6	11,3
X±σ ²	–	88,7±1,3	–	–	88,7±1,3	3,6±0,5	4,2±0,6	3,5±0,4	11,3±1,3
<i>Уравнение (2)</i>									
ln(Pf)	–	52,8	16,1	–	68,9	10,4	10,9	9,8	31,1
ln(Pb)	–	60,1	11,4	–	71,5	8,8	11,2	8,5	28,5
ln(Ps)	–	63,9	25,1	–	89,0	3,4	4,3	3,3	11,0
ln(Pa)	–	65,5	13,7	–	79,2	6,6	7,8	6,4	20,8
X±σ	–	60,6±5,7	16,6±6	–	77,2±9	7,3±3	8,6±3,2	7±2,8	22,9±9
<i>Уравнение (3)</i>									
ln(Pf)	–	45,3	15,9	0,2	61,4	12,9	13,5	12,2	38,6
ln(Pb)	–	48,4	13,6	3,8	65,8	10,5	13,4	10,3	34,2
ln(Ps)	–	52,1	18,4	17,6	88,1	3,6	4,7	3,6	11,9
ln(Pa)	–	53,1	6,0	15,1	74,2	8,2	9,6	8,0	25,8
X±σ	–	49,7±3,6	13,5±5,4	9,2±8,5	72,4±11,8	8,8±4	10,3±4,2	8,5±3,7	27,6±11,8
<i>Уравнение (4)</i>									
ln(Pf)	12,7	40,3	13,4	4,9	71,3	9,5	9,9	9,3	28,7
ln(Pb)	3,9	46,8	12,9	5,1	68,7	9,5	12,3	9,5	31,3
ln(Ps)	4,2	50,4	17,0	14,5	86,1	4,3	5,4	4,2	13,9
ln(Pa)	1,9	52,3	5,6	13,5	73,3	8,5	9,9	8,3	26,7
X±σ	5,7±4,8	47,5±5,3	12,2±4,8	9,5±5,2	74,9±7,7	8±2,5	9,4±2,9	7,8±2,5	25,2±7,7

¹ Зависимые переменные; ² X±σ – среднее значение ± стандартное отклонение

Таблица 4

Характеристика уравнений (4) для биомассы деревьев дуба
Characteristic of equations (4) for tree biomass of the genus *Quercus* L.

$\ln(Y)^{(1)}$	$a_0^{(2)}$	$\ln A$	$\ln D$	$\ln H$	$(\ln D) \cdot (\ln H)$	$\ln(T+20)$	$\ln PR$	$[\ln(T+20)] \cdot (\ln PR)$	$\text{adj}R^{2(3)}$	$SE^{(4)}$
$\ln(Pa)$	-16,6969	0,0341	1,6729	0,2053	0,1424	4,5875	2,2739	-0,6924	0,992	0,18
$\ln(Ps)$	-10,0229	0,0668	1,4733	0,5683	0,1399	2,1460	1,1447	-0,3233	0,993	0,17
$\ln(Pf)$	-27,4094	-0,3778	2,1880	-0,8305	0,0876	8,7203	3,8643	-1,3202	0,858	0,55
$\ln(Pb)$	-34,2878	-0,1192	2,6005	-0,8194	0,0933	8,9291	4,9302	-1,3691	0,896	0,62

¹ Зависимые переменные; ² Константа, скорректированная на логарифмическое преобразование [Baskerville, 1972]; ³ $\text{adj}R^2$ – коэффициент детерминации, скорректированный на число переменных; ⁴ SE – стандартная ошибка уравнения,

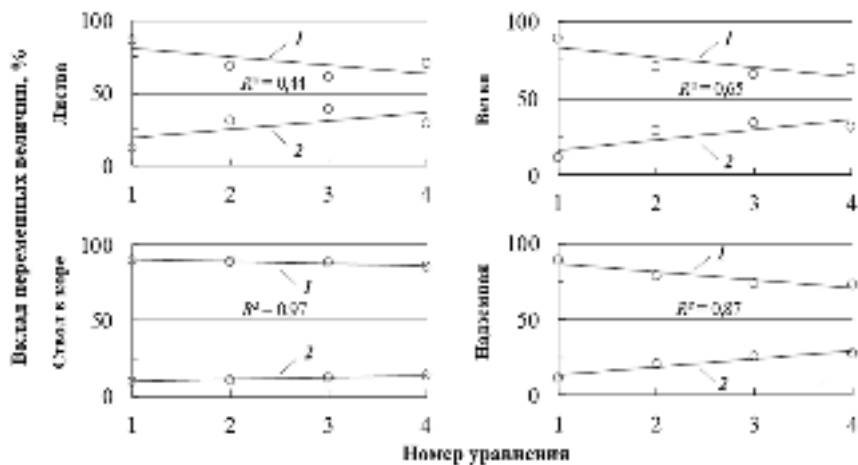


Рис. 3. Изменение соотношения вкладов структурных (1) и климатических (2) переменных в объяснение изменчивости биомассы компонентов (листья, ветвей, ствола и надземной части) за счет увеличения отклонения модели (1) от аллометрии

Fig. 3. Changes in the ratio of the contributions of structural (1) and climatic (2) variables to the explanation of the biomass variability of components (foliage, branches, stem and aboveground) due to the increasing deviation of the model (1) from allometry

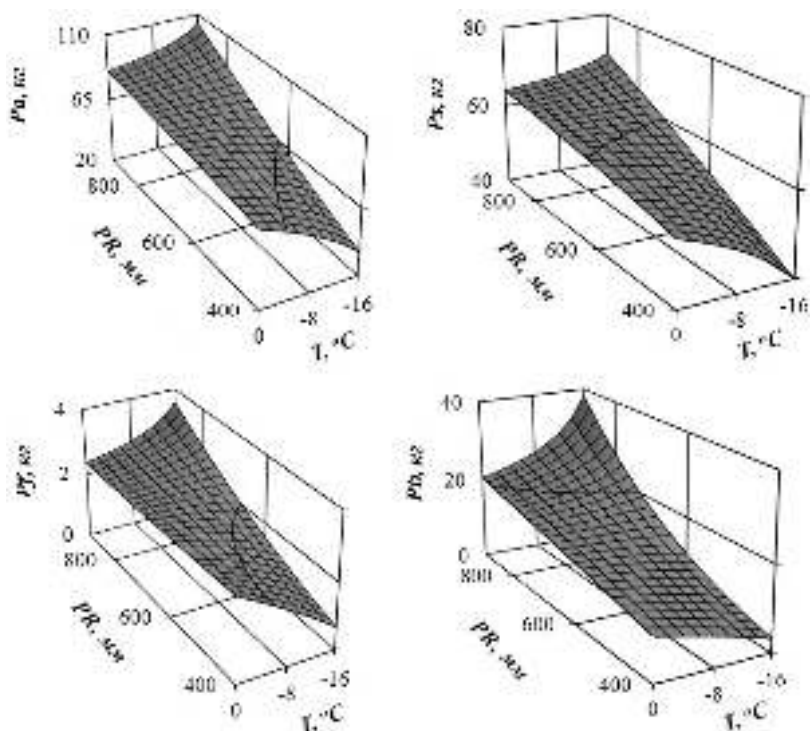


Рис. 4. Зависимость биомассы дуба от средней температуры января (T) и количества осадков PR

Fig. 4. Dependence of oak tree biomass upon the January mean temperature (T) and precipitation PR

Соответственно, в влагообеспеченных районах ($PR = 900$ мм) повышение температуры вызывает снижение значений биомассы, а в умеренно сухих районах ($PR = 400$ мм) – их увеличение. Эта закономерность противоположна ранее построенным аналогичным моделям для надземной биомассы двухвойных сосен [Усольцев и др., 2019] и лиственниц [Usoltsev et al., 2019]. Возможно, это противоречие связано с меньшими диапазонами температур и осадков на участках, занятых дубовыми древостоями, по сравнению с сосновыми и особенно с лиственничными, а также с биологическими особенностями хвойных и лиственных пород [Усольцев, 2017].

Для того, чтобы понять возможные последствия изменения климата для биологической продуктивности лесного покрова и получить достаточ-

но адекватные результаты моделирования этой взаимосвязи, необходимо предоставить экспериментальные данные о продуктивности и климатических переменных в максимально широком диапазоне их варьирования, т. е. на глобальном или континентальном уровнях. В недавней работе [Zeller et al., 2018] в модель продуктивности лесов для территории Германии и США, наряду с основными определяющими независимыми переменными, были включены географические координаты пробных участков, также годовые осадки и температура. Были получены выводы, не согласующиеся между объектами исследования. Мы полагаем, причины неопределенности следующие: (1) климатические переменные коррелируют с географическими координатами пробных площадей, и (2) диапазоны изменчивости климатических показателей внутри страны были слишком малы, чтобы получить устойчивые закономерности. Чтобы избежать подобных неопределенных результатов, в нашем исследовании был выбран трансконтинентальный уровень анализа. Географические координаты не были включены в число независимых переменных по причинам, изложенным ранее [Усольцев, 2014].

Может возникнуть вопрос, почему моделирование проводилось на уровне рода *Quercus*, а не для отдельных видов дуба? Пространственное распределение видов дуба в Евразии достаточно разрозненно, данные о их биомассе представлены по регионам неравномерно, что не позволяет проводить детальный анализ продуктивности отдельных видов на основе имеющихся эмпирических данных. В хорологии растений явление видовой разрозненности ареалов известно как замещение видов, которое происходит в случаях разрыва некогда непрерывного ареала растений [Hultén, 1937; Толмачев, 1962] или вследствие климатически обусловленного морфогенеза [Чернышев, 1974].

Недостатком базы данных, использованной в данном исследовании, является неравномерное пространственное распределение участков пробных площадей в пределах Евразии (табл. 1), что приводит к различной представленности отдельных экорегионов. Поскольку при регрессионном анализе данных биомассы авторы использовали метод наименьших квадратов, оценки биомассы в экорегионах с минимальным количеством участков (Дальний Восток России и Япония) могут быть смещены из-за большего «информационного веса» экорегионов с наибольшим количеством участков (Европейская Россия и Украина).

С учетом выявленных методологических и концептуальных неопределенностей результаты, представленные в настоящем исследовании, следует

рассматривать как предварительные. Они могут быть скорректированы, если база данных о биомассе будет расширена за счет дополнительных, вновь полученных эмпирических данных.

Выводы. На сегодняшний день предложено несколько моделей биомассы деревьев и древостоев, включающих в качестве независимых переменных как их морфолого-структурные характеристики, так и климатические показатели. Модели позволяют прогнозировать изменения биомассы вследствие климатических сдвигов, но не показывают вклада климатических переменных в объяснение изменчивости биомассы, которая зависит как от вида дерева и древостоя, так и от структуры модели.

Разработанные модели показывают, в какой степени отклонение от классической аллометрической модели, вызванное включением дополнительных независимых переменных, увеличивает вклад климатических переменных в объяснение изменчивости биомассы. Модель показывает наибольший вклад, когда в качестве независимых переменных включены возраст, диаметр ствола, высота дерева и их совокупный эффект. 3D-интерпретация «лучшей» модели показала, что в холодных климатических зонах любое увеличение количества осадков приводит к соответствующему увеличению биомассы, а в умеренно теплых зонах биомасса всех компонентов находится без существенных изменений. Соответственно, в влагообеспеченных районах повышение температуры приводит к снижению биомассы, а в умеренно засушливых районах – к ее увеличению.

Полученные модели биомассы дуба позволяют определить количественные изменения в структуре биомассы, обусловленные изменением климата, в частности, средней январской температуры и среднегодовых осадков. Наши результаты представляют собой пример оценки чувствительности модели к изменению климатических показателей. Разработка таких моделей для основных лесобразующих видов Евразии позволит прогнозировать изменения продуктивности лесного покрова Евразии в связи с изменением климата.

Библиографический список

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

Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С., Якимов В.Н., Солнцев Л.А. Фракталы и мультифракталы в биоэкологии. Нижний Новгород: Изд-во Нижегородского государственного университета, 2013. 370 с.

Ищенко В.Г. Применение аллометрических уравнений в популяционной экологии животных // Труды Института экологии растений и животных УрО РАН. Вып. 71. Вопросы эволюционной и популяционной экологии животных. Свердловск, 1969. С. 8–15.

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

Лиена И.Я. Динамика древесных запасов: прогнозирование и экология. Рига: Зинатне, 1980. 170 с.

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

Толмачев А.И. Основы учения об ареалах: введение в хорологию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1962. 100 с.

Усольцев В.А. Вес кроны березы и осины в насаждениях Северного Казахстана // Вестник сельскохозяйственной науки Казахстана. 1972. № 4. С. 77–80.

Усольцев В.А. Моделирование территориального распределения первичной продукции лесов: по географическим координатам или климатическим факторам? // Эко-потенциал. 2014. № 1 (5). С. 128–138. URL: <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3185>

Усольцев В.А. Продуктивность ассимиляционного аппарата лесообразующих видов в климатических градиентах Евразии // Сибирский лесной журнал. 2017. № 4. С. 52–65. DOI: 10.15372/SJFS20170405

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: матер. Междунар. конференции. СПб.: СПбГЛТА, 2006. С. 363–370.

Усольцев В.А., Цепордей И.С., Часовских В.П. Фитомасса деревьев двухвойных сосен Евразии: аддитивные модели в климатических градиентах // Сибирский лесной журнал. 2019. № 1. С. 44–56. DOI: 10.15372/SJFS20190104.

Чернышев В.Д. Пути физиолого-энергетических адаптаций хвойных в экстремальных условиях // Биологические проблемы Севера. VI-й симпозиум. Якутск: Ин-т биологии ЯФ СО АН СССР, 1974. Вып. 5. С. 13–17.

Anderegg W.R.L., Anderegg L.D.L., Kerr K.L., Trugman A.T. Widespread drought-induced tree mortality at dry range edges indicates that climate stress exceeds species' compensating mechanisms // Global Change Biology. 2019. Vol. 25. P. 3793–3802.

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

Carrer M., Urbinati C. Age-dependent tree-ring growth responses to climate in *Larix decidua* and *Pinus cembra* // Ecology. 2004. Vol. 85. P. 730–740.

Chertov O., Bhatti J.S., Komarov A., Mikhailov A., Bykhovets S. Influence of climate change, fire and harvest on the carbon dynamics of black spruce in Central Canada // Forest Ecology and Management. 2009. Vol. 257. P. 941–950.

DeLeo V.L., Menge D.N.L., Hanks E.M., Juenger T.E., Lasky J.R. Effects of two centuries of global environmental variation on phenology and physiology of *Arabidopsis thaliana* // Global Change Biology. 2020. Vol. 26. P. 523–538.

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

Dulamsuren C., Wommelsdorf T., Zhao F., Xue Y., Zhumadilov B.Z., Leuschner C., Hauck M. Increased summer temperatures reduce the growth and regeneration of *Larix sibirica* in Southern boreal forests of Eastern Kazakhstan // Ecosystems. 2013. Vol. 16. P. 1536–1549.

Dyderski M.K., Paż-Dyderska S., Frelich L.E., Jagodzinski A.M. How much does climate change threaten European forest tree species distributions? // Global Change Biology. 2018. Vol. 24(3). P. 1150–1163.

Felton A., Nilsson U., Sonesson J., Felton A.M., Roberge J.-M., Ranius T. et al. Replacing monocultures with mixed-species stands: Ecosystem service implications of two production forest alternatives in Sweden // Ambio. 2016. Vol. 45 (Supplement 2). P. 124–139.

Fu L., Lei X., Hu Z., Zeng W., Tang Sh., Marshall P., Cao L., Song X., Yu Li., Liang J. Integrating regional climate change into allometric equations for estimating tree aboveground biomass of Masson pine in China // Annals of Forest Science. 2017a. Vol. 74. P. 1–15.

Fu L., Sun W., Wang G.A. Climate-sensitive aboveground biomass model for three larch species in northeastern and northern China // Trees. 2017b. Vol. 31. P. 557–573.

Genet A., Wernsdörfer H., Jonard M., Pretzsch H., Rauch M., Ponette Q., Nys C., Legout A., Ranger J., Vallet P., Saint-André L. Ontogeny partly explains the apparent heterogeneity of published biomass equations for *Fagus sylvatica* in central Europe // Forest Ecology and Management. 2011. Vol. 261(7). P. 1188–1202.

Gould S. Allometry and size in ontogeny and phylogeny // Biological reviews. 1966. Vol. 41. P. 587–640.

Hultén E. Outline of the history of arctic and boreal biota during the quaternary period: their evolution during and after the glacial period as indicated by the equiformal progressive areas of present plant species. Stockholm, Thule, 1937. 168 p.

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

Laing J., Binyamin J. Climate change effect on winter temperature and precipitation of Yellowknife, Northwest Territories, Canada from 1943 to 2011 // American Journal of Climate Change. 2013. Vol. 2. P. 275–283.

Lieth H. Modeling the primary productivity of the world // International Section for Ecology Bulletin. 1974. Vol. 4. P. 11–20.

Medlyn B.E., Duursma R.A., Zeppel M.J.B. Forest productivity under climate change: a checklist for evaluating model studies // Wiley Interdisciplinary Reviews Climate Change. 2011. Vol. 2. P. 332–335.

Ochal W., Wertz B., Socha J. Evaluation of aboveground biomass of black alder. Forest Biomass Conference 2013, 7–9 October 2013, Mierzęcin, Poland. Book of Abstracts. Ed. by Andrzej M. Jagodziński and Andrzej Węgiel, Poznań, 2013. 40 p.

Paré D., Gertner G.Z., Bernier P.Y., Yanai R.D. Quantifying uncertainty in forest measurements and models: Approaches and applications // Canadian Journal of Forest Research. 2016. Vol. 46 (3). P. A447032545.

Pawson S.M., Brin A., Brockerhoff E.G., Lamb D., Payn T.W., Paquette A., Parrotta J.A. Plantation forests, climate change and biodiversity // Biodiversity and Conservation. 2013. Vol. 22. P. 1203–1227.

Post W.M. Uncertainties in the terrestrial carbon cycle // A.M. Solomon et al. (eds.). Vegetation Dynamics & Global Change. Springer Science, Business Media Dordrecht, 1993. P. 116–132.

Qiu Q., Yun Q., Zuo Sh., Yan J., Hua L., Ren Y., Tang J., Li Y., Chen Q. Variations in the biomass of *Eucalyptus* plantations at a regional scale in Southern China // Journal of Forestry Research. 2018. Vol. 29 (5). P. 1263–1276.

Röhle H., Gerold D., Gemballa R. Beziehungen zwischen Klima und Zuwachs, dargestellt am Beispiel von Fichte, Kiefer und Buche in Sachsen // Allgemeine Forst- und Jagdzeitung. 2010. Vol. 181 (1/2). P. 21–35.

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

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 aboveground forest biomass across broad climatic gradients // Global Ecology and Biogeography. 2011. Vol. 20. P. 744–754.

Usoltsev V.A., Shobairi S.O.R., Tsepordey I.S., Chasovskikh V.P. Additive model of aboveground biomass of larch single-trees related to age, DBH and height, sensitive to temperature and precipitation in Eurasia // Journal of Applied Sciences & Environmental Management. 2020. Vol. 24 (10). P. 1759–1766. DOI: <https://dx.doi.org/10.4314/jasem.v24i10.8>

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, 2020. ISBN 978-5-94984-727-5. DOI: 10.13140/RG.2.2.31984.00001. URL: https://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/9647/2/Base1_v2_ob.pdf

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 (2). P. 57–67.

Vanninen P., Ylitalo H., Sievänen R., Mäkelä A. Effects of age and site quality on the distribution of biomass in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) // Trees. 1996. Vol.10. P. 231–238.

World Weather Maps, 2007. URL: <https://www.mapsofworld.com/referrals/weather/>

Yu G., Liu Y., Wang X., Ma K. Age-dependent tree-ring growth responses to climate in Qilian juniper (*Sabina przewalskii* Kom.) // Trees. 2008. Vol. 22. P. 197–204.

Zar J.R. Calculation and miscalculation of the allometric equation as a model in biological data // *BioScience*. 1968. Vol. 18(12). P. 1118–1120.

Zeller L., Liang J., Pretzsch H. Tree species richness enhances stand productivity while stand structure can have opposite effects, based on forest inventory data from Germany and the United States of America // *Ecosystems*. 2018. Vol. 5 (4). P. 1–17.

Zeng W.S., Duo H.R., Lei X.D., Chen X.Y., Wang X.J., Pu Y., Zou W.T. Individual tree biomass equations and growth models sensitive to climate variables for *Larix* spp. in China // *European Journal of Forest Research*. 2017. Vol. 136. P. 233–249.

References

Anderegg W.R.L., Anderegg L.D.L., Kerr K.L., Trugman A.T. Widespread drought-induced tree mortality at dry range edges indicates that climate stress exceeds species' compensating mechanisms. *Global Change Biology*, 2019, vol. 25, pp. 3793–3802.

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

Carrer M., Urbinati C. Age-dependent tree-ring growth responses to climate in *Larix decidua* and *Pinus cembra*. *Ecology*, 2004, vol. 85, pp. 730–740.

Chernyshev V.D. Pathways of physiological and energetic adaptations of conifers under extreme conditions. In: *Biologicheskie problemy Severa: Tezisy VI Simp. (Biological Problems of the North: Abstr. VI Symp)*. Yakutsk: Inst. Biol., Yakutsk. Fil. Sib. Otd. Akad. Nauk SSSR, 1974, no. 5, pp.13–17. (In Russ.)

Chertov O., Bhatti J.S., Komarov A., Mikhailov A., Bykhovets S. Influence of climate change, fire and harvest on the carbon dynamics of black spruce in Central Canada. *Forest Ecology and Management*, 2009, vol. 257, pp. 941–950.

DeLeo V.L., Menge D.N.L., Hanks E.M., Juenger T.E., Lasky J.R. Effects of two centuries of global environmental variation on phenology and physiology of *Arabidopsis thaliana*. *Global Change Biology*, 2020, vol. 26, pp. 523–538.

Dubois E. Sur le rapport du poids de l'encéphale avec la grandeur du corps chez les mammifères. *Bulletins et mémoires de la Société d'anthropologie de Paris*, 1897, vol. 8, pp. 337–376.

Dulamsuren C., Wommelsdorf T., Zhao F., Xue Y., Zhumadilov B.Z., Leuschner C., Hauck M. Increased summer temperatures reduce the growth and regeneration of *Larix sibirica* in Southern boreal forests of Eastern Kazakhstan. *Ecosystems*, 2013, vol. 16, pp. 1536–1549.

Dyderski M.K., Paż-Dyderska S., Frelich L.E., Jagodzinski A.M. How much does climate change threaten European forest tree species distributions? *Global Change Biology*, 2018, vol. 24(3), pp. 1150–1163.

Felton A., Nilsson U., Sonesson J., Felton A.M., Roberge J.-M., Ranius T. et al. Replacing monocultures with mixed-species stands: Ecosystem service implications of two production forest alternatives in Sweden. *Ambio*, 2016, vol. 45 (Supplement 2), pp.124–139.

Fu L., Lei X., Hu Z., Zeng W., Tang Sh., Marshall P., Cao L., Song X., Yu Li., Liang J. Integrating regional climate change into allometric equations for estimating tree aboveground biomass of Masson pine in China. *Annals of Forest Science*, 2017a, vol. 74, pp.1–15.

Fu L., Sun W., Wang G.A. Climate-sensitive aboveground biomass model for three larch species in northeastern and northern China. *Trees*, 2017b, vol. 31, pp. 557–573.

Gelashvili D.B., Iudin D.I., Rosenberg G.S., Yakimov V.N., Solntsev L.A. Fractals and multifractals in bioecology. Nizhny Novgorod, Publishing House of Nizhny Novgorod State University, 2013. 370 p. (In Russ.)

Genet A., Wernsdörfer H., Jonard M., Pretzsch H., Rauch M., Ponette Q., Nys C., Legout A., Ranger J., Vallet P., Saint-André L. Ontogeny partly explains the apparent heterogeneity of published biomass equations for *Fagus sylvatica* in central Europe. *Forest Ecology and Management*, 2011, vol. 261(7), pp. 1188–1202.

Gould S. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biological reviews*, 1966, vol. 41, pp. 587–640.

Hultén E. Outline of the history of arctic and boreal biota during the quaternary period: their evolution during and after the glacial period as indicated by the equiformal progressive areas of present plant species. Stockholm, Thule, 1937. 168 p.

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

Ishchenko V.G. Application of allometric equations in population ecology of animals. Proc. Inst. Ecol. Plants Anim. Ural branch, Russian Academy of Sciences. Issue 71: Questions of evolutionary and population ecology of animals. Sverdlovsk, 1969, pp. 8–15. (In Russ.)

Kofman G.B. Growth and form of trees. Novosibirsk: Nauka, 1986. 211 p. (In Russ.)

Laing J., Binyamin J. Climate change effect on winter temperature and precipitation of Yellowknife, Northwest Territories, Canada from 1943 to 2011. *American Journal of Climate Change*, 2013, vol. 2, pp. 275–283.

Liepa I.Ya. Dynamics of wood stock: Forecast and ecology. Riga: Zinatne, 1980. 170 p. (In Russ.)

Lieth H. Modeling the primary productivity of the world. *International Section for Ecology Bulletin*, 1974, vol. 4, pp. 11–20.

Medlyn B.E., Duursma R.A., Zeppel M.J.B. Forest productivity under climate change: a checklist for evaluating model studies. *Wiley Interdisciplinary Reviews Climate Change*, 2011, vol. 2, pp. 332–335.

Mina N.V., Klevezal G.A. Growth of animals. Moscow: Nauka, 1976. 291 p. (In Russ.)

Ochal W., Wertz B., Socha J. Evaluation of aboveground biomass of black alder. *Forest Biomass Conference 2013*, 7-9 October 2013, Mierzęcin, Poland. Book of Abstracts. Ed. by Andrzej M. Jagodziński and Andrzej Węgiel, Poznań, 2013. 40 p.

Paré D., Gertner G.Z., Bernier P.Y., Yanai R.D. Quantifying uncertainty in forest measurements and models: Approaches and applications. *Canadian Journal of Forest Research*, 2016, vol. 46(3), pp. A447032545.

Pawson S.M., Brin A., Brockerhoff E.G., Lamb D., Payn T.W., Paquette A., Parrotta J.A. Plantation forests, climate change and biodiversity. *Biodiversity and Conservation*, 2013, vol. 22, pp. 1203–1227.

Post W.M. Uncertainties in the terrestrial carbon cycle. In: A.M. Solomon et al. (eds.), *Vegetation Dynamics & Global Change*. Springer Science, Business Media Dordrecht, 1993, pp. 116–132.

Qiu Q., Yun Q., Zuo Sh., Yan J., Hua L., Ren Y., Tang J., Li Y., Chen Q. Variations in the biomass of *Eucalyptus* plantations at a regional scale in Southern China. *Journal of Forestry Research*, 2018, vol. 29 (5), pp. 1263–1276.

Röhle H., Gerold D., Gemballa R. Beziehungen zwischen Klima und Zuwachs, dargestellt am Beispiel von Fichte, Kiefer und Buche in Sachsen. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung*, 2010, vol. 181 (1/2), pp. 21–35.

Snell O. Die Abhängigkeit des Hirngewichtes von dem Körpergewicht und den geistigen Fähigkeiten. *Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheiten*, 1892, vol. 23, pp. 436–446.

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 aboveground forest biomass across broad climatic gradients. *Global Ecology and Biogeography*, 2011, vol. 20, pp. 744–754.

Tolmachev A.I. Osnovy ucheniya ob arealakh: Vvedenie v khorologiyu rasteniy (Fundamentals of Plant Habitat Theory: Introduction to Plant Community Chorology), Leningrad, State University Publishing, 1962. 100 p. (In Russ.)

Usoltsev V.A. Foliage efficiency of forest-forming species in the climatic gradients of Eurasia. *Sibirskij Lesnoj Zurnal (Siberian Journal of Forest Science)*, 2017, no. 4, pp. 50–63.

Usoltsev V.A., Shobairi I.S.O.R., Tsepordey I.S., Chasovskikh V.P. Additive model of aboveground biomass of larch single-trees related to age, DBH and height, sensitive to temperature and precipitation in Eurasia. *Journal of Applied Sciences & Environmental Management*, 2020, vol. 24 (10), pp. 1759–1766. DOI: <https://dx.doi.org/10.4314/jasem.v24i10.8>

Usoltsev V.A. Birch and aspen crown biomass in forests of Northern Kazakhstan. *Vestnik Selskokhozyaystvennoy Nauki Kazakhstana [Bulletin of Agricultural Science of Kazakhstan]*, 1972, no. 4, pp. 77–80. (In Russ.)

Usoltsev V.A. Modeling of geographic distribution of forest primary production: according to geographical coordinates or climatic factors? *Eco-Potencial*, 2014, no.1 (5), pp. 128–138. URL: <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3185> (In Russ.)

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, 2020. DOI: 10.13140/RG.2.2.31984.00001. URL: https://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/9647/2/Base1_v2_ob.pdf

Usoltsev V.A., Kanunnikova O.V., Platonov I.V. Investigation of errors in estimating the carbon pool of forests using allometric models. In: *Modern problems of sustainable forest management, forest inventory and monitoring*. Materials of International conference St. Petersburg, State Forest Engineering Academy, 2006, pp. 363–370. (In Russ.)

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 (2), pp. 57–67.

Usoltsev V.A., Tsepordey I.S., Chasovskikh V.P. Tree biomass of two-needled pines in Eurasia: additive models in climatic gradients. *Sibirskij Lesnoj Zurnal*, 2019c, no. 1, pp. 44–56. URL: <https://doi.org/10.15372/SJFS20190104>. (In Russ.)

Vanninen P., Ylitalo H., Sievänen R., Mäkelä A. Effects of age and site quality on the distribution of biomass in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Trees*, 1996, vol. 10, pp. 231–238.

Vorobeichik E.V. Statical allometry in the case of considerably heterogeneous samples: a risk of artifact. *Contemporary Problems of Ecology*, 2001, no. 5, pp. 631–636. (In Russ.)

World Weather Maps, 2007. URL: <https://www.mapsofworld.com/referrals/weather/>

Yu G., Liu Y., Wang X., Ma K. Age-dependent tree-ring growth responses to climate in Qilian juniper (*Sabina przewalskii* Kom.). *Trees*, 2008, vol. 22, pp. 197–204.

Zar J.R. Calculation and miscalculation of the allometric equation as a model in biological data. *BioScience*, 1968, vol. 18(12), pp. 1118–1120.

Zeller L., Liang J., Pretzsch H. Tree species richness enhances stand productivity while stand structure can have opposite effects, based on forest inventory data from Germany and the United States of America. *Ecosystems*, 2018, vol. 5 (4), pp. 1–17.

Zeng W.S., Duo H.R., Lei X.D., Chen X.Y., Wang X.J., Pu Y., Zou W.T. Individual tree biomass equations and growth models sensitive to climate variables for *Larix* spp. in China. *European Journal of Forest Research*, 2017, vol. 136, pp. 233–249.

Материал поступил в редакцию 18.06.2020

Усольцев В.А., Ковязин В.Ф., Цепордей И.С. Увеличение вклада климатических переменных в объяснение изменчивости биомассы деревьев дуба на территории Евразии в связи с отклонением модели от аллометрии // *Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии*. 2020. Вып. 233. С. 39–59. DOI: 10.21266/2079-4304.2020.233.39-59

Лесные экосистемы, являясь поглотителями атмосферного углерода, играют важную роль в сокращении выбросов CO₂ и предотвращении потепления климата. Авторы попытались смоделировать биомассу модельных деревьев *Quercus* L.,

используя данные 500 деревьев, распределенных вдоль транс-евразийских гидротермических градиентов. На сегодняшний день предложено несколько моделей биомассы деревьев и древостоев, включающих в качестве независимых переменных как их морфолого-структурные характеристики, так и климатические показатели. Существующие модели позволяют прогнозировать изменения биомассы вследствие сдвигов климатических трендов, но не показывают вклада климатических переменных в объяснение изменчивости биомассы, которая зависит как от вида дерева и древостоя, так и от структуры модели. Разработанные модели показывают, в какой степени отклонение от классической аллометрической модели, вызванное включением дополнительных независимых переменных, увеличивает вклад климатических переменных в объяснение изменчивости биомассы. Этот вклад наибольший, когда модель включает возраст, диаметр ствола, высоту дерева и их совокупный эффект. 3D-интерпретация «лучшей» модели показала пропеллеро-образную зависимость компонентов биомассы дуба от температуры и осадков, форма которой является зеркальным отражением аналогичной зависимости для биомассы деревьев двухвойных сосен и лиственниц. Это может быть связано с особенностями функционирования лиственных и хвойных видов.

Ключевые слова: древесная биомасса, компоненты биомассы, связанные модели, структурные независимые переменные, климатические независимые переменные, вклад климатических переменных в объяснение изменчивости биомассы.

Usoltsev V.A., Kovyazin V.F., Tsepordey I.S. Increasing contribution of climate variables to the explanation of *Quercus* spp. single-tree biomass variability in Eurasia as related to model deviation from allometry. *Izvestia Sankt-Peterburgskoj Lesotehneskoj Akademii*, 2020, is. 233, pp. 39–59 (in Russian with English summary). DOI: 10.21266/2079-4304.2020.233.39-59

Forest ecosystems, as sinks of atmospheric carbon, play an important role in reducing CO₂ emissions and preventing annual temperatures from rising. We attempted to model *Quercus* spp. single-tree biomass using the data from 500 sample trees distributed along the trans-Eurasian hydrothermal gradients. Today, several models of the biomass of trees and stands have been proposed, including both morphological-structural characteristics of trees and stands, and climate indicators as independent variables. The models make it possible to predict changes in biomass due to shifts in climate trends, but do not show the contribution of climate variables to the explanation of biomass variability, which depends on both the species of the tree and stand, and the structure of a model. The models designed show to what extent the deviation from the classical allometric model caused by the inclusion of additional independent variables, increases the contribution of climate variables to the explanation of biomass variability. The model shows the greatest contribution when it

includes age, stem diameter, tree height, and their combined effect. The 3D-interpretation of the «best» model showed a propeller-shaped dependence of the components of oak tree biomass on temperatures and precipitation, the shape of which is a mirror image of a similar dependence for the biomass of trees of two-needled pines and larches. This may be due to the functioning traits of leaved and coniferous species.

Keywords: tree biomass, biomass components, related models, structural independent variables, climatic independent variables, the contribution of climate variables to the explanation of biomass variability.

УСОЛЬЦЕВ Владимир Андреевич – заслуженный лесовод России, профессор кафедры лесоводства Уральского государственного лесотехнического университета, 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 Forestry, 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 University.

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

ЦЕПОРДЕЙ Иван Степанович – научный сотрудник Ботанического сада УрО РАН, кандидат сельскохозяйственных наук.

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

TSEPORDEY Ivan S. – PhD (Forestry), scientist at Botanical Garden of Ural Branch of RAS.

620144. 8 Marta str. 202a. Yekaterinburg. Russia. E-mail: ivan.tsepordey@yandex.ru