

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

**БИОМАССА БУКА (*FAGUS L.*) И ЯСЕНЯ (*FRAXINUS L.*)
В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ВЫСОТЫ ДЕРЕВА, ШИРИНЫ КРОНЫ
И СРЕДНЕЙ ТЕМПЕРАТУРЫ ЯНВАРЯ НА ТЕРРИТОРИИ ЕВРАЗИИ**

Введение. Антропогенные изменения окружающей среды влияют на экосистемы на всех уровнях организации [Díaz et al., 2019]. В функциональной биогеографии предполагается, что свойства растений отражают адаптацию растительности к изменяющимся условиям окружающей среды, в том числе климатическим [Reichstein et al., 2014]. Современные глобальные модели растительности отражают реализацию адаптивных реакций растений в контексте теории оптимальности [Rosen, 1967]. Поскольку реакция растений на стресс проявляется в изменении их биомассы, представляет интерес, как изменятся биомасса и углероддепонирующая способность лесов в результате климатических сдвигов [Merilä, Hendry, 2014; Cusack et al., 2016; Tautenhahn et al., 2020].

В последние десятилетия для оценки наземной биомассы интенсивно используется технология дистанционного зондирования. Зарубежные публикации демонстрируют впечатляющие перспективы бортового лазерного зондирования [Усольцев, 2016; Usoltsev et al., 2019a], пока не нашедшего достойного применения в России. Данные крупномасштабного лазерного сканирования с помощью дронов (БПЛА), представляющие собой трехмерные облака точек, дают детальную 3D-картину структуры леса [Dubayah, Drake, 2000; Neuville et al., 2021] и позволяют определять отдельные характеристики деревьев, такие как высота и диаметр кроны, с большей точностью, чем при наземной таксации [Næsset, Økland, 2002; Popescu et al., 2003]. При этом ширина кроны может обладать большей способностью объяснять изменчивость надземной биомассы (10,5%), по сравнению с высотой дерева (6,0%) [Goodman et al., 2014].

В биологии получило широкое применение понятие «аллометрия» [Huxley, Teissier, 1936; Усольцев, 1976, 1978; Kobayashi, Kitamura, 1990; Enquist, 2003]. Аллометрические уравнения, связывающие таксационные характеристики деревьев с их биомассой, служат для определения биомассы и углерода на уровнях как отдельных деревьев, так и древостоев [Næsset, Økland, 2002; Popescu et al., 2003; Jucker et al., 2017; Usoltsev et al.,

2019a; Zheng et al., 2019]. При оценке биомассы лесов преимущественно используются аллометрические зависимости от диаметра ствола [Drexhage, Colin, 2001], реже – от диаметра ствола и высоты дерева. Опубликованы тысячи таких моделей для сотен древесных видов. Например, только для Китая опубликовано около 6 тысяч аллометрических моделей биомассы деревьев [Luo et al., 2020]. При этом примеров аллометрических моделей, использующих диаметры крон и высоты деревьев, имеется существенно меньше [Fu, Wu, 2011; Jucker et al., 2017; Lau et al., 2019; Usoltsev et al., 2019a; Machimura et al., 2021]. Этот дефицит должен быть исправлен в кратчайшие сроки ввиду очевидной перспективности оценки биомассы лесов путем техники дистанционного зондирования.

При нынешних темпах развития дистанционных методов, информационных технологий и особенно беспилотных летательных аппаратов (БПЛА, или дронов) становится возможной идентификация отдельных древесных видов, например бука и ясеня [Ковязин и др., 2020; Åkerblom et al., 2017; Neuville et al., 2021]. Бук и яшень являются типичными представителями подзоны широколиственных пород и имеют относительно компактную климатическую нишу. Ареалы приурочены, главным образом, к территориям с приморским климатом.

Бук (*Fagus L.*) входит в семейство *Fagaceae* и в северном полушарии насчитывает 9 видов [Криштофович, 1934]. Бук – теплолюбивая порода мягкого приморского климата, требователен к влажности воздуха и почвы. На Кавказе встречается во всех вертикальных поясах – от подошвы гор до верхней границы леса. Бук очень теневынослив, формирует сомкнутые тенистые древостои, часто без примесей других пород, его крона довольно густо облиствена и слабо пропускает свет [Ткаченко, 1955]. Поскольку бук выходит на верхнюю границу леса на Кавказе, в Крыму, Альпах и Карпатах, П.С. Погребняк [Погребняк, 1968] считал утверждение о теплолюбивости бука необоснованным.

Яшень (*Fraxinus L.*) входит в семейство *Oleaceae* Lindl. и представлен примерно 60 видами, преимущественно в умеренной зоне [Криштофович, 1934]. Яшень теплолюбив, довольно требователен к плодородию и физическим свойствам почв, но при этом может произрастать как в поймах рек, так и на сухих местопроизрастаниях с наличием известняков. Яшень считается светолюбивой породой, его ствол очищается от сучьев довольно рано и на значительную высоту. Крона ясеня обычно рыхлая, ажурная, пропускающая много света. Яшень преимущественно формирует смешанные насаждения. Чистые ясеневые насаждения практически не встречаются. Наибольшей продуктивности яшень достигает в сочетании с дубом, буком, грабом, клёном, ольхой [Ткаченко, 1955; Погребняк, 1968].

В настоящее время в разных странах и континентах проводятся интенсивные исследования применимости так называемых всеобщих (generic, general, generalized) аллометрических моделей, которые предназначены для оценки биомассы насаждений на региональном уровне [Rutishauser et al., 2013]. Наиболее «всеобщий» характер имеет теоретическая модель Г. Веста [West et al., 1999] как симбиоз двух теорий – пайп-модели и фракталов – с фиксированным показателем степени $8/3$ (или $2,67$), предполагающая возможность определения надземной биомассы дерева по диаметру его ствола применительно к любому древесному виду в любых условиях роста. Хотя применяемые всеобщие модели характеризуются высокими показателями адекватности, их использование при расчете биомассы на единицу площади конкретного региона или конкретного древостоя не гарантирует достаточно точной оценки и приводит к смещениям [Усольцев и др., 2017].

Названные смещения часто обусловлены географическими или климатическими факторами [Wirth et al., 2004]. Аллометрические модели биомассы, полученные для 85 различных видов растений в США, оказались чувствительными к изменениям температур и осадков у 70% видов [Rudgers et al., 2019]. Включение температуры и осадков в аллометрические модели биомассы в качестве дополнительных независимых переменных существенно улучшило точность оценок и дало возможность прогнозирования изменений биомассы при климатических сдвигах [Fu et al., 2017; Zeng et al., 2017]. В частности, показано, что потепление на 1°C приводит к увеличению надземной биомассы дерева на 0,9% и уменьшению биомассы корней на 2,3%; увеличение осадков на 100 мм вызывает снижение надземной и подземной биомассы на 1,5 и 1,1% соответственно [Zeng et al., 2017]. Однако эти модели были разработаны для надземной биомассы деревьев в целом, без ее деления на компоненты, учета диаметра кроны и без учета вклада климатических переменных в объяснение изменчивости.

В исследовании, посвященном европейским лесам, не было обнаружено статистически значимого влияния температуры и осадков на биомассу большинства отдельных компонентов деревьев. Причины этому могут быть следующие: небольшой диапазон градиентов температуры и осадков в Европе, введение в модель слишком большого числа переменных и их комбинированных эффектов, а также использование метаданных (или «псевдо-данных», т. е. данных, полученных путем табулирования опубликованных аллометрических моделей) вместо фактических показателей биомассы деревьев [Forrester et al., 2017]. Исследование чистой первичной продукции надземной биомассы в чистых насаждениях Испании и Канады в широком диапазоне средних температур и осадков показало наличие не-

объяснимых противоречий: при повышении температуры до 1...2 °С продуктивность увеличивается в лесах умеренной зоны, остается стабильной в бореальных лесах и снижается во влажных лесах Средиземноморья [Raquette et al., 2018]. Не было также установлено ни положительной, ни отрицательной связи ширины годичных колец бука европейского с годичной температурой в Германии за последние 100 лет [Röhle et al., 2010]. Однако согласно более поздним исследованиям все европейские древесные виды могут испытать значительное сокращение их ареалов в ближайшем будущем [Dyderski et al., 2018].

В нашем исследовании предполагается: установить, имеются ли статистически значимые различия биомассы, определяемой по диаметру кроны и высоте деревьев, между буком и ясенем; выяснить, как компоненты биомассы соотносятся не только с таксационными показателями деревьев, но и с климатическими факторами на территории Евразии; какой вклад в объяснение изменчивости компонентов биомассы вносят таксационные показатели деревьев, видовая принадлежность и климатические переменные.

Методика исследования. Для решения поставленных задач мы использовали авторскую базу эмпирических данных о биомассе деревьев лесобразующих видов Евразии в количестве 15 200 деревьев [Usoltsev, 2020]. Из нее отобрано 249 и 78 модельных деревьев соответственно бука (*Fagus L.*) и ясеня (*Fraxinus L.*) с замеренными таксационными и биопродукционными показателями (табл. 1). Род *Fagus L.* Представлен видами *F. sylvatica L.* и *F. crenata Blume.* Род *Fraxinus L.* представлен главным образом *F. excelsior L.* и в меньшей мере *F. mandshurica Rupr.*

Обработка экспериментального материала выполнена с помощью многофакторного регрессионного анализа в программе Statgraphics (<http://www.statgraphics.com/>).

Результаты исследований. На основании анализа опубликованных работ [Ohmann et al., 1976; Veyisov and Kaplin, 1976; Fu and Wu, 2011; Lines et al., 2012; Goodman et al., 2014; Usoltsev et al., 2019a] мы пришли к выводу, что наиболее информативными независимыми переменными при оценке биомассы деревьев путем дистанционного зондирования являются ширина кроны и высота дерева, и наиболее приемлема структура аллометрической модели:

$$\ln P_i = a_0 + a_1(\ln Dcr) + a_2(\ln H) + a_3X, \quad (1)$$

где P_i – биомасса i -го компонента дерева; X – бинарная переменная, кодирующая видовую принадлежность анализируемых данных ($X = 0$ для бука и $X = 1$ для ясеня). Результаты расчета модели (1) показаны в табл. 2.

Таблица 1

Статистики анализируемых показателей деревьев бука и ясеня в Евразии

Statistics of the analyzed parameters of beech and ash trees in Eurasia

Обозначение статистик*	Анализируемые показатели**							
	<i>H</i>	<i>Dcr</i>	<i>Ps</i>	<i>Pb</i>	<i>Pf</i>	<i>Pa</i>	<i>Pr</i>	<i>Pr/Pa</i>
<i>Fagus</i>								
Mean	15,0	3,4	132,5	23,8	3,2	158,6	25,4	0,21
Min	3,1	0,7	0,64	0,05	0,05	0,83	0,20	0,11
Max	39,3	17,6	3442,0	493,9	62,5	3967,4	452,0	0,42
SD	7,0	2,6	366,5	67,8	6,4	433,1	84,5	0,07
CV,%	46,5	76,5	276,7	285,3	198,4	273,1	332,6	36,0
<i>n</i>	249,0	249,0	223,0	223,0	249,0	223,0	30,0	30,0
<i>Fraxinus</i>								
Mean	18,6	4,1	290,6	79,6	5,5	375,7	227,2	0,16
Min	2,5	0,6	0,62	0,02	0,07	0,71	50,5	0,12
Max	36,0	10,4	2306,6	601,8	29,1	2916,9	407,9	0,23
SD	7,6	2,1	440,6	132,7	6,1	555,1	140,0	0,04
CV,%	40,9	52,1	151,6	166,7	110,7	147,7	61,6	23,8
<i>n</i>	78,0	78,0	78,0	78,0	78,0	78,0	6,0	6,0

* Mean, Min, Max – соответственно среднее, минимальное и максимальное значения; SD – стандартное отклонение; CV – коэффициент изменчивости; *n* – число наблюдений.

** *H* – высота дерева, м; *Dcr* – ширина (диаметр) кроны, м; *Ps*, *Pb*, *Pf*, *Pa*, *Pr* – биомасса в сухом состоянии ствола соответственно в коре, ветвей, листьев, надземная и подземная, кг.

Таблица 2

Результаты многофакторного регрессионного анализа с использованием аллометрической модели $\ln P_i = a_0 + a_1(\ln Dcr) + a_2(\ln H) + a_3X$

Results of the multivariate regression analysis using the allometric model

$$\ln P_i = a_0 + a_1(\ln Dcr) + a_2(\ln H) + a_3X$$

	Зависимые переменные				
	$\ln Ps$	$\ln Pf$	$\ln Pb$	$\ln Pa$	$\ln(Pr/Pa)$
$a_0^{(a)}$	-4,1686	-3,4834	-4,1675	-3,5101	-0,5428
$\ln Dcr$	0,6729	1,0431	1,4732	0,8177	0,2338
$\ln H$	2,7804	1,1295	1,8923	2,5617	-0,5306
<i>X</i>	0,1627	0,3125	0,3671	0,2340	–
$adjR^{2(6)}$	0,915	0,729	0,791	0,906	0,412
$SE^{(b)}$	0,51	0,71	0,87	0,54	0,24

Обозначения здесь и далее: ^(a) свободный член здесь и далее скорректирован на логарифмическое преобразование по Баскервиллю [Baskerville, 1972]; ⁽⁶⁾ $adjR^2$ – коэффициент детерминации, скорректированный на число переменных; ^(b) *SE* – стандартная ошибка уравнения.

Упомянутая база данных [Усольцев, 2020] содержит 410 и 100 модельных деревьев соответственно бука и ясеня, имеющих измеренные значения фракционного состава биомассы, а также возраста, высоты и диаметра ствола деревьев. Эмпирических данных, содержащих значения биомассы и ширины кроны, существенно меньше, чем данных о биомассе и размерах ствола дерева. Как видно из табл. 1, из имеющихся показателей мы смогли привлечь в наш анализ лишь 249 и 78 модельных дерева бука и ясеня, имеющих значения ширины кроны, т. е. соответственно на 60 и 30% меньше. Из 249 и 78 модельных деревьев, имеющих замеры ширины кроны, соответственно лишь 30 и 6 деревьев имели измеренные значения биомассы корней. Подобная диспропорция данных о надземной и подземной биомассе характерна для всех опубликованных данных о биомассе деревьев и древостоев [Cannell, 1982; Falster et al., 2015; Schepaschenko et al., 2017]. Из-за недостаточной представленности данных о биомассе корней мы рассчитали модели (1) для относительного показателя, а именно для Pr/Pa , и связали оба древесных рода в одной общей модели, закодировав их бинарной переменной X .

Модель (1) достаточно адекватна исходным данным, она объясняет изменчивость надземной биомассы и составляющих ее компонентов на 73–91%. Объяснительная способность модели (1) для относительного показателя Pr/Pa существенно ниже, 41%. Во всех случаях высота дерева и ширина кроны в качестве независимых переменных значимы на уровне $p < 0,05$.

Бинарная переменная X в модели (1) для надземной биомассы значима на уровне $p < 0,05$, но для относительного показателя Pr/Pa она не значима. Для всех компонентов надземной биомассы бинарная переменная имеет знак «плюс», и это означает, что при одних и тех же значениях высоты дерева и ширины кроны биомасса всех надземных компонентов у ясеня существенно больше, чем у бука.

Для практического использования при таксации древостоев предлагаются двухвходовые таблицы биомассы деревьев бука и ясеня (табл. 3). Они получены путем табулирования модели (1) по задаваемым значениям высоты дерева и ширины кроны. Ранее опубликованные таблицы биомассы бука и ясеня [Усольцев, 2016] были предварительными, поскольку составлены с использованием крайне малого количества модельных деревьев – 34 для бука и 13 для ясеня.

Таблица 3

Всеобщая таблица для оценки биомассы деревьев бука и ясеня (кг), произрастающих на территории Евразии, полученная путем табулирования модели (1) по высоте дерева и ширине кроны

General table for estimating the biomass of beech and ash trees (kg) growing in Eurasia, obtained by the tabulating model (1) for tree height and crown width

Высота дерева, м	Фракции биомассы	Ширина кроны дерева, м							
		1	2	3	4	6	8	10	12
<i>Fagus</i>									
2	Листва	0,07	0,14	0,21	–	–	–	–	–
	Ветви	0,06	0,16	0,29	–	–	–	–	–
	Ствол	0,11	0,17	0,22	–	–	–	–	–
	Надземная	0,18	0,31	0,43	–	–	–	–	–
	Корни	0,12	0,28	0,47	–	–	–	–	–
10	Листва	0,41	0,85	1,30	1,76	2,68	–	–	–
	Ветви	1,21	3,36	6,10	9,32	16,9	–	–	–
	Ствол	9,33	14,9	19,5	23,7	31,2	–	–	–
	Надземная	10,9	19,2	26,8	33,9	47,2	–	–	–
	Корни	2,25	4,84	7,61	10,5	16,6	–	–	–
18	Листва	–	1,66	2,53	3,41	5,21	7,03	8,87	–
	Ветви	–	10,2	18,6	28,3	51,5	78,7	109,3	–
	Ствол	–	76,3	100,2	121,6	159,7	193,8	225,3	–
	Надземная	–	86,6	120,6	152,6	212,6	269,0	322,8	–
	Корни	–	15,0	23,3	32,0	50,1	68,9	88,3	–
26	Листва	–	–	–	5,17	7,89	10,7	13,4	16,3
	Ветви	–	–	–	56,8	103,3	157,8	219,2	286,8
	Ствол	–	–	–	338,0	444,0	538,9	626,2	707,9
	Надземная	–	–	–	391,4	545,3	689,9	828,0	961,1
	Корни	–	–	–	65,1	101,4	139,0	177,7	217,3
34	Листва	–	–	–	–	–	14,4	18,2	22,0
	Ветви	–	–	–	–	–	262,2	364,2	476,4
	Ствол	–	–	–	–	–	1136,1	1320,2	1492,5
	Надземная	–	–	–	–	–	1371,6	1646,2	1910,8
	Корни	–	–	–	–	–	233,5	298,0	363,8

Окончание табл. 3

Высота дерева, м	Фракции биомассы	Ширина кроны дерева, м							
		1	2	3	4	6	8	10	12
<i>Fraxinus</i>									
2	Листва	0,09	0,19	0,29	–	–	–	–	–
	Ветви	0,08	0,23	0,42	–	–	–	–	–
	Ствол	0,13	0,20	0,26	–	–	–	–	–
	Надземная	0,22	0,39	0,55	–	–	–	–	–
	Корни	0,15	0,35	0,59	–	–	–	–	–
10	Листва	0,57	1,17	1,78	2,40	3,67	–	–	–
	Ветви	1,75	4,85	8,81	13,5	24,4	–	–	–
	Ствол	11,0	17,5	23,0	27,9	36,7	–	–	–
	Надземная	13,8	24,3	33,8	42,8	59,6	–	–	–
	Корни	2,85	6,12	9,62	13,3	21,0	–	–	–
18	Листва	–	2,26	3,46	4,66	7,12	9,61	12,1	–
	Ветви	–	14,7	26,8	40,9	74,3	113,6	157,8	–
	Ствол	–	89,7	117,9	143,1	188,0	228,1	265,1	–
	Надземная	–	109,4	152,4	192,8	268,6	339,9	407,9	–
	Корни	–	18,9	29,5	40,4	63,3	87,0	111,6	–
26	Листва	–	–	–	7,07	10,8	14,6	18,4	22,2
	Ветви	–	–	–	82,0	149,1	227,8	316,5	414,0
	Ствол	–	–	–	397,7	522,5	634,1	736,8	833,0
	Надземная	–	–	–	494,6	689,1	871,8	1046,3	1214,5
	Корни	–	–	–	82,3	128,2	175,7	224,6	274,6
34	Листва	–	–	–	–	–	19,7	24,9	30,1
	Ветви	–	–	–	–	–	378,4	525,7	687,7
	Ствол	–	–	–	–	–	1336,9	1553,5	1756,2
	Надземная	–	–	–	–	–	1733,3	2080,3	2414,7
	Корни	–	–	–	–	–	295,1	376,6	459,8

Для ответа на второй вопрос нашего исследования географические координаты модельных деревьев нанесены на карту средней январской температуры (https://store.mapsofworld.com/image/cache/data/map_2014/currents-

and-temperature-jan-enlarge-900x700.jpg) [WorldWeatherMaps, 2007] (рис. 1) и одновременно совмещены с таксационными и биопродукционными показателями деревьев в одной общей матрице [Usoltsev et al., 2020 a,b], которая была включена затем в процедуру регрессионного анализа [Usoltsev et al., 2019c]. Отказ от использования средней годовой температуры в пользу средней температуры января был обоснован ранее [Usoltsev et al., 2019b,c; 2020a].

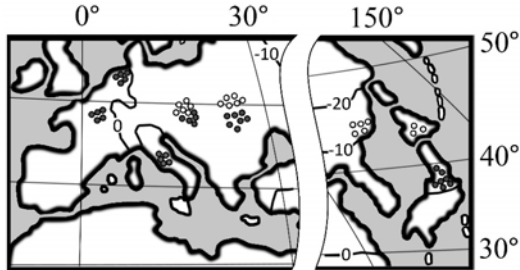


Рис. 1. Распределение фактических данных биомассы 249 и 78 соответственно буковых (заполненные кружки) и ясеневых (пустые кружки) модельных деревьев на карте январских изотерм, °C [World Weather Maps, 2007]

Fig. 1. Distribution of actual biomass data for 249 and 78 beech (filled circles) and ash (empty circles) model trees, respectively, on the map of January isotherms, °C [World Weather Maps, 2007]

Аналогичная ординация фактических данных была выполнена в отношении среднегодовых осадков на соответствующей карте (<http://www.mapmost.com/world-precipitation-map/free-world-precipitation-map/>) [World Weather Maps, 2007]. Однако осадки в качестве независимой переменной в модели (1) оказались статистически не значимыми. На основе проведенного анализа предложена структура модели, включающая в качестве независимых переменных таксационные показатели деревьев, их видовую принадлежность и среднюю январскую температуру:

$$\ln P_i = a_0 + a_1(\ln Dcr) + a_2(\ln H) + a_3X + a_4[\ln(T + 20)], \quad (2)$$

где T – средняя температура января, °C. Поскольку средняя температура января в высоких широтах имеет отрицательную величину, для ее логарифмирования в модели (2) она приведена к виду $(T + 20)$.

Результаты расчета моделей (2) показаны в табл. 4.

Таблица 4

Результаты многофакторного регрессионного анализа с использованием аллометрической модели $\ln P_i = a_0 + a_1(\ln Dcr) + a_2(\ln H) + a_3X + a_4[\ln(T + 20)]$

Results of multivariate regression analysis using the allometric model $\ln P_i = a_0 + a_1(\ln Dcr) + a_2(\ln H) + a_3X + a_4[\ln(T + 20)]$

$\ln(Y)$	a_0	$\ln Dcr$	$\ln H$	X	$\ln(T+20)$	$\text{adj}R^2$	SE
$\ln(Ps)$	-3,6347	0,7034	2,7447	0,1690	-0,1681 ^(*)	0,917	0,51
$\ln(Pf)$	-0,8942	1,2081	0,9902	0,2857	-0,8581	0,764	0,66
$\ln(Pb)$	-1,1411	1,6593	1,7145	0,3135	-0,9857	0,808	0,84
$\ln(Pa)$	-2,6407	0,8816	2,5231	0,1788	-0,3339	0,911	0,52
$\ln(Pr/Pa)$	-4,0143	-0,3651	-0,6502	0,4478	1,1505	0,511	0,22

^(*) Регрессионный коэффициент не значим на уровне $p < 0,05$.

Регрессионные коэффициенты моделей, представленных в табл. 4, достоверны для биомассы листьев и ветвей на уровне $p < 0,001$, для Pr/Pa на уровне $p < 0,01$ и для надземной биомассы на уровне $p < 0,05$. Исключение составляет переменная, помеченная ^(*) для биомассы стволов, которая не значима на уровне $p < 0,05$.

Геометрическая интерпретация моделей (2) (рис. 2) для биомассы бука получена путем подстановки в (2) средних значений H и Dcr для бука, взятых из табл. 1. Это обеспечивает сопоставление биомассы двух древесных родов при условии равенства размеров деревьев.

Как мы можем видеть на рис. 2, зависимость всех компонентов биомассы равновеликих деревьев бука от зимней температуры описывается нисходящей кривой. Для ясеня в целом характер связей, отраженных на рис. 2, сохраняется, но линии регрессии для биомассы листьев, ветвей, стволов и надземной биомассы сдвинуты вверх по оси ординат согласно моделям (2) соответственно на 33, 37, 18 и 20%.

У других древесных родов, в частности, двухвойных сосен, дуба, ели и пихты, закономерности отличаются по некоторым компонентам от представленных на рис. 2, а иногда противоположны по всем компонентам [Usoltsev et al., 2019b; Usoltsev et al., 2020a,b]. По-видимому, это связано с биологическими свойствами древесных видов и с особенностями распределения ассимилятов дерева в различные его компоненты [Poorter et al., 2015; Zanolletti et al., 2013; Xiong et al., 2021; Liu et al., 2021; Rehling et al., 2021].

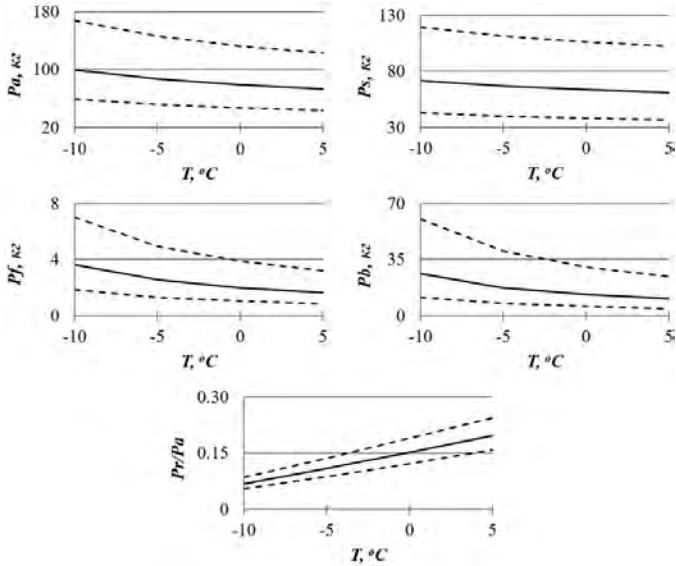


Рис. 2. Графики зависимости компонентов биомассы бука от средней температуры января (T)

Сплошные линии обозначают средние тренды; пунктирные линии показывают отклонение от средних трендов согласно стандартной ошибке моделей. Обозначения см. в табл. 1

Fig. 2. Plots of dependence of beech biomass components on average January temperature (T)

Solid lines indicate average trends; dashed lines indicate deviation from average trends according to the standard error of the models. See Table 1 for notations

Ответ на третий вопрос нашего исследования получен в результате проведения статистического анализа на основе программы Statgraphics (<http://www.statgraphics.com/>) (табл. 5).

Мы видим в табл. 5, что средние значения вкладов таксационных показателей деревьев, видовой принадлежности и климатической переменной в объяснение изменчивости компонентов биомассы составляют соответственно 83,2, 8,1 и 8,8%. Вклад бинарной переменной в объяснение изменчивости биомассы невелик и колеблется у разных компонентов от 6 до 11%. Наибольший вклад бинарная переменная вносит в объяснение изменчивости массы листьев (около 11%), что, возможно, связано с разным отношением двух родов к свету.

Таблица 5

**Вклад независимых переменных уравнений (2)
в объяснение изменчивости зависимых переменных, %**

**Impact of independent variables of equations (2)
in explaining variability of dependent variables, %**

ln(Y)	Независимые переменные				
	lnDcr (I)	lnH (II)	I+II	X	ln(Tm + 20)
ln(Ps)	19,8	71,5	91,3	6,0	2,7
ln(Pf)	44,3	30,9	75,2	10,7	14,1
ln(Pb)	39,7	37,8	77,5	9,4	13,1
ln(Pa)	24,5	64,3	88,8	6,1	5,1
M ± σ ^(*)	32,1±11,8	51,1±19,8	83,2±8,0	8,1±2,4	8,8±5,7

^(*)M ± σ – среднее значение ± стандартное отклонение.

Полученные результаты следует считать предварительными, в том числе, по причине недостаточной представленности фактических данных в естественных диапазонах температур и осадков на территории Евразии. Предложенные модели основаны на фактическом эмпирическом материале, в отличие от «псевдоданных», использованных в моделях для европейских лесов [Forrester et al., 2017]. Тем не менее, в нашем исследовании отсутствуют данные о биомассе *Fagus orientalis* Lipsky и *Fraxinus ornus* L. для северной части Малой Азии, *Fraxinus oxycarpa* Willd. для Кавказа и Крыма, а также данные о *Fagus engleriana* Seem. ex Diels и *Fagus longipetiolata* Seem. для субэкваториальной зоны юга Китая, для которой опубликованы лишь аллометрические модели [Luo et al., 2020]. Отсутствие упомянутых данных для южных окраин ареалов бука и ясеня, к сожалению, сужает климатический диапазон имеющихся фактических данных, что обуславливает корреляцию температур и осадков и снижает устойчивость рассчитываемых аллометрических моделей.

В частности, наличие положительной связи отношения биомассы корней к биомассе надземной части (*Pr/Pa*) с зимней температурой, т. е. снижение в направлении высоких широт (см. рис. 2), противоречит известной тенденции его повышения по мере ужесточения условий

произрастания с целью скомпенсировать это ужесточение [Hu et al., 2021; Усольцев, Цепордей, 2021]. В данном случае может проявляться действие не столько температуры, сколько связанных с ней осадков. Например, в условиях Западной Европы при средней зимней температуре 0 °С дуб *Quercus robur* L. имеет значение *Pr/Pa*, равное 0,18, и *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. – 0,21 [Usoltsev et al., 2020c], а дуб персидский (*Quercus brantii* Lindl.) в Иране при той же температуре характеризуется величиной *Pr/Pa*, равной 0,80 [Askari et al., 2017], что, очевидно, связано не с температурой, а с осадками (800 мм в Европе против 300 мм в Иране).

Несмотря на отмеченную неопределенность, полученные результаты дают представление о том, насколько может различаться структура биомассы равновеликих деревьев таких древесных родов, как бук и ясень, может ли эта структура изменяться в климатических градиентах Евразии и каким может быть вклад климатических переменных в объяснение изменчивости биомассы деревьев.

Выводы. На основе авторской базы данных о биомассе бука и ясеня Евразии в количестве соответственно 249 и 78 модельных деревьев установлено, что биомасса листьев, ветвей, стволов и надземной части увеличивается пропорционально ширине кроны и высоте дерева. При этом у ясеня при равной ширине кроны и равной высоте дерева биомасса листьев, ветвей, ствола и надземная соответственно на 33, 37, 18 и 20% больше, чем у бука.

Установлена статистически значимая чувствительность биомассы двух древесных родов к изменению зимних температур. В градиенте зимних температур от –10 до 5 °С надземная биомасса всех компонентов по мере роста температур снижается, а отношение *Pr/Pa* увеличивается.

Средние значения вклада таксационных показателей деревьев, их видовой принадлежности и климатической переменной в объяснение изменчивости компонентов биомассы равны соответственно 83, 8 и 9%.

Составленные двухвходовые таблицы для таксации биомассы деревьев двух древесных родов могут быть полезны при мониторинге биомассы лесов во многих практических направлениях на разных уровнях управления лесами, в том числе на основе дистанционного зондирования, дающего возможность оценивать углероддепонирующую способность лесных экосистем в кратчайшие сроки и на больших территориях.

Работа выполнена в рамках Госзадания FEUZ-2021-0014.

Библиографический список

Ковязин В.Ф., Виноградов К.П., Киценко А.А., Васильева Е.А. Воздушное лазерное сканирование для уточнения таксационных характеристик древостоев // Известия вузов. Лесной журнал. 2020. № 6. С. 42–54.

Криштофович А.Н. Курс палеоботаники. Л.: Горгеонефтеиздат, 1934. 414 с.

Погребняк П.С. Общее лесоводство. М.: Колос, 1968. 440 с.

Ткаченко М.Е. Общее лесоводство. М.; Л.: Гослесбуиздат, 1955. 600 с.

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

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

Усольцев В.А. Фитомасса модельных деревьев лесобразующих пород Евразии: база данных, климатически обусловленная география, таксационные нормативы. Екатеринбург: Урал. гос. лесотехн. ун-т, 2016. 336 с. URL: <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/5696>

Усольцев В.А., Колчин К.В., Воронов М.П. Фиктивные переменные и смещения всеобщих аллометрических моделей при локальной оценке фитомассы деревьев (на примере *Picea* L.) // Эко-потенциал. 2017. № 1 (17). С. 22–39. URL: <http://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/6502/1/eko-17-02.pdf>

Усольцев В.А., Цепордей И.С. Модели биомассы *Picea* L. и *Abies* L. для лазерного зондирования: видоспецифична ли ее реакция на климатические изменения? // Известия вузов. Лесной журнал. 2022. (В печати).

Åkerblom M., Raunonen P., Mäkipää R., Kaasalainen M. Automatic tree species recognition with quantitative structure models // Remote Sensing of Environment. 2017. Vol. 191. P. 1–12. DOI: 10.1016/j.rse.2016.12.002

Askari Y., Soltani A., Akhavan R., Tahmasebi Kohyani P. Assessment of root-shoot ratio biomass and carbon storage of *Quercus brantii* Lindl. in the central Zagros forests of Iran // Journal of Forest Science. 2017. Vol. 63. P. 282–289.

Baskerville G.L. Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass // Canadian Journal of Forest Research. 1972. Vol. 2(1). P. 49–53.

Cannell M.G.R. World forest biomass and primary production data. London: Academic Press, 1982. 391 p.

Cusack D.F., Karpman J., Ashdown D., Cao Q., Ciochina M., Halterman S., Lydon S., Neupane A. Global change effects on humid tropical forests: Evidence for biogeochemical and biodiversity shifts at an ecosystem scale // Reviews of Geophysics. 2016. Vol. 54. P. 1–88. DOI: 10.1002/2015RG000510

Díaz S., Settele J., Brondizio E.S., Ngo H.T., Agard J., Arneth A., Balvanera P., Brauman K.A., Butchart S.H.M., Chan K.M.A., Lucas A.G., Ichii K., Liu J., Subrama-

nian S.M., Midgley G.F., Miloslavich P., Molnár Z., Obura D., Pfaff A., Polasky S., Purvis A., Razzaque J., Reyers B., Chowdhury R.R., Shin Y.J., Visseren-Hamakers I., Willis K.J., Zayas C.N. Pervasive human-driven decline of life on Earth points to the need for transformative change // *Science*. 2019. Vol. 366. P. 1327.

Drexhage M., Colin F. Estimating root system biomass from breast-height diameters // *Forestry*. 2001. Vol. 74 (5). P. 491–497.

Dubayah R.O., Drake J.B. Lidar remote sensing for forestry // *Journal of Forestry*. 2000. Vol. 98(6). P. 44–46.

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

Enquist B.J. Cope's Rule and the evolution of long-distance transport in vascular plants: allometric scaling, biomass partitioning and optimization // *Plant, Cell and Environment*. 2003. Vol. 26. P. 151–161.

Falster D.S., Duursma R.A., Ishihara M.I., Barneche D.R., FitzJohn R.G., Vårhammar A., Aiba M., Ando M., Anten N., Aspinwall M.J., Baltzer J.L., Baraloto C., Battaglia M., Battles J.J., Bond-Lamberty B., van Breugel M., Camac J., Claveau Y., Coll L., Dannoura M., Delagrangé S., Domec J.-C., Fatemi F., Feng W., Gargaglione V., Goto Y., Hagihara A., Hall J.S., Hamilton S., Harja D., Hiura T., Holdaway R., Hutley L.S., Ichie T., Jokela E.J., Kantola A., Kelly J.W.G., Kenzo T., King D., Klooppel B.D., Kohyama T., Komiyama A., Laclau J.-P., Lusk C.H., Maguire D.A., le Maire G., Mäkelä A., Markesteijn L., Marshall J., McCulloh K., Miyata I., Mokany K., Mori S., Myster R.W., Nagano M., Naidu S.L., Nouvellon Y., O'Grady A.P., O'Hara K.L., Ohtsuka T., Osada N., Osunkoya O.O., Peri P.L., Petritan A.M., Poorter L., Portsmouth A., Potvin C., Ransijn J., Reid D., Ribeiro S.C., Roberts S.D., Rodríguez R., Saldaña-Acosta A., Santa-Regina I., Sasa K., Selaya N.G., Sillett S.C., Sterck F., Takagi K., Tange T., Tanouchi H., Tissue D., Umehara T., Utsugi H., Vadeboncoeur M.A., Valladares F., Vanninen P., Wang J.R., Wenk E., Williams R., Ximenes F. de Aquino, Yamaba A., Yamada T., Yamakura T., Yanai R.D., York R.A. BAAD: a Biomass And Allometry Database for woody plants // *Ecology*. 2015. Vol. 96. P. 1445–1445. DOI: 10.1890/14-1889.1

Forrester D.I., Tachauer I.H.H., Annighoefer P., Barbeito I., Pretzsch H., Ruiz-Peinado R., Stark H., Vacchiano G., Zlatanov T., Chakraborty T., Saha S., Sileshi G.W. Generalized biomass and leaf area allometric equations for European tree species incorporating stand structure, tree age and climate // *Forest Ecology and Management*. 2017. Vol. 396. P. 160–175.

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

Fu W., Wu Y. Estimation of aboveground biomass of different mangrove trees based on canopy diameter and tree height // *Procedia Environmental Sciences*. 2011. Vol. 10. P. 2189–2194.

Goodman R.C., Phillips O.L., Baker T.R. The importance of crown dimensions to improve tropical tree biomass estimates // *Ecological Applications*. 2014. Vol. 24 (4). P. 680–698. DOI: 10.1890/13-0070.1

Hu H., Li F.L., McCormack M.L., Huang L., Bao W.K. Functionally divergent growth, biomass allocation and root distribution of two xerophytic species in response to varying soil rock fragment content // *Plant and Soil*. 2021. Vol. 463(1-2). P. 1–13. URL: <https://doi.org/10.1007/s11104-021-04906-z>

Huxley J.S., Teissier G. Terminology of relative growth // *Nature*. 1936. Vol. 137. P. 780–781.

Jucker T., Caspersen J., Chave J., Antin C., Barbier N., Bongers F., Dalponte M., van Ewijk K.Y., Forrester D.I., Heani M., Higgins S.I., Holdaway R.J., Iida Y., Lorimer C., Marshall P.M., Momo S., Moncrieff G.R., Ploton P., Poorter L., Rahman K.A., Schlund M., Sonké B., Sterck F.J., Trugman A.T., Usoltsev V.A., Vanderwel M.C., Waldner P., Wedeux B., Wirth C., Wöll H., Woods M., Xiang W., Zimmermann N., Coomes D.A. Allometric equations for integrating remote sensing imagery into forest monitoring programmes // *Global Change Biology*. 2017. Vol. 23. P. 177–190. DOI: 10.1111/gcb.13388

Kobayashi S., Kitamura M. Allometry and tree form // *Research in forest inventory, monitoring, growth and yield* / H.E. Burkhart, G.M. Bonnor, J.J. Lowe (eds.). Publication FWS-3-90. School of Forestry and Wildlife Resources, Virginia Polytechnic Institute and State University Blacksburg, Virginia 24061-0324, USA, 1990. P. 110–116.

Lau A., Calders K., Bartholomeus H., Martius C., Raunonen P., Herold M., Vicari M., Sukhdeo H., Singh J., Goodman R.C. Tree biomass equations from terrestrial LiDAR: a case study in Guyana // *Forests*. 2019. Vol. 10. P. 527.

Lines E.R., Zavala M.A., Purves D.W., Coomes D.A. Predictable changes in aboveground allometry of trees along gradients of temperature, aridity and competition // *Global Ecology and Biogeography*. 2012. Vol. 21. P. 1017–1028. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2011.00746.x

Liu R., Yang X., Gao R., Hou X., Huo L., Huang Z., Cornelissen J.H.C. Allometry rather than abiotic drivers explains biomass allocation among leaves, stems and roots of *Artemisia* across a large environmental gradient in China // *Journal of Ecology*. 2021. Vol. 109(2). P. 1026–1040.

Luo Y., Wang X., Ouyang Z., Lu F., Feng L., Tao J. A review of biomass equations for China's tree species // *Earth System Science Data*. 2020. Vol. 12(1). P. 21–40.

Machimura T., Fujimoto A., Hayashi K., Takagi H., Sugita S. A novel tree biomass estimation model applying the pipe model theory and adaptable to UAV-derived canopy height models // *Forests*. 2021. Vol. 12. P. 258.

Merilä J., Hendry A.P. Climate change, adaptation, and phenotypic plasticity: the problem and the evidence // *Evolutionary Applications*. 2014. Vol. 7. P. 1–14.

Næsset E., Økland T. Estimating tree height and tree crown properties using airborne scanning laser in a boreal nature reserve // *Remote Sensing of Environment*. 2002. Vol. 79. P. 105–115. DOI: 10.1016/S0034-4257(01)00243-7

Neuville R., Bates J.S., Jonard F. Estimating forest structure from UAV-mounted LiDAR point cloud using machine learning // *Remote Sensing*. 2021. Vol. 13 (3). Article No 352. DOI: 10.3390/rs13030352

Ohmann L.F., Grigal D.F., Brander R.B. Biomass estimation for five shrubs from northeastern Minnesota. USDA Forest Service, North Central Forest Experiment Station. Research paper NC-133, 1976. 11 p. URL: https://www.nrs.fs.fed.us/pubs/rp/rp_nc133.pdf

Paquette A., Vayreda J., Coll L., Messier C., Retana J. Climate change could negate positive tree diversity effects on forest productivity: A study across five climate types in Spain and Canada // *Ecosystems*. 2018. Vol. 21. Iss. 5. P. 960–970.

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 (3). P. 736–749. DOI: 10.1111/nph.13571/epdf.

Popescu S.C., Wynne R.H., Nelson R.F. Measuring individual tree crown diameter with lidar and assessing its influence on estimating forest volume and biomass // *Canadian Journal of Remote Sensing*. 2003. Vol. 29 (5). P. 564–577.

Rehling F., Sandner T.M., Matthies D. Biomass partitioning in response to intraspecific competition depends on nutrients and species characteristics: a study of 43 plant species // *Journal of Ecology*. 2021. Vol. 109 (5). P. 2219–2233. DOI: 10.1111/1365-2745.13635.

Reichstein M., Bahn M., Mahecha M.D., Kattge J., Baldocchi D.D. Linking plant and ecosystem functional biogeography // *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. 2014. Vol. 111. 201216065.

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. Bd. 181 (1/2). S. 21–35.

Rosen R. *Optimality principles in biology*. London: Butterworths, 1967. 198 p.

Rudgers J.A., Hallmark A., Baker S.R., Baur L., Hall K.M., Litvak M.E., Muldavin E.H., Pockman W.T., Whitney K.D. Sensitivity of dryland plant allometry to climate // *Functional Ecology*. 2019. Vol. 33(12). P. 1–14. DOI: 10.1111/1365-2435.13463.

Rutishauser E., Noor'an F., Laumonier Y., Halperin J., Rufi'ie, Hergoualch K., Verchot L. Generic allometric models including height best estimate forest biomass and carbon stocks in Indonesia // *Forest Ecology and Management*. 2013. Vol. 307. P. 219–225.

Schepaschenko D., Shvidenko A., Usoltsev V.A., Lakyda P., Luo Y., Vasylyshyn R., Lakyda I., Myklush Y., See L., McCallum I., Fritz S., Kraxner F., Obersteiner M. A dataset of forest biomass structure for Eurasia // Scientific Data. 2017. Vol. 4. Article No 170070. P. 1–11. DOI: 10.1038/sdata.2017.70

Tautenhahn S., Migliavacca M., Kattge J. News on intra-specific trait variation, species sorting, and optimality theory for functional biogeography and beyond // New Phytologist. 2020. Vol. 228(1). P. 6–10.

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., Shobairi S.O.R., Chasovskikh V.P. Comparing of allometric models of single-tree biomass intended for airborne laser sensing and terrestrial taxation of carbon pool in the forests of Eurasia // Natural Resource Modeling. 2019a. Vol. 32. e12187. DOI: 10.1111/nrm.12187

Usoltsev V.A., Shobairi O., Tsepordey I.S., Ahrari A., Zhang M., Shoab A.A., Chasovskikh V.P. Are there differences in the response of natural stand and plantation biomass to changes in temperature and precipitation? A case for two-needed pines in Eurasia // Journal of Resources and Ecology. 2020a. Vol. 11(4). P. 331–341. DOI: 10.5814/j.issn.1674-764x.2020.04.001

Usoltsev V.A., Shobairi O., Tsepordey I.S., Chasovskikh V.P. On some differences in the response of *Picea* spp. and *Abies* spp. single-tree biomass structure to changes in temperatures and precipitation in Eurasia // Environment and Ecology. 2020b. Vol. 38(3). P. 300–315.

Usoltsev V.A., Shobairi O., Chasovskikh V.P. Additive allometric model of *Quercus* spp. stand biomass for Eurasia // Ecological Questions. 2020c. Vol. 31(2). P. 39–46. DOI: h 10.12775/EQ.2020.012

Usoltsev V.A., Zukow W., Osmirko A.A., Tsepordey I.S., Chasovskikh V.P. Additive biomass models for *Quercus* spp. single-trees sensitive to temperature and precipitation in Eurasia // Ecological Questions. 2019c. Vol. 30(4). P. 29–40. DOI: 10.12775/EQ.2019.021.

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. 2019b. Vol. 30(2). P. 57–67. DOI: 10.12775/EQ.2019.012

Veyisov S., Kaplin V.G. To the method of biomass estimating in white saxaul of the Eastern Kara-Kum desert // Problems of desert exploitation [Problemy osvoiniya pustyn']. 1976. No. 1. P. 60–64.

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

Wirth C., Schumacher J., Schulze E.-D. Generic biomass functions for Norway spruce in Central Europe – a meta-analysis approach toward prediction and uncertainty estimation // *Tree Physiology*. 2004. Vol. 24. P. 121–139.

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

Xiong F., Nie X., Yang L., Wang L., Li J., Zhou G. Biomass partitioning pattern of *Rheum tanguticum* on the Qinghai–Tibet Plateau was affected by water-related factors // *Plant Ecology*. 2021. Vol. 222 (4). P. 1–11.

Zanotelli D., Montagnani L., Manca G., Tagliavini M. Net primary productivity, allocation pattern and carbon use efficiency in an apple orchard assessed by integrating eddy covariance, biometric and continuous soil chamber measurements // *Biogeosciences*. 2013. Vol. 10. P. 3089–3108.

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.

Zheng X.-J., Wang Y.-G., Wu X., Ren W., Wu Y., Li Y., Cao X., Ma J., Zhou H. An expanded allometric model for crowns of four co-existing desert shrubs // *Trees*. 2019. Vol. 33(5). P. 1423–1433. DOI: 10.1007/s00468-019-01869-8

References

Åkerblom M., Raunonen P., Mäkipää R., Kaasalainen M. Automatic tree species recognition with quantitative structure models. *Remote Sensing of Environment*, 2017, vol. 191, pp. 1–12. DOI: 10.1016/j.rse.2016.12.002

Askari Y., Soltani A., Akhavan R., Tahmasebi Kohyani P. Assessment of root-shoot ratio biomass and carbon storage of *Quercus brantii* Lindl. in the central Zagros forests of Iran. *Journal of Forest Science*, 2017, vol. 63, pp. 282–289.

Baskerville G.L. Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass. *Canadian Journal of Forest Research*, 1972, vol. 2(1), pp. 49–53.

Cannell M.G.R. World forest biomass and primary production data. London: Academic Press, 1982. 391 p.

Cusack D.F., Karpman J., Ashdown D., Cao Q., Ciochina M., Halterman S., Lydon S., Neupane A. Global change effects on humid tropical forests: Evidence for biogeochemical and biodiversity shifts at an ecosystem scale. *Reviews of Geophysics*, 2016, vol. 54, pp. 1–88. DOI: 10.1002/2015RG000510

Díaz S., Settele J., Brondizio E.S., Ngo H.T., Agard J., Arneth A., Balvanera P., Brauman K.A., Butchart S.H.M., Chan K.M.A., Lucas A.G., Ichii K., Liu J., Subramanian S.M., Midgley G.F., Miloslavich P., Molnár Z., Obura D., Pfaff A., Polasky S., Purvis A., Razaque J., Reyers B., Chowdhury R.R., Shin Y.J., Visseren-Hamakers I., Willis K.J., Zayas C.N. Pervasive human-driven decline of life on Earth points to the need for transformative change. *Science*, 2019, vol. 366, pp. 1327.

Drexhage M., Colin F. Estimating root system biomass from breast-height diameters. *Forestry*, 2001, vol. 74(5), pp. 491–497.

Dubayah R.O., Drake J.B. Lidar remote sensing for forestry. *Journal of Forestry*, 2000, vol. 98(6), pp. 44–46.

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

Enquist B.J. Cope's Rule and the evolution of long-distance transport in vascular plants: allometric scaling, biomass partitioning and optimization. *Plant, Cell and Environment*, 2003, vol. 26, pp. 151–161.

Falster D.S., Duursma R.A., Ishihara M.I., Barneche D.R., FitzJohn R.G., Vårhammar A., Aiba M., Ando M., Anten N., Aspinwall M.J., Baltzer J.L., Baraloto C., Battaglia M., Battles J.J., Bond-Lamberty B., van Breugel M., Camac J., Claveau Y., Coll L., Dannoura M., Delagrangé S., Domec J.-C., Fatemi F., Feng W., Gargaglione V., Goto Y., Hagihara A., Hall J.S., Hamilton S., Harja D., Hiura T., Holdaway R., Hutley L.S., Ichie T., Jokela E.J., Kantola A., Kelly J.W.G., Kenzo T., King D., Kloeppe B.D., Kohyama T., Komiyama A., Laclau J.-P., Lusk C.H., Maguire D.A., le Maire G., Mäkelä A., Markesteijn L., Marshall J., McCulloh K., Miyata I., Mokany K., Mori S., Myster R.W., Nagano M., Naidu S.L., Nouvellon Y., O'Grady A.P., O'Hara K.L., Ohtsuka T., Osada N., Osunkoya O.O., Peri P.L., Petritan A.M., Poorter L., Portsmouth A., Potvin C., Ransijn J., Reid D., Ribeiro S.C., Roberts S.D., Rodríguez R., Saldaña-Acosta A., Santa-Regina I., Sasa K., Selaya N.G., Sillett S.C., Sterck F., Takagi K., Tange T., Tanouchi H., Tissue D., Umehara T., Utsugi H., Vadeboncoeur M.A., Valladares F., Vanninen P., Wang J.R., Wenk E., Williams R., Ximenes F. de Aquino, Yamaba A., Yamada T., Yamakura T., Yanai R.D., York R.A. BAAD: a Biomass And Allometry Database for woody plants. *Ecology*, 2015, vol. 96, pp. 1445–1445. DOI: 10.1890/14-1889.1

Forrester D.I., Tachauer I.H.H., Annighoefer P., Barbeito I., Pretzsch H., Ruiz-Peinado R., Stark H., Vacchiano G., Zlatanov T., Chakraborty T., Saha S., Sileshi G.W. Generalized biomass and leaf area allometric equations for European tree species incorporating stand structure, tree age and climate. *Forest Ecology and Management*, 2017, vol. 396, pp. 160–175.

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

Fu W., Wu Y. Estimation of aboveground biomass of different mangrove trees based on canopy diameter and tree height. *Procedia Environmental Sciences*, 2011, vol. 10, pp. 2189–2194.

Goodman R.C., Phillips O.L., Baker T.R. The importance of crown dimensions to improve tropical tree biomass estimates. *Ecological Applications*, 2014, vol. 24 (4), pp. 680–698. DOI: 10.1890/13-0070.1

Hu H., Li F.L., McCormack M.L., Huang L., Bao W.K. Functionally divergent growth, biomass allocation and root distribution of two xerophytic species in response to varying soil rock fragment content. *Plant and Soil*, 2021, vol. 463(1-2), pp. 1–13. <https://doi.org/10.1007/s11104-021-04906-z>

Huxley J.S., Teissier G. Terminology of relative growth. *Nature*, 1936, vol. 137, pp. 780–781.

Jucker T., Caspersen J., Chave J., Antin C., Barbier N., Bongers F., Dalponte M., van Ewijk K.Y., Forrester D.I., Heani M., Higgins S.I., Holdaway R.J., Iida Y., Lorimer C., Marshall P.M., Momo S., Moncrieff G.R., Ploton P., Poorter L., Rahman K.A., Schlund M., Sonké B., Sterck F.J., Trugman A.T., Usoltsev V.A., Vanderwel M.C., Waldner P., Wedeux B., Wirth C., Wöll H., Woods M., Xiang W., Zimmermann N., Coomes D.A. Allometric equations for integrating remote sensing imagery into forest monitoring programmes. *Global Change Biology*, 2017, vol. 23, pp. 177–190. DOI: 10.1111/gcb.13388

Kobayashi S., Kitamura M. Allometry and tree form. *Research in forest inventory, monitoring, growth and yield* / H.E. Burkhart, G.M. Bonnor, J.J. Lowe (eds.). Publication FWS-3-90. School of Forestry and Wildlife Resources, Virginia Polytechnic Institute and State University Blacksburg, Virginia 24061-0324, USA, 1990, pp. 110–116.

Kovyazin V.F., Vinogradov K.P., Kitcenko A.A., Vasilyeva E.A. Airborne laser scanning for clarification of the valuation indicators of forest stands. *Lesnoy Zhurnal [Russian Forestry Journal]*, 2020, no. 6, pp. 42–54. DOI: 10.37482/0536-1036-2020-6-42-54. (In Russ.)

Kryshstofovich A.N. Course of paleobotany. Leningrad: Gorgeonefteizdat, 1934. 414 p. (In Russ.)

Lau A., Calders K., Bartholomeus H., Martius C., Raumonon P., Herold M., Vicari M., Sukhdeo H., Singh J., Goodman R.C. Tree biomass equations from terrestrial LiDAR: a case study in Guyana. *Forests*, 2019, vol. 10, pp. 527.

Lines E.R., Zavala M.A., Purves D.W., Coomes D.A. Predictable changes in aboveground allometry of trees along gradients of temperature, aridity and competition. *Global Ecology and Biogeography*, 2012, vol. 21, pp. 1017–1028. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2011.00746.x

Liu R., Yang X., Gao R., Hou X., Huo L., Huang Z., Cornelissen J.H.C. Allometry rather than abiotic drivers explains biomass allocation among leaves, stems and roots of *Artemisia* across a large environmental gradient in China. *Journal of Ecology*, 2021, vol. 109(2), pp. 1026–1040.

Luo Y., Wang X., Ouyang Z., Lu F., Feng L., Tao J. A review of biomass equations for China's tree species. *Earth System Science Data*, 2020, vol. 12(1), pp. 21–40.

Machimura T., Fujimoto A., Hayashi K., Takagi H., Sugita S. A novel tree biomass estimation model applying the pipe model theory and adaptable to UAV-derived canopy height models. *Forests*, 2021, vol. 12, pp. 258.

Merilä J., Hendry A.P. Climate change, adaptation, and phenotypic plasticity: the problem and the evidence. *Evolutionary Applications*, 2014, vol. 7, pp. 1–14.

Næsset E., Økland T. Estimating tree height and tree crown properties using airborne scanning laser in a boreal nature reserve. *Remote Sensing of Environment*, 2002, vol. 79, pp. 105–115. DOI: 10.1016/S0034-4257(01)00243-7

Neuville R., Bates J.S., Jonard F. Estimating forest structure from UAV-mounted LiDAR point cloud using machine learning. *Remote Sensing*, 2021, vol. 13 (3), Article No 352. DOI: 10.3390/rs13030352

Ohmann L.F., Grigal D.F., Brander R.B. Biomass estimation for five shrubs from northeastern Minnesota. USDA Forest Service, North Central Forest Experiment Station. Research paper NC-133, 1976. 11 p. URL: https://www.nrs.fs.fed.us/pubs/rp/rp_nc133.pdf

Paquette A., Vayreda J., Coll L., Messier C., Retana J. Climate change could negate positive tree diversity effects on forest productivity: A study across five climate types in Spain and Canada. *Ecosystems*, 2018, vol. 21(5), pp. 960–970.

Pogrebnyak P.S. Common forestry. Moscow: Kolos, 1968. 440 p. (In Russ.)

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 (3), pp. 736–749. DOI: 10.1111/nph.13571/epdf.

Popescu S.C., Wynne R.H., Nelson R.F. Measuring individual tree crown diameter with lidar and assessing its influence on estimating forest volume and biomass. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 2003, vol. 29(5), pp. 564–577.

Rehling F., Sandner T.M., Matthies D. Biomass partitioning in response to intraspecific competition depends on nutrients and species characteristics: a study of 43 plant species. *Journal of Ecology*, 2021, vol. 109 (5), pp. 2219–2233. DOI: 10.1111/1365-2745.13635.

Reichstein M., Bahn M., Mahecha M.D., Kattge J., Baldocchi D.D. Linking plant and ecosystem functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 2014, vol. 111. 201216065.

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.

Rosen R. Optimality principles in biology. London: Butterworths, 1967. 198 p.

Rudgers J.A., Hallmark A., Baker S.R., Baur L., Hall K.M., Litvak M.E., Muldavin E.H., Pockman W.T., Whitney K.D. Sensitivity of dryland plant allometry to climate. *Functional Ecology*, 2019, vol. 33(12), pp. 1–14. DOI: 10.1111/1365-2435.13463.

Rutishauser E., Noor'an F., Laumonier Y., Halperin J., Rufi'ie, Hergoualch K., Verchot L. Generic allometric models including height best estimate forest biomass and carbon stocks in Indonesia. *Forest Ecology and Management*, 2013, vol. 307, pp. 219–225.

Schepaschenko D., Shvidenko A., Usoltsev V.A., Lakyda P., Luo Y., Vasylyshyn R., Lakyda I., Myklush Y., See L., McCallum I., Fritz S., Kraxner F., Obersteiner M.

A dataset of forest biomass structure for Eurasia. *Scientific Data*, 2017, vol. 4, Article No 170070, pp. 1–11. DOI: 10.1038/sdata.2017.70

Tautenhahn S., Migliavacca M., Kattge J. News on intra-specific trait variation, species sorting, and optimality theory for functional biogeography and beyond. *New Phytologist*, 2020, vol. 228, pp. 6–10.

Tkachenko M.E. Common forestry. Moscow; Leningrad: Goslesbumizdat, 1955. 600 p. (In Russ.)

Usoltsev V.A. Formation of the trunk in birch of seed and coppice origin in the aspect of allometric growth. *Vestnik selskokhozyaystvennoy nauki Kazakhstana*, 1976, no. 7, pp. 83–88. (In Russ.)

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

Usoltsev V.A. Single-tree biomass of forest-forming species in Eurasia: database, climate-related geography, weight tables Yekaterinburg, Ural State Forest Engineering University; Botanical Garden of Ural Branch of RAS, 2016. 336 p. URL: <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/5696>. (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. https://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/9647/2/Base1_v2_ob.pdf

Usoltsev V.A., Kolchin K.V., Voronov M.P. Dummy variables and biases of allometric models when local estimating tree biomass (on an example of *Picea* L.). *Eko-Potencial*, 2017, no. 1, pp. 22–39 URL: <http://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/6502/1/eko-17-02.pdf>

Usoltsev V.A., Shobairi O., Chasovskikh V.P. Additive allometric model of *Quercus* spp. stand biomass for Eurasia. *Ecological Questions*, 2020c, vol. 31(2), pp. 39–46. DOI: 10.12775/EQ.2020.012

Usoltsev V.A., Shobairi O., Tsepordey I.S., Ahrari A., Zhang M., Shoib A.A., Chasovskikh V.P. Are there differences in the response of natural stand and plantation biomass to changes in temperature and precipitation? A case for two-needled pines in Eurasia. *Journal of Resources and Ecology*, 2020a, vol. 11(4), pp. 331–341. DOI: 10.5814/j.issn.1674-764x.2020.04.001

Usoltsev V.A., Shobairi O., Tsepordey I.S., Chasovskikh V.P. On some differences in the response of *Picea* spp. and *Abies* spp. single-tree biomass structure to changes in temperatures and precipitation in Eurasia. *Environment and Ecology*, 2020b, vol. 38(3), pp. 300–315.

Usoltsev V.A., Shobairi S.O.R., Chasovskikh V.P. Comparing of allometric models of single-tree biomass intended for airborne laser sensing and terrestrial taxation of carbon pool in the forests of Eurasia. *Natural Resource Modeling*, 2019a, vol. 32, e12187. DOI: 10.1111/nrm.12187

Usoltsev V.A., Zukow W., Osmirko A.A., Tsepordey I.S., Chasovskikh V.P. Additive biomass models for *Quercus* spp. single-trees sensitive to temperature and precipitation in Eurasia. *Ecological Questions*, 2019c, vol. 30(4), pp. 29–40. DOI: 10.12775/EQ.2019.021.

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*, 2019b, vol. 30(2), pp. 57–67. DOI: 10.12775/EQ.2019.012

Usoltsev V.A., Tsepordey I.S. Models of the biomass of *Picea* spp. and *Abies* spp. for laser sensing: is its response to climate change species-specific? *Lesnoy Zhurnal [Russian Forestry Journal]*, 2022 (in press)].

Veyisov S., Kaplin V.G. To the method of biomass estimating in white saxaul of the Eastern Kara-Kum desert. *Problems of desert exploitation [Problemy osvoeniya pustyn']*, 1976, no. 1, pp. 60–64.

West G.B., Brown J.H., Enquist B.J. A general model for the structure and allometry of plant vascular system. *Nature*, 1999, vol. 400, pp. 664–667.

Wirth C., Schumacher J., Schulze E.-D. Generic biomass functions for Norway spruce in Central Europe – a meta-analysis approach toward prediction and uncertainty estimation. *Tree Physiology*, 2004, vol. 24, pp. 121–139.

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

Xiong F., Nie X., Yang L., Wang L., Li J., Zhou G. Biomass partitioning pattern of *Rheum tanguticum* on the Qinghai–Tibet Plateau was affected by water-related factors. *Plant Ecology*, 2021, vol. 222 (4), pp. 1–11.

Zanotelli D., Montagnani L., Manca G., Tagliavini M. Net primary productivity, allocation pattern and carbon use efficiency in an apple orchard assessed by integrating eddy covariance, biometric and continuous soil chamber measurements. *Biogeosciences*, 2013, vol. 10, pp. 3089–3108.

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.

Zheng X.-J., Wang Y.-G., Wu X., Ren W., Wu Y., Li Y., Cao X., Ma J., Zhou H. An expanded allometric model for crowns of four co-existing desert shrubs. *Trees*, 2019, vol. 33(5), pp. 1423–1433. DOI: 10.1007/s00468-019-01869-8

Материал поступил в редакцию 28.09.2021

Усольцев В.А., Цепордей И.С., Ковязин В.Ф. Биомасса бука (*Fagus L.*) и ясеня (*Fraxinus L.*) в зависимости от высоты дерева, ширины кроны и средней температуры января на территории Евразии // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2022. Вып. 238. С. 23–48. DOI: 10.21266/2079-4304.2022.238.23-48

Дистанционная регистрация таких таксационных показателей деревьев, как ширина кроны и высота дерева, получила широкое распространение при оценке биомассы деревьев. Имеется множество аллометрических моделей биомассы разных древесных пород в разных климатических условиях, но для оценки биомассы дистанционными методами они представлены единичными публикациями. В исследовании использована авторская база экспериментальных данных 249 модельных деревьев *Fagus L.* и 78 деревьев *Fraxinus L.* Евразии с замеренными показателями высоты дерева, ширины кроны, а также биомассы ствола, листвы, ветвей и корней. Для всех компонентов надземной биомассы установлена положительная связь с шириной кроны и высотой дерева. Составлены двухходовые таблицы для таксации биомассы двух древесных родов. Полученные результаты дают представление о том, насколько может различаться структура биомассы равновеликих деревьев таких пород, как бук и ясень, может ли эта структура изменяться в градиенте зимних температур Евразии и каким может быть вклад климатической переменной в объяснение изменчивости биомассы деревьев.

Ключевые слова: градиент зимней температуры, компоненты биомассы, дистанционное зондирование деревьев, аллометрические модели, регрессионный анализ.

Usoltsev V.A., Tsepordey I.S., Kovyazin V.F. Biomass of beech (*Fagus L.*) and ash (*Fraxinus L.*) depending on tree height, crown width and average January temperature in Eurasia. *Izvestia Sankt-Peterburgskoj Lesotehnicheskoy Akademii*, 2022, iss. 238, pp. 23–48 (in Russian with English summary). DOI: 10.21266/2079-4304.2022.238.23-48

Remote registration of such taxation indicators of trees as crown width and tree height has become widespread in assessing the biomass of trees. There are many allometric models of the biomass of different tree species in different climatic conditions, but for the assessment of biomass by remote methods, they are presented in single publications. The authors used the experimental data base of 249 and 78 model trees of *Fagus* spp. and *Fraxinus* spp. correspondingly with measured indicators of tree height, crown width, as well as the biomass of trunk, foliage, branches and roots. For all components of aboveground biomass, a positive relationship was established with the crown width and the tree height. Two-input tables for the taxation of the biomass of two genera are compiled. The results obtained give an idea of how much the biomass structure of equal-sized trees of such species as beech and ash can differ, whether this structure can change in the winter temperature gradient of Eurasia, and what can be the contribution of the climate variable to the explanation of the variability of tree biomass.

Key words: winter temperature gradient, biomass components, remote sensing of trees, allometric models, regression analysis

УСОЛЬЦЕВ Владимир Андреевич – заслуженный лесовод России, профессор кафедры лесоводства Института леса и природопользования 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 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

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 (Agriculture), scientist at Botanical Garden of Ural Branch of RAS.

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

КОВЯЗИН Василий Федорович – профессор Санкт-Петербургского горного университета, доктор биологических наук.

199106, 21-я линия В.О., д. 2, Санкт-Петербург, Россия. E-mail: vfkedr@mail.ru

KOVIASIN Vasily F. – DSc (Biology), Professor, Saint-Petersburg Mining University.

199106. 21 line V.O. 2. St. Petersburg. Russia. E-mail: vfkedr@mail.ru