

УДК 630*182.5

ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В СТРУКТУРЕ НАДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ ЕВРАЗИИ¹

© 2023 г. В. А. Усольцев^{a, b, *}, И. С. Цепордей^a

^aБотанический сад УрО РАН, ул. 8 Марта, д. 202а, Екатеринбург, 620144 Россия

^bУральский государственный лесотехнический университет,
ул. Сибирский тракт, д. 37, Екатеринбург, 620100 Россия

*E-mail: usoltsev50@mail.ru

Поступила в редакцию 28.02.2023 г.

После доработки 24.03.2023 г.

Принята к публикации 30.05.2023 г.

Оценка фитомассы как важнейшей характеристики лесных экосистем играет ключевую роль в мониторинге глобального углеродного цикла и оценке состояния лесов. Для того, чтобы вид достиг оптимальной продуктивности на уровне растения, должна быть обеспечена пропорциональность между функциями и фитомассой его компонентов. Теория оптимального распределения фитомасс предполагает, что растения адаптируют размеры своих органов не только к внешней среде, но и к физиологической деятельности различных тканей. Согласно названной теории установлено, что долевое участие компонента в общей фитомассе (т.е. относительная фитомасса компонента) не является постоянным: если в спелых насаждениях наибольшая доля фитомассы приходится на ствол, а наименьшая на ассимиляционный аппарат, то у сеянцев наибольшая доля фитомассы приходится не на ствол, а на ассимиляционные органы. С целью установления возраста, при котором происходит смена названных трендов, использована авторская база данных о фитомассе деревьев лесобразующих родов как совокупностей викарирующих видов Евразии. Разработаны модели изменения относительных фитомасс для четырех хвойных и четырех лиственных лесобразующих родов в связи с возрастом и величиной надземной фитомассы. Их вклады в объяснение изменчивости относительных фитомасс компонентов составили соответственно 57–60% и 40–43%. Установлено, что с возрастом положительная зависимость относительной фитомассы ствола от величины надземной фитомассы сменяется на отрицательную, а отрицательная зависимость относительной фитомассы ветвей сменяется на положительную. Отрицательная зависимость относительной массы хвои (листья) от величины надземной фитомассы к возрасту спелости нивелируется. Установлены возрасты смены положительной или отрицательной зависимости относительной фитомассы компонентов от надземной фитомассы противоположной зависимостью в исследованном возрастном диапазоне. Однако возрасты смены трендов сильно варьируют у разных родов, и необходимы дальнейшие исследования как по уточнению возрастов названной смены, так и по выяснению причин столь существенного их варьирования. Полученные результаты показали, что относительные фитомассы компонентов изменяются с возрастом и величиной фитомассы в их взаимодействии, т.е. имеет место синергизм двух факторов.

Ключевые слова: аллометрические модели, теория оптимального распределения фитомасс, доли компонентов в надземной фитомассе, зависимость относительной фитомассы от надземной фитомассы, смена знака зависимости с возрастом.

DOI: 10.31857/S0024114823060116, EDN: EHRIEL

Оценка фитомассы как важнейшей характеристики лесных экосистем играет ключевую роль в мониторинге глобального углеродного цикла и оценке состояния лесов (Zamolodchikov et al., 2005; Замолодчиков и др., 2011; Miner et al., 2014). В связи с необходимостью повышения способности лесов к депонированию углерода и достижения углеродной нейтральности в мире необходи-

мо оптимизировать схему пространственного распределения и темпорального изменения различных компонентов фитомассы в масштабе конкретных древесных видов и в конечном итоге создать адекватную модель оценки фитомассы лесов (Deng et al., 2023). Мониторинг и оценка лесной фитомассы – важная часть современных исследований лесных экосистем, которая, являясь основой для выявления закономерностей взаимодействий между лесом и компонентами окру-

¹ Работа выполнена по государственному заданию Ботанического сада УрО РАН.

жающей среды, имеет большое значение для изучения фиксации, потребления, распределения, накопления и трансформации веществ и энергии в лесных экосистемах (Fang et al., 2001; Deng et al., 2023). Повышение точности оценки лесной фитомассы имеет важное значение для моделирования углеродного бюджета лесных экосистем (Kurz et al., 1996), регистрации изменений в глобальном балансе углерода (Замолотчиков и др., 2011; Le Toan et al., 2011), прогнозирования роста лесов (Fang et al., 2014) и разработки стратегий устойчивого ведения лесного хозяйства (van Breugel et al., 2011; Deng et al., 2023).

Органы растения выполняют несколько специфических функций. Листья обеспечивают продуктами фотосинтеза, стволы и ветви создают благоприятную световую среду для листьев и транспортируют воду и элементы питания, а корни обеспечивают дерево водой и питательными веществами и скрепляют его с почвогрунтом. Для того чтобы вид достиг оптимальной продуктивности на уровне всего растения, должна быть обеспечена определенная пропорциональность между этими функциями, поскольку все они необходимы для роста и репродукции. Эта пропорциональность зависит в том числе от относительного количества фитомассы в упомянутых органах (Poorter et al., 2012).

Существует известное вертикальное распределение фитомассы дерева по различным органам (компонентам, фракциям) (Вомперский, Уткин, 1986; Усольцев, 2013). Деревья распределяют фитомассу между различными органами в ответ на ограничение ресурсов, и их физиологическая активность определяется эволюционной стратегией, помогающей им адаптироваться к различным условиям местопроизрастания (Potkay et al., 2021; Deng et al., 2023). В этой связи распределение фитомассы в компонентах деревьев оказывает значительное влияние на их продуктивность, определяя ее пространственное распределение и накопление углерода в лесных сообществах (Agathokleous et al., 2019; Deng et al., 2023). Теория оптимального распределения масс (theory of optimal mass partitioning) предполагает, что фитомасса распределяется в приоритетном порядке на строительство органов растения, ответственных за потребление наиболее ограниченного ресурса (Thornley, 1972; Bloom et al., 1985; McCarthy, Enquist, 2007; Poorter et al., 2012, 2015; Delerue et al., 2022). Это приводит к более высокой массовой доле побегов и листьев в затененных лесных средах и более высокой доле корней в средах с ограниченным количеством питательных веществ или воды (Tateno et al., 2004; McCarthy, Enquist, 2007; Poorter et al., 2012; Delerue et al., 2022).

Таким образом, четкое понимание структуры распределения и изменения фитомассы в различ-

ных органах имеет важное значение для построения адекватных моделей оценки лесной фитомассы (Poorter et al., 2012; Комаров и др., 2017; Deng et al., 2023). В настоящее время выполнен ряд исследований пространственного распределения лесной фитомассы на местном, региональном, международном и глобальном уровнях (Brown et al., 1999; Mitchard et al., 2013; Pan et al., 2013; Poorter et al., 2015; Verkerk et al., 2019). Установлено, что распределение фитомассы в различных компонентах зависит от видовой принадлежности (Усольцев, 2016), возраста и размера растения (Dolezal et al., 2021), густоты древостоя (Усольцев и др., 1979; Усольцев, 1987), степени освещенности (Lu et al., 2018), количества осадков (Lie et al., 2018), эдафических условий (Усольцев, 1985; Wang et al., 2022; Deng et al., 2023), географического положения (Усольцев, 2016) и климатических изменений (Lapenis et al., 2005). Отношение массы листьев к общей фитомассе определяет «порог смертности», ниже которого дерево погибает, и чем крупнее дерево, тем ниже пороговое значение (Комаров и др., 2007, 2015). Однако имеющиеся результаты авторов фрагментарны, не связаны в единую систему, и причины, обуславливающие подобную фрагментарность, остаются плохо изученными (Deng et al., 2023).

В связи с изложенным представляют интерес две концептуальные закономерности изменения долевого участия компонентов в фитомассе дерева: (1) в связи с возрастом деревьев и (2) в связи с изменением их размера.

В отношении закономерности (1) было установлено, что у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), ели европейской (*Picea abies* (L.) H. Karst.) и пихты китайской (*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook) с увеличением как возраста, так и высоты деревьев, доля массы стволов в общей или надземной фитомассе увеличивается, а доля массы хвои и ветвей снижается (Hu et al., 2020; Deng et al., 2023). Совместное влияние возраста и размера дерева на доленое участие компонентов фитомассы не исследовалось.

Закономерность (2) связана с теорией оптимального распределения масс, которая является краеугольным камнем некоторых теорий в области экологии и эволюции растений (Grime, 1979; Tilman, 1988). Согласно теории оптимального распределения масс, растения адаптируют размеры своих органов не только к внешней среде, но и к физиологической деятельности различных тканей, изменяющейся с увеличением размера и возраста растений (Poorter et al., 2015). На обширном эмпирическом материале в количестве около 11 тыс. определений 1200 видов сосудистых растений установлено, что аллометрическая связь того или иного компонента фитомассы с общей фитомассой сосудистых растений не является посто-

янной. Соответственно, не является постоянным долевое участие компонента в общей фитомассе, а связано оно как с величиной общей фитомассы растения, так и с возрастом: эта связь положительная для относительной массы ствола и отрицательная для относительной массы ассимиляционных органов и корней (Poorter et al., 2012, 2015; Dolezal et al., 2021). Совместное влияние возраста и размера дерева на долевое участие компонентов фитомассы не исследовалось.

Таким образом, согласно двум вышеупомянутым концептуальным закономерностям изменения относительной доли компонентов в общей фитомассе растений исследуемые связи анализировались либо с возрастом, либо с размером (фитомассой) дерева, тесно коррелирующими между собой. Поскольку коэффициент корреляции варьировал от 0.80 (Deng et al., 2023) до 0.97 (Hu et al., 2020), названные две независимые переменные не были ортогональными (Налимов, 1971), и при подобных схемах планирования эксперимента построить устойчивую модель распределения фитомасс компонентов одновременно в связи с возрастом и величиной общей фитомассы невозможно (Ott, 1993).

Исходя из теории оптимального распределения масс, Х. Поортер с соавт. (Poorter et al., 2015) высказали предположение, что соотношение масс листовой, ствола и корней стабильно лишь для раннего онтогенеза, но по мере увеличения возраста протекают его непрерывные изменения: доля массы ствола возрастает, а доля массы листовой и корней снижается. Если в соответствии с теорией оптимального распределения масс (Poorter et al., 2012, 2015) и принципом максимальной экологической полезности (Суховольский, 1996, 1997; Суховольский, Иванова, 2013) в спелых насаждениях наибольшая доля фитомассы приходится на ствол, а наименьшая — на ассимиляционный аппарат (Poorter et al., 2015; Комаров и др., 2017), то у сеянцев порядок иной, а именно наибольшая доля фитомассы приходится не на ствол, а на хвою (Стаканов, 1990; Фрейберг и др., 1998; Якимов и др., 2004; Воробьев, Хамитов, 2015; Острошенко и др., 2015; Мухортов, Антропова, 2019; Мамаев, Жемкова, 2019; Оплетаев и др., 2021). Это означает, что на каком-то возрастном этапе происходит смена порядка ранжирования компонентов фитомассы. А.С. Комаров с соавт. (2017) полагают, что установление возраста, при котором происходит смена названных ранжирований, является приоритетным направлением дальнейших исследований в плане развития теории оптимального распределения фитомасс.

Постановка цели исследования. Переменные, включаемые в регрессионную модель в качестве объясняющих варьирование отклика (зависимой переменной), не могут быть независимыми, т.к.

их ортогональность может обеспечиваться только в рукотворных (технических) экспериментах. Парадокс в том, что, согласно основному (теоретическому) требованию к регрессионной модели, объясняющие переменные (факторы) не должны быть коррелированы, в противном случае модель неустойчива. Но природа не признает ортогональности, в ней все факторы взаимосвязаны. Поэтому разработчику экспериментальной модели приходится проходить “по лезвию ножа” между обеспечением минимальной мультиколлинеарности и получением исходного массива данных в рамках приемлемых затрат времени и средств. Минимальная мультиколлинеарность может быть обеспечена корректным качественным (содержательным) анализом исходных с целью их структуризации, необходимости проведения которого уделяли большое внимание В.В. Налимов (1971), Е.М. Четыркин (1977) и И.Я. Лица (1980). А поскольку строгих алгоритмов содержательного анализа не существует, то получается, что моделированию нельзя научить, и поэтому математическое моделирование — это искусство применения логики и математики (Налимов, 1971; Мак-Лоун, 1979), а не просто умение запускать стандартную программу. Поэтому экспериментатору приходится переходить “с гладкой дороги нереальных предположений, произвольных критериев и абстрактных результатов ...на каменистый путь реальных проблем” (Налимов, 1971, с. 68). По мнению Е.М. Четыркина (1977), если подчиняться всем формальным требованиям, предъявляемым к регрессионному анализу, то от применения “большинства его методов придется отказаться и довольствоваться достаточно скудным инструментарием” (с. 11).

Наличие авторской базы данных о фитомассе деревьев Евразии (Usoltsev, 2020) позволило на основе содержательного анализа сформировать матрицу исходных данных в соответствии с принципом планирования пассивного эксперимента (Налимов, 1971), позволяющим обеспечить если не полную ортогональность действующих факторов, то максимально приблизить исходную схему к ортогональности. Согласно нашей схеме пассивного эксперимента, для основных лесообразующих видов подобраны возрастные градиенты относительных масс компонентов. В этих возрастных градиентах для каждой возрастной группы подобраны градиенты относительных масс, сопряженных с изменением фитомассы (и размера) деревьев. Подобная псевдо-ортогональная матрица распределения относительных масс компонентов как по возрасту дерева, так и по величине фитомассы дает возможность проанализировать влияние на относительную фитомассу не только возраста и величины фитомассы в отдельности, но и их совместного эффекта.

Поскольку данных о фитомассе корней в 6–10 раз меньше, чем данных о компонентах надзем-

Таблица 1. Характеристика исходных данных о 5914 модельных деревьях

№	Род (подрод)	Виды	Число наблюдений	Диапазоны исходных значений анализируемых показателей				
				A	P_f	P_b	P_s	P_a
1	<i>Pinus</i> L.	<i>P. sylvestris</i> L., <i>P. massoniana</i> Lamb., <i>P. kesiya</i> R. ex. G., <i>P. densiflora</i> S. et Z., <i>P. thunbergii</i> Parl.	1718	4–430	0.002–62.2	0.001–256	0.02–1781	0.04–2045
2	<i>Picea</i> L.	<i>P. abies</i> (L.) Karst., <i>P. obovata</i> L., <i>P. schrenkiana</i> F. et M., <i>P. jezoensis</i> S. et Z.	1014	10–250	0.02–305	0.02–662	0.03–4122	0.08–5089
3	<i>Abies</i> Mill.	<i>A. sibirica</i> L., <i>A. alba</i> Mill., <i>A. nephrolepis</i> Maxim., <i>A. holophylla</i> Maxim., <i>A. sachalinensis</i> Mast., <i>A. veitchii</i> Lindl.	383	9–227	0.02–100	0.07–235	0.14–2133	0.22–2468
4	<i>Larix</i> Mill.	<i>L. decidua</i> Mill., <i>L. cajanderi</i> Mayr., <i>L. leptolepis</i> Gord.,	162	9–424	0.04–23.4	0.1–142	0.4–1204	0.7–1338
5	<i>Betula</i> L.	<i>B. alba</i> L., <i>B. platyphylla</i> Suk., <i>B. costata</i> Trautv., <i>B. dahurica</i> Pall.	1495	4–195	0.004–23.3	0.01–228	0.02–740	0.03–950
6	<i>Populus</i> L.	<i>P. tremula</i> L., <i>P. nigra</i> L., <i>P. davidiana</i> Dode	426	6–103	0.01–18.0	0.01–347	0.06–525	0.1–830
7	<i>Tilia</i> L.	<i>T. cordata</i> Mill., <i>T. amurensis</i> Rupr., <i>T. mandshurica</i> Rupr. & Maxim., <i>T. parvifolia</i> Ehrh.	395	10–141	0.01–14.1	0.04–113	0.23–532	0.28–572
8	<i>Fagus</i> L.	<i>F. sylvatica</i> L., <i>F. crenata</i> Blume	321	8–233	0.008–87.9	0.01–1637	0.07–3442	0.09–4741

* Примечание. A — возраст дерева, лет; P_f , P_b , P_s , P_a — фитомасса соответственно листы (хвои), ветвей, ствола и надземная в абсолютно сухом состоянии, кг.

ной фитомассы (Usoltsev, 2020), анализ связей относительных масс компонентов с общей фитомассой дерева, включающей массу корней, сильно ограничил бы объем исходных данных и, соответственно, — диапазоны варьирования как возраста, так и фитомассы деревьев. Это затруднило бы или исключило возможность построения устойчивой модели зависимости относительных масс от возраста и фитомассы деревьев (Усольцев, 2004). Поэтому наш анализ выполнен в связи с надземной, а не общей фитомассой. С целью получения более широких диапазонов независимых переменных и, следовательно, — более устойчивых взаимосвязей наш анализ выполнен не на уровне видов, а на уровне родов как совокупностей викарирующих видов в их евразийских ареалах.

Таким образом, целью нашего исследования было:

— разработать модели изменения долевого участия стволов, ветвей и ассимилирующих органов в надземной фитомассе деревьев (далее — относительных фитомасс) лесообразующих родов Евразии

в связи с возрастом и величиной надземной фитомассы в их взаимодействии;

— установить возраст, при котором происходит смена той или иной зависимости относительной фитомассы компонента от величины надземной фитомассы на противоположную у исследуемых древесных родов;

— оценить вклад возраста и величины надземной фитомассы в объяснение изменчивости относительных фитомасс.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Из упомянутой авторской базы данных о фитомассе деревьев Евразии (Usoltsev, 2020) было взято 5914 модельных деревьев, характеристика которых дана в табл. 1.

Инициаторы теории адаптивного распределения масс (Poorter et al., 2015) анализировали три вида зависимости относительных фитомасс (P_f/P_t , P_s/P_t и P_r/P_t) от общей массы растения (P_t) в двойных логарифмических координатах, а именно отношения массы хвои к общей (P_f/P_t)

($R^2 = 0.78$), отношения массы ствола к общей (P_s/P_a) ($R^2 = 0.87$) и отношения массы корней к общей (P_r/P_a) ($R^2 = 0.21$). По причине вышеоцененных обстоятельств мы отказались от использования показателя общей фитомассы в пользу надземной (P_a), и в нашем исследовании выполнен анализ относительных фитомасс P_f/P_a , P_b/P_a и P_s/P_a в зависимости от надземной массы растения (P_a). Выше было высказано предположение (Poorter et al., 2015), что соотношение масс листы, ствола и корней стабильно лишь для раннего онтогенеза, но по мере увеличения возраста протекают его непрерывные изменения: доля массы ствола возрастает, а доля массы листы и корней снижается. Поэтому зависимости относительных фитомасс от надземной фитомассы мы дополнили переменной возраста дерева (в соответствии с выполненным содержательным анализом).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На основании данных табл. 1 рассчитаны регрессионные модели, имеющие общий вид:

$$\ln(P_i/P_a) = a_0 + a_1 \ln A + a_2 \ln P_a + a_3 (\ln A)(\ln P_a), \quad (1)$$

где P_i — фитомасса i -го компонента (соответственно P_f , P_b и P_s); $(\ln A)(\ln P_a)$ — комбинированная независимая переменная (Мауринь и др., 1977), учитывающая совместный эффект возраста дерева и величины его надземной фитомассы. Необходимо отметить, что математическая корректность исследования относительных фитомасс подвергалась критике, поскольку фитомасса того или иного компонента (фракции) присутствует как в числителе, так и (как составляющая) в знаменателе (Müller et al., 2000). Тем не менее концепция адаптивного распределения масс биологически ясна и хорошо обоснована в теории роста растений (Evans, 1972; Garnier, 1991; Poorter et al., 2012, 2015; Dolezal et al., 2021).

Характеристика полученных расчетом моделей дана в табл. 2. Свободный член моделей скорректирован на логарифмическую трансформацию (Baskerville, 1972).

Как было показано в контексте теории оптимального распределения масс (Poorter et al., 2012, 2015; Dolezal et al., 2021), связи относительных фитомасс ствола (P_s/P_a) и ассимиляционных органов (P_f/P_a) с величиной фитомассы имеют противоположные знаки. Согласно полученным результатам (табл. 2), регрессионные коэффициенты a_1 , a_2 и a_3 при независимых переменных моделей (1) для ствола, с одной стороны, и для листы (хвои) и ветвей — с другой, имеют противоположные знаки. Это означает, что связи относительных фитомасс ствола (P_s/P_a) и компонентов кроны (P_f/P_a) и

(P_b/P_a) с надземной фитомассой (P_a) имеют противоположный характер. В 3D-интерпретации они представляют в координатах “относительная фитомасса—возраст—надземная фитомасса” “зеркально-противоположные” пропеллерообразные поверхности, подобные тем, что ранее были нами показаны для распределений надземной и подземной фитомассы древостоев в координатах “фитомасса—температура—осадки” (Усольцев, Цепордей, 2022).

Наличие пропеллерообразного характера названных зависимостей определяется статистически значимым уровнем комбинированной переменной $(\ln A)(\ln P_a)$. В наших моделях (1) коэффициент a_3 при переменной $(\ln A)(\ln P_a)$ значим на уровне вероятности $p < 0.001$. Исключение составили значения t -критерия коэффициента a_3 относительных масс листы (хвои) и ветвей для лиственницы (*Larix*), липы (*Tilia*) и бука (*Fagus*), достоверные на уровне вероятности $p < 0.05$. Регрессионные коэффициенты a_1 при переменной $(\ln A)$ и a_2 при переменной $(\ln P_a)$ также оказались значимы на уровне вероятности $p < 0.001$. Исключение составили значения t -критерия коэффициента a_2 для относительной фитомассы листы липы и ветвей осины (*Populus*), достоверные на уровне вероятности $p < 0.01$, а также для относительной фитомассы ветвей сосны и бука, значимые на уровне вероятности $p < 0.05$.

Несмотря на достаточно высокий уровень значимости большинства регрессионных коэффициентов моделей (1), по данным табл. 2 можно видеть, что значения коэффициентов детерминации для некоторых относительных фитомасс довольно низки. В целом способность независимых переменных модели (1) объяснять изменчивость относительных фитомасс существенно ниже, чем способность таксационных показателей деревьев объяснять изменчивость абсолютных значений фитомассы. Например, для массы хвои, ветвей и стволов в степных сосняках коэффициенты детерминации составили в разных типах леса соответственно 0.90–0.94, 0.92–0.97 и 0.95–0.99 (Усольцев, 1985). Был сделан вывод: “чем ниже парная связь между показателями массы фракций, тем в большей мере отношения этих показателей определяются эколого-ценотическими, онтогенетическими и другими характеристиками деревьев” (Усольцев, 1985, с. 109). Поскольку нет статистических критериев недостаточности или достаточности той или иной величины коэффициента детерминации, мы считаем, что статистическая значимость абсолютного большинства коэффициентов регрессии на уровне вероятности $p < 0.001$ дает достаточную надежду на воспроизводимость наших моделей. Известно, что если две независимые переменные тесно коррелированы, то одна из них отсеивается в процессе расчета, и в конечную модель входят

Таблица 2. Характеристика моделей (1)

Зависимая переменная	Регрессионные коэффициенты моделей				$adjR^{2*}$	SE^*
	a_0	a_1	a_2	a_3		
<i>Pinus</i>						
$\ln(P_f/P_a)$	0.2366	−0.7484	−0.2012	0.0329	0.555	0.49
$\ln(P_b/P_a)$	−0.5763	−0.5765	−0.0665	0.0479	0.118	0.51
$\ln(P_s/P_a)$	−0.7780	0.1645	0.0629	−0.0178	0.312	0.10
<i>Picea</i>						
$\ln(P_f/P_a)$	0.8887	−0.6227	−0.3194	0.0467	0.631	0.39
$\ln(P_b/P_a)$	−0.2552	−0.2740	−0.3148	0.0425	0.321	0.53
$\ln(P_s/P_a)$	−2.2530	0.4354	0.3136	−0.0658	0.649	0.17
<i>Abies</i>						
$\ln(P_f/P_a)$	1.3563	−0.7345	−0.4351	0.0747	0.667	0.36
$\ln(P_b/P_a)$	−0.4554	−0.2745	−0.3953	0.0709	0.267	0.38
$\ln(P_s/P_a)$	−2.0346	0.3690	0.3351	−0.0683	0.639	0.15
<i>Larix</i>						
$\ln(P_f/P_a)$	0.2662	−0.5699	−0.5399	0.0631	0.587	0.49
$\ln(P_b/P_a)$	0.3919	−0.3993	−0.3741	0.0523	0.415	0.40
$\ln(P_s/P_a)$	−1.3684	0.2201	0.2116	−0.0370	0.527	0.13
<i>Betula</i>						
$\ln(P_f/P_a)$	−1.2360	−0.4404	−0.3356	0.0487	0.379	0.58
$\ln(P_b/P_a)$	−0.9159	−0.4141	−0.2417	0.0872	0.649	0.46
$\ln(P_s/P_a)$	−0.6497	0.1422	0.1002	−0.0292	0.224	0.09
<i>Populus</i>						
$\ln(P_f/P_a)$	0.8526	−1.3072	−0.3666	0.1138	0.603	0.44
$\ln(P_b/P_a)$	1.0473	−1.1452	−0.1828	0.1162	0.267	0.42
$\ln(P_s/P_a)$	−0.9380	0.2587	0.0575	−0.0263	0.374	0.08
<i>Tilia</i>						
$\ln(P_f/P_a)$	−1.3422	−0.5888	−0.3728	0.0792	0.172	0.57
$\ln(P_b/P_a)$	3.0672	−1.4927	−0.8320	0.2448	0.218	0.60
$\ln(P_s/P_a)$	−1.8338	0.4624	0.3104	−0.0846	0.472	0.11
<i>Fagus</i>						
$\ln(P_f/P_a)$	−0.7523	−0.6171	−0.3018	0.0393	0.684	0.40
$\ln(P_b/P_a)$	−0.6561	−0.3566	−0.1541	0.0522	0.040	0.49
$\ln(P_s/P_a)$	−0.6404	0.1169	0.0676	−0.0180	0.105	0.11

* Примечание. $adjR^2$ — коэффициент детерминации, скорректированный на число переменных; SE — стандартная ошибка модели.

лишь переменные, коэффициенты регрессии которых статистически значимы. Различие коэффициентов детерминации между родами и в пределах рода между относительными фитомассами объясняется разной структурой и разным уровнем влияния неучтенных в моделях факторов, но никак не разным уровнем мультиколлинеарности независимых переменных.

Представление 3D-моделей (1) по всем компонентам и родам довольно громоздко, и мы огра-

ничиваемся геометрической интерпретацией зависимости каждой из относительных фитомасс от возраста и величины надземной фитомассы на примере берез (*Betula*) (рис. 1).

На рис. 1 видно, что возраст, при котором происходит смена трендов относительных фитомасс компонентов, разнесен по возрастному градиенту, т.е. у каждого компонента есть свой возраст смены названных трендов: по относительной фитомассе листвы — в диапазоне от 100 до 120 лет

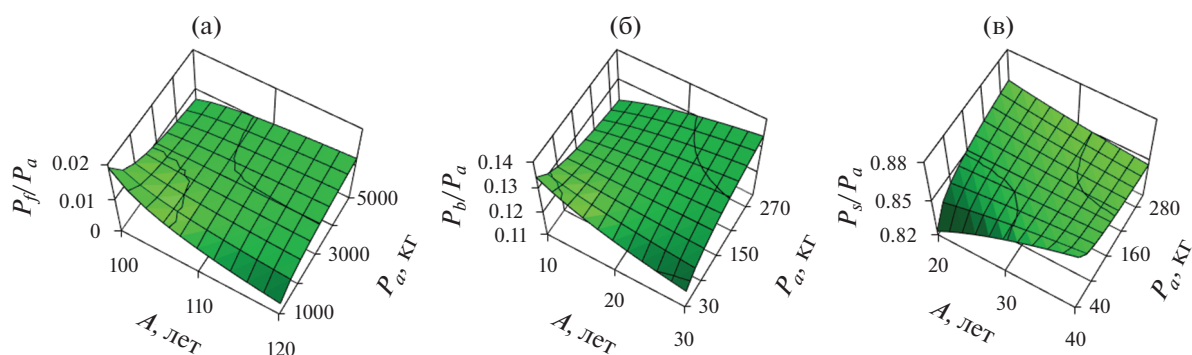


Рис. 1. Расчетные изменения относительных фитомасс *Betula L.* в связи с возрастом и величиной надземной фитомассы.

(рис. 1а), по ветвям — в диапазоне от 10 до 30 лет (рис. 1б) и по стволу — в диапазоне от 20 до 40 лет (рис. 1в). Если в начале каждого из названных возрастных диапазонов происходит снижение относительных масс листьев и ветвей по мере увеличения надземной фитомассы дерева, то в его конце закономерность меняется на обратную, и происходит увеличение относительных масс по мере увеличения надземной фитомассы. Упомянутая выше зеркальность относительных масс кроны и ствола видна при сопоставлении рис. 1а, 1б и рис. 1в: сказанное выше о смене трендов относительных масс кроны повторяется для относительных масс ствола, но с обратным знаком.

Когда мы смотрим на рис. 1а, 1б вдоль градиента возрастов по оси абсцисс, то видим на предельных значениях возраста две оптимальные ситуации. Одна соответствует наименьшему значению фитомассы и наименьшему значению возраста, соответственно 0.02 для (P_b/P_a) и 0.134 для (P_s/P_a); вторая соответствует наибольшему значению фитомассы и наибольшему значению возраста, соответственно 0.01 для (P_b/P_a) и 0.13 для (P_s/P_a). На противоположных концах пропеллерообразных поверхностей мы видим две pessимальные ситуации. Аналогичная картина наблюдается для относительной массы ствола, но с обратным знаком (рис. 1в).

Сравнительный визуальный анализ зависимости относительных фитомасс от величины надземной фитомассы для всех родов мы выполняем при предельных значениях возраста деревьев, а именно при возрастах 4–5 и 100–300 лет (рис. 2). Мы видим, что роды сильно различаются по величине каждой из относительных фитомасс, но в то же время можно наблюдать, как положительная связь относительной фитомассы ствола в возрасте 4–5 лет сменяется отрицательной связью к возрасту 100–300 лет (рис. 2). Для относительной фитомассы ветвей закономерность носит противоположный характер: отрицательная связь с надземной фитомассой в молодом возрасте сменяется положительной связью в спелом. Связь

относительной фитомассы листьев (хвои) с величиной надземной фитомассы в молодом возрасте повторяет аналогичную закономерность для относительной массы ветвей. Однако к возрасту 100–300 лет она “не успевает” смениться на противоположную закономерность, и можно предположить, что именно в этом предельном возрасте может происходить смена отрицательного тренда на положительный.

Модели (1) далее были протабулированы по задаваемым значениям возраста и надземной фитомассы, и из полученной таблицы для каждого рода и каждого компонента взяты значения возраста, при котором происходит смена положительного тренда отрицательным для относительной массы ствола и смена отрицательных трендов положительными для относительных масс листьев (хвои) и ветвей. Результаты сведены в табл. 3.

Очевидно, что возрасты смены названных трендов довольно сильно варьируют у разных родов: по показателю относительной массы ветвей — от 4 до 120 лет и по показателю относительной массы ствола — от 10 до 135 лет. По показателю относи-

Таблица 3. Возрасты смены положительных зависимостей относительных масс стволов от надземной фитомассы отрицательными и отрицательных зависимостей относительных масс листьев (хвои) и ветвей положительными

Род (вид)	P_b/P_a	P_s/P_a	P_l/P_a
<i>Pinus</i>	110	4	35
<i>Picea</i>	100	120	115
<i>Abies</i>	100	120	130
<i>Larix</i>	120	120	135
<i>Betula</i>	110	15	30
<i>Populus</i>	25	5	10
<i>Tilia</i>	100	30	40
<i>Fagus</i>	100	20	45
$M \pm \sigma$	95.6 ± 29.5	54.3 ± 55.1	67.5 ± 50.4

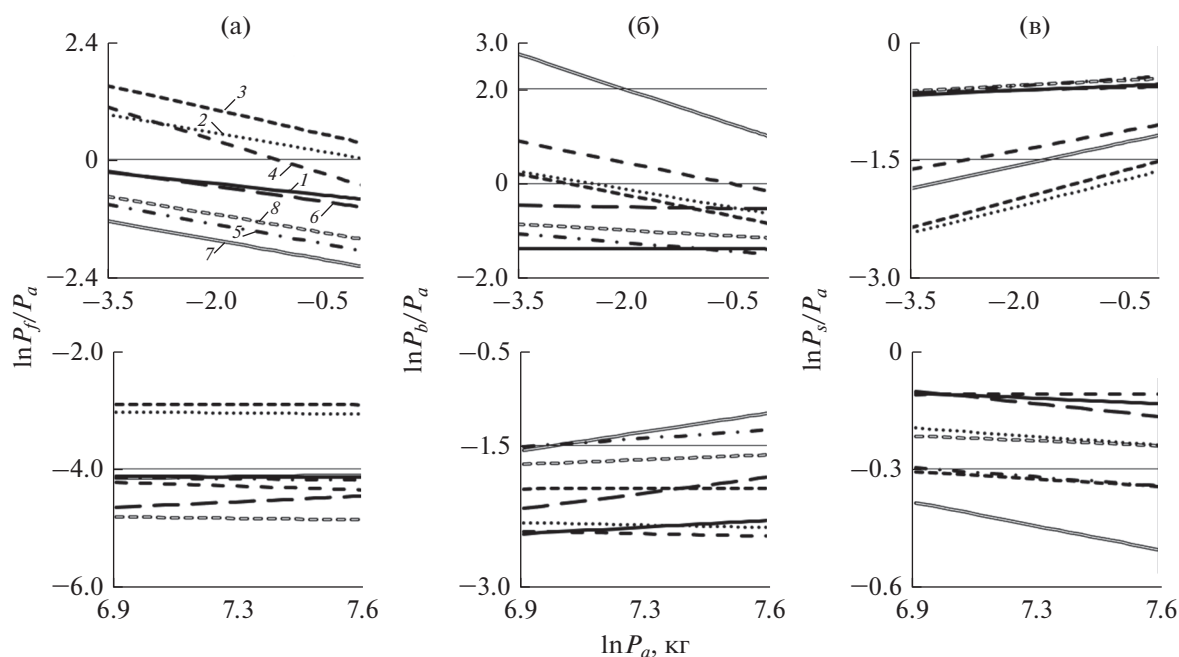


Рис. 2. Зависимости относительных массы хвои (листья) (а), ветвей (б) и ствола (в) от величины надземной фитомассы в возрасте 4–5 (вверху) и 100–300 лет (внизу) для восьми лесообразующих родов Евразии. 1 – *Pinus*; 2 – *Picea*; 3 – *Abies*; 4 – *Larix*; 5 – *Betula*; 6 – *Populus*; 7 – *Tilia*; 8 – *Fagus*.

тельной массы листьев (хвои) возраст смены трендов ограничивается 100–120 годами у всех родов, за исключением осины. По причине столь значительных различий родов по величине возраста смены трендов средние для всех родов возрасты оказываются статистически незначимыми.

Таким образом, установлены возрасты смены положительной связи относительной фитомассы стволов с надземной фитомассой отрицательной связью в исследованном возрастном диапазоне и возрасты смены отрицательной связи относительных массы хвои (листья) и ветвей с надземной фитомассой положительной связью. Однако названные возрасты сильно варьируют у разных родов, и необходимы дальнейшие исследования как по уточнению возрастов смены трендов, так и по выяснению причин столь существенного их варьирования.

Анализ вкладов независимых переменных в объяснение изменчивости зависимых переменных показал, что различия названных вкладов в объяснение изменчивости относительных фитомасс ассимиляционного аппарата и стволов между хвойными и лиственными невелики. Несколько большие различия хвойных и лиственных по названным вкладам установлены в объяснение изменчивости доли ветвей. В целом вклады возраста и величины надземной фитомассы в объяснение изменчивости относительных фитомасс компонентов составили соответственно 57–60 и 40–43% (табл. 4).

ВЫВОДЫ

1. На основе авторской базы данных о фитомассе деревьев лесообразующих родов Евразии разработаны модели изменения долевого участия стволов, ветвей и ассимилирующих органов в надземной фитомассе деревьев (относительных фитомасс) для четырех хвойных и четырех лиственных лесообразующих родов Евразии в связи с возрастом и величиной надземной фитомассы в их взаимодействии. Высокий уровень значимости большинства регрессионных коэффициентов моделей позволяет надеяться на воспроизводимость полученных закономерностей, несмотря на в основном низкие значения коэффициентов детерминации. Это подтверждается также всеобщим характером моделей для всех родов.

2. Для учета совместного влияния возраста и величины надземной фитомассы на относительные фитомассы компонентов в аллометрическую модель введена комбинированная переменная как произведение возраста и величины надземной фитомассы в логарифмической трансформации. Вследствие высокого уровня статистической значимости комбинированной переменной геометрическая интерпретация модели показала наличие для каждого рода пропеллерообразных 3D-поверхностей в координатах “относительная фитомасса–возраст–надземная фитомасса”, и эти поверхности для относительных фитомасс хвои (листья) и ветвей, с одной стороны, и стволов – с другой, зеркально противоположны. Это означа-

Таблица 4. Вклады независимых переменных в объяснение изменчивости зависимой переменной, %

Зависимые переменные	Хвойные		Лиственные	
	Независимые переменные			
	$\ln A$	$\ln P_a$	$\ln A$	$\ln P_a$
	<i>Pinus</i>		<i>Betula</i>	
$\ln(P_f/P_a)$	71.4	28.6	51.5	48.5
$\ln(P_b/P_a)$	77.0	23.0	55.3	44.7
$\ln(P_s/P_a)$	63.0	37.0	52.6	47.4
	<i>Picea</i>		<i>Populus</i>	
$\ln(P_f/P_a)$	61.4	38.6	66.3	33.7
$\ln(P_b/P_a)$	45.0	55.0	72.9	27.1
$\ln(P_s/P_a)$	53.6	46.4	69.0	31.0
	<i>Abies</i>		<i>Tilia</i>	
$\ln(P_f/P_a)$	57.7	42.3	56.5	43.5
$\ln(P_b/P_a)$	41.3	58.7	57.9	42.1
$\ln(P_s/P_a)$	49.3	50.7	54.6	45.4
	<i>Larix</i>		<i>Fagus</i>	
$\ln(P_f/P_a)$	56.0	44.0	59.6	40.4
$\ln(P_b/P_a)$	55.8	44.2	59.7	40.3
$\ln(P_s/P_a)$	55.0	45.0	55.5	44.5
	Итого по хвойным		Итого по лиственным	
$\ln(P_f/P_a)$	61.6 ± 6.9	38.4 ± 6.9	58.5 ± 6.2	41.5 ± 6.2
$\ln(P_b/P_a)$	54.8 ± 16.0	45.2 ± 16.0	61.5 ± 7.8	38.6 ± 7.8
$\ln(P_s/P_a)$	55.2 ± 5.7	44.8 ± 5.7	57.9 ± 7.5	42.1 ± 7.5
	Всего			
$\ln(P_f/P_a)$	60.1 ± 6.3	40.0 ± 6.3	—	—
$\ln(P_b/P_a)$	58.1 ± 12.2	41.9 ± 12.2	—	—
$\ln(P_s/P_a)$	56.6 ± 6.3	43.4 ± 6.3	—	—

ет, что с возрастом положительная зависимость относительной фитомассы ствола от величины надземной фитомассы сменяется на отрицательную, а отрицательная зависимость относительной фитомассы ветвей сменяется на положительную. Отрицательная зависимость относительной массы хвои (листвы) от величины надземной фитомассы к возрасту спелости становится незначимой, т.е. названная связь нивелируется.

3. Установлены возрасты смены положительной связи относительной фитомассы стволов с надземной фитомассой отрицательной связью в исследованном возрастном диапазоне и возрасты смены отрицательной связи относительных массы хвои (листвы) и ветвей с надземной фитомассой положительной связью. Однако названные возрасты сильно варьируют у разных родов, и необходимы дальнейшие исследования как по уточнению возрастов смены трендов, так и по выяснению причин столь существенного их

варьирования. Одной из причин может быть отсутствие в исходных материалах данных о фитомассе семянцев.

4. Вклады возраста и величины надземной фитомассы в объяснение изменчивости относительных фитомасс компонентов составили соответственно 57–60 и 40–43%.

5. Согласно теории адаптивного распределения масс, растения регулируют относительные значения компонентов их фитомассы в соответствии с экзо- и эндогенными факторами, опосредованными аллометрическими связями фитомасс либо с возрастом, либо с размером (фитомассой) растения. Полученные результаты показали, что относительные фитомассы изменяются с возрастом и фитомассой дерева одновременно, причем возраст и фитомасса дерева влияют на соотношение (распределение) относительных фитомасс во взаимодействии, что означает наличие синергизма факторов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вомперский С.Э., Уткин А.И. Вертикально-фракционное распределение фитомассы в лесах. М.: Наука, 1986. 262 с.
- Воробьев В.Н., Хамитов Р.С. Влияние состояния филотаксиса на показатели роста семян кедров сибирского // Вестник ИРГСХА. 2015. № 69. С. 46–52.
- Замолотчиков Д.Г., Грабовский В.И., Краев Г.Н. Динамика бюджета углерода лесов России за два последних десятилетия // Лесоведение. 2011. № 6. С. 16–28.
- Комаров А.С., Гинжун Л.К., Шанин В.Н., Быховец С.С., Бобкова К.С., Кузнецов М.А., Манов А.В., Осипов А.Ф. Особенности распределения биомассы бореальных видов деревьев по фракциям // Известия РАН. Серия биологическая. 2017. № 6. С. 76–84.
- Комаров А.С., Чертов О.Г., Быховец С.С., Припутина И.В., Шанин В.Н., Видягина Е.О., Лебедев В.Г., Шестибратов К.А. Воздействие осинового плантации с коротким оборотом рубки на биологический круговорот углерода и азота в лесах бореальной зоны: модельный эксперимент // Математическая биология и биоинформатика. 2015. Т. 10. № 2. С. 398–415.
- Комаров А.С., Чертов О.Г., Надпорожская А.С., Припутина И.В. Моделирование динамики органического вещества в лесных экосистемах. М.: Наука, 2007. 380 с.
- Лиена И.Я. Динамика древесных запасов: прогнозирование и экология. Рига: Зинатне, 1980. 170 с.
- Мак-Лоун Р.Р. Математическое моделирование — искусство применения математики // Математическое моделирование. М.: Мир, 1979. С. 9–20.
- Мамаев А.А., Жемкова Е.С. Влияние субстратов на рост семян сосны горной с закрытой корневой системой в Ботаническом саду-институте ПГТУ // Международный журнал гуманитарных и естественных наук. 2019. № 1. С. 112–114.
- Мауринь А.М., Лиена И.Я., Дрике А.Я., Поспелова Г.Е. Прогнозирование плодородия древесных растений // Оптимизация использования и воспроизводства лесов СССР. М.: Наука, 1977. С. 50–53.
- Мухоморов Д.И., Антропова А.В. Рост и развитие семян сосны обыкновенной в контейнерах при использовании субстратов различной плотности сложения // Лесные экосистемы в условиях изменения климата: биологическая продуктивность и дистанционный мониторинг. 2019. № 5. С. 42–53.
- Налимов В.В. Теория эксперимента. М.: Наука, 1971. 208 с.
- Оплетаев А.С., Залесов С.В., Башегуров К.А., Осипенко А.Е., Жигулин Е.В. Влияние способа полива на рост и фитомассу семян лиственницы Сукачева (*Larix Sukaczewii* Dyl.) // Международный научно-исследовательский журнал. 2021. № 11 (113). Ч. 1. С. 160–165.
- Острошенко В.В., Острошенко Л.Ю., Острошенко В.Ю. Влияние корневой подкормки стимуляторами роста одно-двулетних семян пихты почкочешуйной на их дальнейший рост // Вестник КрасГАУ. 2015. № 10. С. 160–167.
- Стаканов В.Д. Распределение органического вещества в различных частях деревьев сосны обыкновенной // Лесоведение. 1990. № 4. С. 25–32.
- Суховольский В.Г. Распределение фитомассы деревьев по фракциям и оценка биопродуктивности деревьев и насаждений // Лесоведение. 1996. № 1. С. 30–40.
- Суховольский В.Г. Свободная конкуренция фракций дерева за ресурсы и аллометрические соотношения // Журнал общей биологии. 1997. Т. 58. № 5. С. 80–88.
- Суховольский В.Г., Иванова Ю.Д. Оценка чистой первичной продукции лесных насаждений с использованием модели распределения фитомассы по фракциям // Лесоведение. 2013. № 5. С. 20–28.
- Усольцев В.А. Вертикально-фракционная структура фитомассы деревьев. Исследование закономерностей. Екатеринбург: УГЛТУ, 2013. 603 с. <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/2771>
- Усольцев В.А. Моделирование структуры и динамики фитомассы древостоев. Красноярск: Изд-во Красноярского ун-та, 1985. 191 с. <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3353>
- Усольцев В.А. О применении регрессионного анализа в лесоводственных задачах // Лесная таксация и лесоустройство. 2004. № 1 (33). С. 49–55.
- Усольцев В.А. Ресурсы надземной фитомассы березы при густоте, отличающейся от густоты нормальных древостоев // Нормативы для таксации лесов Казахстана. Книга 2. Ч. 1. Алма-Ата: Кайнар, 1987. С. 139–142.
- 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. <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/5696>
- Усольцев В.А., Макаренко А.А., Аткин А.С. Закономерности формирования надземной фитомассы сосны в Северном Казахстане в связи с густотой // Лесоведение. 1979. № 5. С. 3–12.
- Усольцев В.А., Цепордей И.С. Отношение подземной биомассы к надземной лесобразующих видов Евразии в градиентах температур и осадков // Биосфера. 2022. Т. 14. № 3. С. 158–179.
- Фрейберг И.А., Ермакова М.В., Стеценко С.К. Модификации морфологии и фитомассы семян сосны обыкновенной под влиянием пестицидов // Леса Урала и хозяйство в них. Екатеринбург, 1998. № 20. С. 166–170.
- Четыркин Е.М. Статистические методы прогнозирования. М.: Статистика, 1977. 200 с.
- Якимов Н.И., Поплавская Л.Ф., Сероглазова Л.М. Влияние состава субстрата на рост и развитие семян сосны с закрытой корневой системой // Труды Белорусского государственного технологического университета. Серия 1. Лесное хозяйство. 2004. Вып. 12. С. 189–192.
- Agathokleous E., Belz R., Kitao M., Koike T., Calabrese E. Does the root to shoot ratio show a hormetic response to stress? An ecological and environmental perspective // Journal of Forestry Research. 2019. V. 30. № 5. P. 1569–1580.
- Baskerville G.L. Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass // Canadian Journal of Forest Research. 1972. V. 2. P. 49–53.
- Bloom A.J., Chapin F.S., Mooney H.A. Resource limitations in plants — an economic analogy // Annual Review of Ecology and Systematics. 1985. V. 16. № 1. P. 363–392.
- Brown S.L., Schroeder P., Kern J.S. Spatial distribution of biomass in forests of the eastern USA // Forest Ecology and Management. 1999. V. 123. № 1. P. 81–90.

- Delerue F., Scattolin M., Atteia O., Cohen G.J.V., Franceschi M., Mench M.* Biomass partitioning of plants under soil pollution stress // *Communications Biology*. 2022. V. 5. № 1. Article 365. <https://doi.org/10.1038/s42003-022-03307-x>
- Deng C., Ma F., Xu X., Zhu B., Tao J., Li Q.* Allocation patterns and temporal dynamics of Chinese fir biomass in Hunan Province, China // *Forests*. 2023. V. 14. Article 286. <https://doi.org/10.3390/f14020286>
- Dolezal J., Jandova V., Macek M., Liancourt P.* Contrasting biomass allocation responses across ontogeny and stress gradients reveal plant adaptations to drought and cold // *Functional Ecology*. 2021. V. 35. № 1. P. 32–42.
- Evans G.C.* The quantitative analysis of plant growth. Oxford, UK: Blackwell Scientific Publications, 1972. 734 p.
- Fang J., Chen A., Peng C., Zhao S., Ci L.* Changes in forest biomass carbon storage in China between 1949 and 1998 // *Science*. 2001. V. 292. P. 2320–2322.
- Fang J., Guo Z., Hu H., Kato T., Muraoka H., Son Y.* Forest biomass carbon sinks in East Asia, with special reference to the relative contributions of forest expansion and forest growth // *Global Change Biology*. 2014. V. 20. P. 2019–2030.
- Garnier E.* Resource capture, biomass allocation and growth in herbaceous plants // *Trends in Ecology and Evolution*. 1991. V. 6. P. 126–131.
- Grime J.P.* Plant strategies and vegetation processes. John Wiley & Sons, New York, 1979. 222 p.
- Hu M., Lehtonen A., Minunno F., Makela A.* Age effect on tree structure and biomass allocation in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) // *Annals of Forest Science*. 2020. V. 77. Article 90.
- Kurz W.A., Beukema S.J., Apps M.J.* Estimation of root biomass and dynamics for the carbon budget model of the Canadian forest sector // *Canadian Journal of Forest Research*. 1996. V. 26. № 11. P. 1973–1979.
- Lapenis A., Shvidenko A., Schepaschenko D., Nilsson S., Aiyer A.* Acclimation of Russian forests to recent changes in climate // *Global Change Biology*. 2005. V. 11. P. 1–13.
- Le Toan T., Quegan S., Davidson M., Balzter H., Paillou P., Papathanassiou K., Plummer S., Rocca F., Saatchi S., Shugart H., Ulander L.* The biomass mission: Mapping global forest biomass to better understand the terrestrial carbon cycle // *Remote Sensing of Environment*. 2011. V. 115. P. 2850–2860.
- Lu D., Wang G., Yan Q., Gao T., Zhu J.* Effects of gap size and within-gap position on seedling growth and biomass allocation: Is the gap partitioning hypothesis applicable to the temperate secondary forest ecosystems in Northeast China? // *Forest Ecology and Management*. 2018. V. 429. P. 351–362.
- Lie Z., Xue L., Jacobs D.* Allocation of forest biomass across broad precipitation gradients in China's forests // *Scientific Reports*. 2018. V. 8. Article 10536.
- Mccarthy M.C., Enquist B.J.* Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation // *Functional Ecology*. 2007. V. 21. P. 713–720.
- Miner R., Abt R., Bowyer J., Buford M., Malmsheimer R., O'Laughlin J., Oneil E., Sedjo R., Skog K.* Forest carbon accounting considerations in US bioenergy policy // *Journal of Forestry*. 2014. V. 112. P. 591–606.
- Mitchard E.T., Saatchi S.S., Baccini A., Asner G.P., Goetz S.J., Harris N.L., Brown S.* Uncertainty in the spatial distribution of tropical forest biomass: A comparison of pan-tropical maps // *Carbon Balance and Management*. 2013. V. 8. Article 10.
- Müller I., Schmid B., Weiner J.* The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants // *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 2000. V. 3. № 2. P. 115–127.
- Ott R.L.* An introduction to statistical methods and data analysis. Duxbury press, California, 1993. 132 p.
- Pan Y., Birdsey R., Phillips O., Jackson R.* The structure, distribution, and biomass of the world's forests // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2013. V. 44. № 1. P. 593–622.
- Poorter H., Niklas K.J., Reich P.B., Oleksyn J., Poot P., Mommer L.* Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control // *New Phytologist*. 2012. V. 193. № 1. P. 30–50.
- Poorter H., Jagodzinski A., Ruiz-Peinado R., Kuyah S., Luo Y., Oleksyn J., Usoltsev V., Buckley T., Reich P., Sack L.* How does biomass distribution change with size and differ among species? An analysis for 1200 plant species from five continents // *New Phytologist*. 2015. V. 208. № 3. P. 736–749.
- Potkay A., Trugman A., Wang Y., Venturas M., Anderegg W., Mattos C., Fan Y.* Coupled whole-tree optimality and xylem hydraulics explain dynamic biomass partitioning // *New Phytologist*. 2021. V. 230. № 6. P. 2226–2245.
- Tateno R., Hishi T., Takeda H.* Above- and belowground biomass and net primary production in a cool-temperate deciduous forest in relation to topographical changes in soil nitrogen // *Forest Ecology and Management*. 2004. V. 193. № 3. P. 297–306.
- Thornley J.H.M.* A balanced quantitative model for root: shoot ratios in vegetative plants // *Annals of Botany*. 1972. V. 36. № 2. P. 431–441.
- Tilman D.* Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA, 1988. 360 p.
- 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. <https://elar.usfeu.ru/handle/123456789/9647>
- Van Breugel M., Ransijn J., Craven D., Bongers F., Hall J.* Estimating carbon stock in secondary forests: Decisions and uncertainties associated with allometric biomass models // *Forest Ecology and Management*. 2011. V. 262. № 8. P. 1648–1657.
- Verkerk P., Fitzgerald J., Datta P., Dees M., Hengeveld G., Lindner M., Zudin S.* Spatial distribution of the potential forest biomass availability in Europe // *Forest Ecosystems*. 2019. V. 6. Article 5.
- Wang X., Huang X., Wang Y., Yu P., Guo J.* Impacts of site conditions and stand structure on the biomass allocation of single trees in larch plantations of Liupan Mountains of Northwest China // *Forests*. 2022. V. 13. № 2. Article 177.
- Zamolodchikov D.G., Utkin A.I., Korovin G.N., Chestnykh O.V.* Dynamics of carbon pools and fluxes in Russia's forest lands // *Russian Journal of Ecology*. 2005. V. 36. № 5. P. 291–301. <https://doi.org/10.1007/s11184-005-0076-0>

Age-Related Changes in the Ratios of the Components of Aboveground Phytomass of Forest-Forming Species of Eurasia

V. A. Usoltsev^{1, 2, *} and I. S. Tsepordey¹

¹Botanical Garden, Ural Branch of RAS, 8 Marta Str., 202a, Yekaterinburg, 620144 Russia

²Ural State Forest Engineering University, Sibirskiy Trakt, 37, Yekaterinburg, 620100 Russia

*E-mail: Usoltsev50@mail.ru

The assessment of phytomass, as the most important characteristic of forest ecosystems, plays a key role in monitoring the global carbon cycle and assessing the state of forests. In order for the species to achieve optimal productivity at the plant level, some proportionality between the functions and phytomass of its components must be ensured. The theory of optimal phytomass partitioning suggests that plants adapt the size of their organs not only to the external environment, but also to the physiological activity of various tissues. According to this theory, it has been established that the share of the component in the total phytomass (i.e., the relative phytomass of the component) is not constant: if in mature trees the largest share of phytomass falls on the stem and the smallest on the assimilation apparatus, then in seedlings the largest share of phytomass falls not on the stem, but on the assimilation organs. In order to establish the age at which the aforementioned trends change, the author's database on the phytomass of trees belonging to the forest-forming genera of Eurasia was used. Models of changes in relative phytomasses for four coniferous and four deciduous forest-forming genera have been developed in relation to the age and the aboveground phytomass. Their contributions to the explanation of the variability of relative phytomass components amounted to 57–60 and 40–43%, respectively. It is established that with age the positive dependence of the relative phytomass of the stem upon the aboveground phytomass is replaced by a negative one, and the negative dependence of the relative phytomass of the branches is replaced by a positive one. The negative dependence of the relative foliage mass upon the aboveground phytomass by the age of maturity is leveled. The ages of the change of the positive or negative dependence of the relative phytomass of the components upon the aboveground phytomass by the opposite dependence in the studied age range have been established. However, the ages of the change of these rankings vary greatly in different genera, and further research is needed both to clarify the ages of the named shift and to clarify the reasons for such a significant variation. The obtained results showed that the relative phytomasses of the components change with age and phytomass in their interaction, i.e. there is a synergy of factors.

Keywords: allometric models, the theory of optimal mass distribution, the proportion of components in the aboveground phytomass, dependence of relative phytomass upon aboveground phytomass, change of the sign of the dependence with age.

Acknowledgements: The study has been carried out in accordance with the State contract with the UB RAS Botanical Garden.

REFERENCES

- Agathokleous E., Belz R., Kitao M., Koike T., Calabrese E., Does the root to shoot ratio show a hormetic response to stress? An ecological and environmental perspective, *Journal of Forestry Research*, 2019, Vol. 30, No. 5, pp. 1569–1580.
- Baskerville G.L., Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass, *Canadian Journal of Forest Research*, 1972, Vol. 2, pp. 49–53.
- Bloom A.J., Chapin F.S., Mooney H.A., Resource limitations in plants – an economic analogy, *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1985, Vol. 16, No. 1, pp. 363–392.
- Brown S.L., Schroeder P., Kern J.S., Spatial distribution of biomass in forests of the eastern USA, *Forest Ecology and Management*, 1999, Vol. 123, No. 1, pp. 81–90.
- Chetyrkin E.M., *Statisticheskie metody prognozirovaniya* (Statistical forecasting methods), Moscow: Statistika, 1977, 200 p.
- Delerue F., Scattolin M., Atteia O., Cohen G.J.V., Franceschi M., Mench M., Biomass partitioning of plants under soil pollution stress, *Communications Biology*, 2022, Vol. 5, No. 1, Article 365. <https://doi.org/10.1038/s42003-022-03307-x>
- Deng C., Ma F., Xu X., Zhu B., Tao J., Li Q., Allocation patterns and temporal dynamics of Chinese fir biomass in Hunan Province, China, *Forests*, 2023, Vol. 14, Article 286. DOI: <https://doi.org/10.3390/f14020286>
- Dolezal J., Jandova V., Macek M., Liancourt P., Contrasting biomass allocation responses across ontogeny and stress gradients reveal plant adaptations to drought and cold, *Functional Ecology*, 2021, Vol. 35, No. 1, pp. 32–42.
- Evans G.C., *The quantitative analysis of plant growth*, Oxford, UK: Blackwell Scientific Publications, 1972. 734 p.
- Fang J., Chen A., Peng C., Zhao S., Ci L., Changes in forest biomass carbon storage in China between 1949 and 1998, *Science*, 2001, Vol. 292, pp. 2320–2322.
- Fang J., Guo Z., Hu H., Kato T., Muraoka H., Son Y., Forest biomass carbon sinks in East Asia, with special reference to the relative contributions of forest expansion and forest growth, *Global Change Biology*, 2014, Vol. 20, pp. 2019–2030.
- Freiberg I.A., Ermakova M.V., Stetsenko S.K., Modifikatsii morfologii i fitomassy seyantsev sosny obyknovЕННОй pod vliyaniem pestitsidov (Modifications of the morphology

- and phytomass of Scots pine seedlings under the influence of pesticides), *Lesnaya Urala i khozyaistvo v nikh*, 1998, Ekaterinburg, No. 20, pp. 166–170.
- Garnier E., Resource capture, biomass allocation and growth in herbaceous plants, *Trends in Ecology and Evolution*, 1991, Vol. 6, pp. 126–131.
- Grime J.P., *Plant strategies and vegetation processes*, John Wiley & Sons, New York, 1979. 222 p.
- Hu M., Lehtonen A., Minunno F., Makela A., Age effect on tree structure and biomass allocation in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.), *Annals of Forest Science*, 2020, Vol. 77, Article 90.
- Komarov A.S., Chertov O.G., Bykhovets S.S., Pripulina I.V., Shanin V.N., Vidyagina E.O., Lebedev V.G., Shestibratov K.A., Vozdeistvie osinovykh plantatsii s korotkim oborotom rubki na biologicheskii krugovorot ugleroda i azota v lesakh boreal'noi zony: model'nyi eksperiment (Effects of the Aspen Short-Rotation Plantation on the C and N Biological Cycles in Boreal Forests: The Model Experiment), *Matematicheskaya biologiya i bioinformatika*, 2015, Vol. 10, pp. 398–415.
- Komarov A.S., Chertov O.G., Nadporozhskaya A.S., Pripulina I.V., *Modelirovanie dinamiki organicheskogo veshchestva v lesnykh ekosistemakh*. (Modeling the dynamics of organic matter in forest ecosystems), Moscow: Nauka, 2007, 380 p.
- Komarov A.S., Ginzul L.K., Shanin V.N., Bykhovets S.S., Bobkova K.S., Kuznetsov M.A., Manov A.V., Osipov A.F., Osobennosti raspredeleniya biomassy boreal'nykh vidov derev'ev po fraktsiyam (The specific features of biomass distribution among compartments for boreal tree species), *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya*, 2017, No. 6, pp. 76–84.
- Kurz W.A., Beukema S.J., Apps M.J., Estimation of root biomass and dynamics for the carbon budget model of the Canadian forest sector, *Canadian Journal of Forest Research*, 1996, Vol. 26, No. 11, pp. 1973–1979.
- Lapenis A., Shvidenko A., Schepaschenko D., Nilsson S., Ayyer A., Acclimation of Russian forests to recent changes in climate, *Global Change Biology*, 2005, Vol. 11, pp. 1–13.
- Le Toan T., Quegan S., Davidson M., Balzer H., Paillou P., Papathanassiou K., Plummer S., Rocca F., Saatchi S., Shugart H., Ulander L., The biomass mission: Mapping global forest biomass to better understand the terrestrial carbon cycle, *Remote Sensing of Environment*, 2011, Vol. 115, pp. 2850–2860.
- Lie Z., Xue L., Jacobs D., Allocation of forest biomass across broad precipitation gradients in China's forests, *Scientific Reports*, 2018, Vol. 8, Article 10536.
- Liepa I.Y., *Dinamika drevesnykh zapasov: prognozirovanie i ekologiya* (Dynamics of wood stocks: forecasting and ecology), Riga: Zinatne, 1980, 170 p.
- Lu D., Wang G., Yan Q., Gao T., Zhu J., Effects of gap size and within-gap position on seedling growth and biomass allocation: Is the gap partitioning hypothesis applicable to the temperate secondary forest ecosystems in Northeast China?, *Forest Ecology and Management*, 2018, Vol. 429, pp. 351–362.
- Mak-Loun R.R., *Matematicheskoe modelirovanie – iskusstvo primeneniya matematiki* (Mathematical modeling – the art of applying mathematics), In: *Matematicheskoe modelirovanie* (Mathematical modeling), Moscow: Mir, 1979, pp. 9–20.
- Mamaev A.A., Zhemkova E.S., Vliyaniye substratov na rost seyantssev sosny gornoj s zakrytoi kornevoi sistemoi v Botanicheskom sadu-institute PGU (The influence of substrates on the growth of container seedlings of mountain pine in Botanical Garden Institute of Volga state university of technology), *Mezhdunarodnyi zhurnal gumanitarnykh i estestvennykh nauk*, 2019, No. 1, pp. 112–114.
- Maurin' A.M., Liepa I.Y., Drike A.Y., Pospelova G.E., Prognozirovanie plodonosheniya drevesnykh rastenii (Forecasting the fruiting of woody plants), In: *Optimizatsiya ispol'zovaniya i vosproizvodstva lesov SSSR* (Optimization of the use and reproduction of forests in the USSR), Moscow: Nauka, 1977, pp. 50–53.
- Mccarthy M.C., Enquist B.J., Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation, *Functional Ecology*, 2007, Vol. 21, pp. 713–720.
- Miner R., Abt R., Bowyer J., Buford M., Malmsheimer R., O'Laughlin J., Oneil E., Sedjo R., Skog K., Forest carbon accounting considerations in US bioenergy policy, *Journal of Forestry*, 2014, Vol. 112, pp. 591–606.
- Mitchard E.T., Saatchi S.S., Baccini A., Asner G.P., Goetz S.J., Harris N.L., Brown S., Uncertainty in the spatial distribution of tropical forest biomass: A comparison of pan-tropical maps, *Carbon Balance and Management*, 2013, Vol. 8, Article 10.
- Mukhortov D.I., Antropova A.V., Rost i razvitie seyantssev sosny obyknovЕННОj v konteynerakh pri ispol'zovanii substratov razlichnoi plotnosti slozheniya (Growth and development of the containerized seedlings of Scots pine using the substrates of various bulk density), *Lesnye ekosistemy v usloviyakh izmeneniya klimata: biologicheskaya produktivnost' i distantsionnyi monitoring*, 2019, No. 5, pp. 42–53.
- Müller I., Schmid B., Weiner J., The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants, *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2000, Vol. 3, No. 2, pp. 115–127.
- Nalimov V.V., *Teoriya eksperimenta* (Theory of experiment), Moscow: Nauka, 1971, 208 p.
- Opletaev A.S., Zalesov S.V., Bashegurov K.A., Osipenko A.E., Zhigulin, E.V., Vliyaniye sposoba poliva na rost i fitomassu seyantssev listvennitsy Sukacheva (*Larix sukaczewii* Dyl.) (The effect of the irrigation method on growth and phytomass of the Sukachev's larch seedlings (*Larix sukaczewii* Dyl.)), *Mezhdunarodnyi nauchno-issledovatel'skii zhurnal*, 2021, No. 11 (113), Part 1, pp. 160–165.
- Ostroschenko V.V., Ostroschenko L.Y., Ostroschenko V.Y., Vliyaniye kornevoi podkormki stimulyatorami rosta odnodvuletnikh seyantssev pikhty pochkocheshuinol na ikh dal'neishii rost (The influence of the root additional fertilizing by the growth stimulants of the annual-biennial Khingam fir seedlings on their following growth), *Vestnik KrasGAU*, 2015, No. 10, pp. 160–167.
- Ott R.L., *An introduction to statistical methods and data analysis*, Duxbury press, California, 1993. 132 p.
- Pan Y., Birdsey R., Phillips O., Jackson R., The structure, distribution, and biomass of the world's forests, *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2013, Vol. 44, No. 1, pp. 593–622.
- Poorter H., Jagodzinski A., Ruiz-Peinado R., Kuyah S., Luo Y., Oleksyn J., Usoltsev V., Buckley T., Reich P., Sack L., How does biomass distribution change with size and differ

- among species? An analysis for 1200 plant species from five continents, *New Phytologist*, 2015, Vol. 208, No. 3, pp. 736–749.
- Poorter H., Niklas K.J., Reich P.B., Oleksyn J., Poot P., Mommer L., Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control, *New Phytologist*, 2012, Vol. 193, No. 1, pp. 30–50.
- Potkay A., Trugman A., Wang Y., Venturas M., Anderegg W., Mattos C., Fan Y., Coupled whole-tree optimality and xylem hydraulics explain dynamic biomass partitioning, *New Phytologist*, 2021, Vol. 230, No. 6, pp. 2226–2245.
- Soukhovolsky V.G., Ivanova J.D., Estimation of forest-stand net primary productivity using fraction phytomass distribution model, *Contemporary Problems of Ecology*, 2013, Vol. 6, No. 7, pp. 700–707.
- Stakanov V.D., Raspreделение organicheskogo veshchestva v razlichnykh chastyakh derev'ev sosny obyknovennoi (Distribution of organic matter in different parts of Scotch pine trees), *Lesovedenie*, 1990, No. 4, pp. 25–32.
- Sukhovol'skii V.G., Raspreделение fitomassy derev'ev po fraktsiyam i otsenka bioproduktivnosti derev'ev i nasazhdenii (Distribution of tree phytomass by fractions and assessment of bioproduktivnosty of trees and forest stands), *Lesovedenie*, 1996, No. 1, pp. 30–40.
- Sukhovol'skii V.G., Svobodnaya konkurentsia fraktsii derva za resursy i allometricheskie sootnosheniya (Free competition of tree fractions for resources and allometric ratios), *Zhurnal obshchei biologii*, 1997, Vol. 58, No. 5, pp. 80–88.
- Tateno R., Hishi T., Takeda H., Above- and belowground biomass and net primary production in a cool-temperate deciduous forest in relation to topographical changes in soil nitrogen, *Forest Ecology and Management*, 2004, Vol. 193, No. 3, pp. 297–306.
- Thornley J.H.M., A balanced quantitative model for root: shoot ratios in vegetative plants, *Annals of Botany*, 1972, Vol. 36, No. 2, pp. 431–441.
- Tilman D., Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA, 1988. 360 p.
- Usol'tsev V.A., *Fitomassa model'nykh derev'ev lesobrazuyushchikh porod Evrazii: baza dannykh, klimaticheskii obuslovlennaya geografiya, taksatsionnye normativy* (Single-tree biomass of forest-forming species in Eurasia: database, climate-related geography, mensuration standards), Ekaterinburg: Ural gos. lesotekhn. un-t, 2016, 336 p., available at: <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/5696>
- Usol'tsev V.A., Makarenko A.A., Atkin A.S., Zakonomernosti formirovaniya nadzemnoi fitomassy sosny v Severnom Kazakhstane v svyazi s gustotoi (Regularities of formation of aboveground pinephytomass in Northern Kazakhstan due to density), *Lesovedenie*, 1979, No. 5, pp. 3–12.
- Usol'tsev V.A., *Modelirovanie struktury i dinamiki fitomassy drevostoev* (Modeling the structure and dynamics of forests phytomass), Krasnoyarsk: Izd-vo Krasnoyarskogo un-ta, 1985, 191 p., available at: <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3353>
- Usol'tsev V.A., O primenении regressionnogo analiza v lesovodstvennykh zadachakh (On the application of regression analysis in forestry problems), *Lesnaya taksatsiya i lesoustroistvo*, 2004, No. 1 (33), pp. 49–55.
- Usol'tsev V.A., Resursy nadzemnoi fitomassy berezy pri gustote, otlichayushcheysya ot gustoty normal'nykh drevostoev (Resources of the above-ground phytomass of birch at a density different from the density of normal stands), In: *Normativy dlya taksatsii lesov Kazakhstana* (Regulatory standards for taxation of forests in Kazakhstan), Alma-Ata: Kainar, 1987, Book 2, Part 1, pp. 139–142.
- Usoltsev V.A., Single-tree biomass data for remote sensing and ground measuring of Eurasian forests: digital version. The second edition, enlarged, Ekaterinburg: Ural State Forest Engineering University; Botanical Garden of Ural Branch of RAS, 2020, available at: <https://elar.usfeu.ru/handle/123456789/9647>
- Usol'tsev V.A., Tsepordei I.S., Otnoshenie podzemnoi biomassy k nadzemnoi lesobrazuyushchikh vidov Evrazii v gradientakh temperatur i osadkov (Root to shoot biomass ratios of forest-forming species along temperature and precipitation gradients in Eurasia), *Biosfera*, 2022, Vol. 14, No. 3, pp. 158–179.
- Usol'tsev V.A., *Vertikal'no-fraktsionnaya struktura fitomassy derev'ev. Issledovanie zakonomernostei* (Structure of tree biomass-height profiles: studying a system of regularities), Yekaterinburg: Izd-vo UGLTU, 2013, 602 p., available at: <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/2771>
- Van Breugel M., Ransijn J., Craven D., Bongers F., Hall J., Estimating carbon stock in secondary forests: Decisions and uncertainties associated with allometric biomass models, *Forest Ecology and Management*, 2011, Vol. 262, No. 8, pp. 1648–1657.
- Verkerk P., Fitzgerald J., Datta P., Dees M., Hengeveld G., Lindner M., Zudin S., Spatial distribution of the potential forest biomass availability in Europe, *Forest Ecosystems*, 2019, Vol. 6, Article 5.
- Vomperskii S.E., Utkin A.I., *Vertikal'no-fraktsionnoe raspredelenie fitomassy v lesakh* (Phytomass distribution across vertical fractions in forests), Moscow: Nauka, 1986, 261 p.
- Vorob'ev V.N., Khamitov R.S., Vliyaniye sostoyaniya fil-lotaksisa na pokazateli rosta seyantsev kedra sibirskogo (The influence of the phyllotaxis state on the growth rates of Siberian cedar seedlings), *Vestnik IRGSKhA*, 2015, No. 69, pp. 46–52.
- Wang X., Huang X., Wang Y., Yu P., Guo J., Impacts of site conditions and stand structure on the biomass allocation of single trees in larch plantations of Liupan Mountains of Northwest China, *Forests*, 2022, Vol. 13, No. 2, Article 177.
- Yakimov N.I., Poplavskaya L.F., Seroglazova L.M., Vliyaniye sostava substrata na rost i razvitie seyantsev sosny s zakrytoi kornevoi sistemoi (Influence of substrate composition on the growth and development of pine seedlings with a closed root system), *Trudy Belorusskogo gosudarstvennogo tekhnologicheskogo universiteta. Seriya 1. Lesnoe khozyaistvo*, 2004, Vol. 12, pp. 189–192.
- Zamolodchikov D.G., Grabovskii V.I., Kraev G.N., A twenty year retrospective on the forest carbon dynamics in Russia, *Contemporary Problems of Ecology*, 2011, Vol. 4, No. 7, pp. 706–715.
- Zamolodchikov D.G., Utkin A.I., Korovin G.N., Chestnykh O.V., Dynamics of carbon pools and fluxes in Russia's forest lands, *Russian Journal of Ecology*, 2005, Vol. 36, No. 5, pp. 291–301.
<https://doi.org/10.1007/s11184-005-0076-0>