

ИЗМЕНЕНИЕ ВЫСОТЫ ДЕРЕВЬЕВ И ДРЕВОСТОЕВ НЕКОТОРЫХ ХВОЙНЫХ И ЛИСТВЕННЫХ ВИДОВ В КЛИМАТИЧЕСКИХ ГРАДИЕНТАХ ЕВРАЗИИ*

И. С. Цепордей

Ботанический сад Уральского отделения РАН
Российская Федерация, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 марта, 202а
Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б. Н. Ельцина
Российская Федерация, 620002, г. Екатеринбург, ул. Мира, 19
E-mail: ivan.tsepordey@yandex.ru, <http://orcid.org/0000-0002-4747-5017>

Высокие темпы роста в высоту позволяют деревьям физически доминировать над другими формами растений в соответствующих условиях среды. Однако варьирование вертикальных компонентов структуры леса и их причины остаются мало изученными. Высота дерева отражает стратегию получения углерод депонирующего эффекта за счет улавливания света, в то время как диаметр ствола тесно связан с механической устойчивостью и водопроводящей способностью. Связанные друг с другом высота дерева и диаметр ствола определяют стратегию роста древесных видов в соответствии с наличием наземных и подземных ресурсов их жизнеобеспечения. Обычно надземная биомасса оценивается с помощью эмпирических уравнений, включающих в качестве независимой переменной диаметр ствола на высоте груди, и при отсутствии данных о высоте дерева возникают смещения оценок. Для подобных случаев разрабатываются вспомогательные аллометрические модели, описывающие зависимость высоты дерева от диаметра ствола и варьирующие в связи с влиянием климатических режимов местности. Цель нашего исследования – проанализировать изменение высоты деревьев и древостоев некоторых хвойных и лиственных видов в климатических градиентах Евразии. Построенные модели адекватны на уровне $p < 0,001$. На примере изменений высот деревьев и древостоев подтверждено действие принципа лимитирующего фактора Либиха–Шелфорда в трансконтинентальных климатических градиентах. Результаты могут быть полезны при оценке биомассы деревьев и древостоев с использованием их таксационных показателей в связи с изменением климата.

Ключевые слова: высота деревьев и древостоев, *Pinus L.*, *Picea L.*, *Betula L.*, *Populus L.*, аллометрические модели, принцип лимитирующего фактора.

Conifers of the boreal area. 2024, Vol. XLII, No. 2, P. 45–52

THE CHANGE IN TREE AND STAND HEIGHT OF SOME CONIFEROUS AND DECIDUOUS SPECIES IN THE CLIMATIC GRADIENTS OF EURASIA

I. S. Tsepordey

Botanical Garden, Ural Branch of RAS
202a, 8 Marta Str., Yekaterinburg, 620144, Russian Federation
Ural Federal University named after the first President of Russia B. N. Yeltsin
19, Mira Str., Yekaterinburg, 620002, Russian Federation
E-mail: ivan.tsepordey@yandex.ru, <http://orcid.org/0000-0002-4747-5017>

High growth rates in height allow trees to dominate physically other plant forms in appropriate environmental conditions. However, the variation of the vertical components of the forest structure and their causes remain poorly understood. The height of the tree reflects the strategy of obtaining a carbon-depositing effect by trapping light, while the diameter of the stem is closely related to mechanical stability and plumbing ability. The interconnected tree height and stem diameter determine the growth strategy of tree species in accordance with the availability of terrestrial and underground resources for their life support. Usually, aboveground biomass is estimated using empirical equations that include the diameter of the stem at breast height as an independent variable, and in the absence of tree height data, estimates are biased. For such cases, auxiliary allometric models are being developed that describe the dependence of the tree height upon the stem diameter and vary due to the influence of climatic conditions of the area. The purpose of our study is to analyze changes in the height of trees and stands of some coniferous and deciduous species in the

* Финансирование: Работа выполнена в рамках Госзадания FEUZ-2024-0011 (*Financing: The work was carried out within the framework of the State Task FEUZ-2024-0011*).

Благодарности: Автор благодарит проф. Усольцева В.А. за участие в подготовке работы (*Acknowledgements: The author thanks Prof. Usoltsev V.A. for participation in the preparation of the work*).

climatic gradients of Eurasia. The constructed models are adequate at the level of $p < 0.001$. Using the example of changes in the heights of trees and stands, the effect of the Liebig-Shelford limiting factor in transcontinental climatic gradients is confirmed. The results can be useful when assessing the biomass of trees and stands using their taxation indicators in relation to climate change.

Keywords: height of trees and stands, *Pinus L.*, *Picea L.*, *Betula L.*, *Populus L.*, allometric models, principle of limiting factor.

ВВЕДЕНИЕ

Для устойчивого лесопользования необходимо понимание того, как древесные виды поведут себя в будущих климатических условиях [12]. Ввиду надвигающегося изменения климата усилия по лесовосстановлению направлены на обеспечение стабильности лесных экосистем [38], а также на стабилизацию последствий изменения климата путем связывания парниковых газов [17; 28]. Понимание роли соответствующих характеристик лесообразующих древесных видов имеет решающее значение при разработке рациональных методов адаптивного управления лесами. Этот процесс может облегчить использование легко измеряемых признаков деревьев и древостоев [45].

Высокие темпы роста в высоту позволяют деревьям физически доминировать над другими формами растений в соответствующих условиях среды [36]. Исследование горизонтальных компонентов структуры лесных насаждений, таких как густота и сумма площадей сечения стволов, показали наличие их существенных изменений вдоль экологических и эдафических градиентов [35; 41]. Однако варьирование вертикальных компонентов структуры леса и их причины остаются гораздо менее изученными. И это несмотря на имеющиеся данные, свидетельствующие о том, что высота дерева при заданном диаметре ствола может значительно варьировать у разных видов [31] и в разных регионах [39], а также в связи со специфической той или иной аппроксимирующей функцией [25]. Такое варьирование может иметь отрицательные последствия при оценке углерод депонирующей способности лесов [20].

Высота дерева отражает стратегию получения углерод депонирующего эффекта за счет улавливания света [36], в то время как диаметр ствола тесно связан с механической устойчивостью и водопроводящей способностью [13]. Связанные друг с другом высота дерева и диаметр ствола определяют стратегию роста древесных видов в соответствии с наличием наземных и подземных ресурсов их жизнеобеспечения [24], которые, в свою очередь, модифицируются биотическими (например, конкуренцией) и абиотическими (например, освещенностью, температурой и осадками) факторами [33; 34]. Депонирование углерода в надземной и подземной биомассе тесно связано с климатическими условиями произрастания деревьев, а также с их генетическим фоном, который, в свою очередь, может привести к значительным внутривидовым фенотипическим вариациям вследствие локальности процессов адаптации [45].

При всей неопределенности в краткосрочных временных и пространственных масштабах, климатические прогнозы указывают на увеличение температуры и климатической изменчивости [30], при этом экстре-

мальные явления становятся всё более частыми [27]. Соответственно ожидается, что изменения в условиях окружающей среды и снижении доступности ресурсов жизнеобеспечения приведут к изменениям в стратегиях территориальных сдвигов растений и, следовательно, в аллометрических соотношениях высоты деревьев и диаметра стволов. Например, в возрастающих стрессовых условиях (т. е. повышении транспирации и снижении количества осадков) деревья будут выделять больше ресурсов на рост диаметра ствола, чем на рост в высоту [33]. Эти изменения могут повлиять на особенности жизненного цикла с важными последствиями для динамики лесных сообществ. Возможны отставания или ускорения в достижении деревьями возраста спелости, поскольку это часто зависит от их размера [44]. Эти последствия, вероятно, окажут влияние на продуктивность лесов (с точки зрения качества и запаса древесины), а также на продолжительность оборота рубки, что обусловит необходимость пересмотра ранее применявшихся методов управления лесами [45].

Например, в Средиземноморском регионе сосны занимают обширные природные территории, где они доминируют в суровых условиях и на ранних стадиях сукцессии [45]. Эти особенности способствовали осуществлению обширных программ лесоразведения с использованием различных видов сосен [19]. Разные виды сосен дифференцированно реагируют на изменения в экологических градиентах [23; 42] и демонстрируют высокий уровень фенотипической изменчивости признаков с вероятной адаптивной ценностью таких показателей, как высота дерева и диаметр ствола [10; 14]. Поэтому важно понимать роль этой фенотипической вариации при составлении прогнозов биологической продуктивности лесов в условиях изменения климата [45].

Оценка высоты дерева как функции диаметра на высоте груди с использованием аллометрического уравнения является широко распространенной практикой в экологии и лесном хозяйстве, и точность этих оценок играет важную роль в международной экологической политике [32]. Эти функции используются для представления того, как отдельные особи и виды распределяют ресурсы, для оценки качества участка и запасов надземной биомассы лесной растительности. Точное количественное определение и оценка биомассы и запасов углерода в лесной растительности лежат в основе политики по снижению выбросов углекислого газа, в частности, в программе UN-REDD+ и рекомендациях Межправительственной группы экспертов по изменению климата [22].

Обычно надземная биомасса оценивается с помощью эмпирических уравнений, включающих в качестве независимой переменной диаметр ствола на высоте

груди и в некоторых случаях высоту дерева [15; 21]. Уравнения, включающие диаметр ствола и высоту дерева в качестве зависимых переменных, являются более точными, и при отсутствии данных о высоте дерева возникают смещения оценок [15; 20]. Однако в имеющиеся практические нормативы часто входит только диаметр ствола, и в подобных случаях используются вспомогательные аллометрические модели, описывающие зависимость высоты дерева от диаметра ствола с использованием эмпирических данных [37].

Исследования показывают, что среднее значение высоты дерева в высотном градиенте снижается в большей степени по сравнению со средним диаметром ствола, причем иногда наблюдается даже увеличение диаметра ствола в том же направлении. Есть также свидетельства влияния климатического режима на аллометрическое соотношение высоты дерева и диаметра ствола [20]. Согласно теории гидравлических ограничений (hydraulic limitation theory), высота деревьев в конечном счете ограничена наличием воды, и можно ожидать, что градиенты максимальной высоты деревьев будут совпадать с картами распределения осадков [43]. Но по мере повышения дефицита воды нет сопутствующих причин для аналогичного снижения диаметра ствола. Действительно, большая площадь поперечного сечения заболони на единицу высоты дерева может быть выгодной в условиях ограниченного количества воды с точки зрения эффективности водного транспорта. Установлено, например, что деревья в очень сухом лиственном лесу в Мексике имели непропорционально большой диаметр ствола для данной высоты дерева [13]. На соотношение высоты дерева и диаметра ствола может влиять густота древостоя, и в густых древостоях при одной и той же высоте диаметры стволов меньше, чем в редких, что может быть связано с усилением конкуренции за свет и со снижением ветровой нагрузки в более плотных насаждениях [16; 26].

Для глобальных тропических лесов была предложена аллометрическая модель зависимости высоты дерева от его диаметра ствола, дополненная такими независимыми переменными, как сумма площадей сечений деревьев в качестве таксационного показателя древостоя, а также среднегодовая температура, продолжительность сухого сезона и коэффициент вариации осадков в качестве климатических признаков. Показан вклад каждой переменной в объяснение изменчивости высоты дерева, в том числе оценено влияние температуры: при прочих равных условиях деревья, растущие при повышенной температуре, имеют большую высоту при любом заданном диаметре ствола [20].

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Цель нашего исследования – проанализировать изменение высоты деревьев и древостоев некоторых хвойных и лиственных видов в климатических градиентах Евразии. Для реализации поставленной цели исследования использованы две базы данных о биомассе деревьев и древостоев лесообразующих видов Евразии [3; 4]. Из них взяты таксационные показатели

6 943 модельных деревьев и 3 296 пробных площадей, характеристика которых имеется в работе [8]. Исходные данные обмеров модельных деревьев и данные таксации пробных площадей представлены на уровне родов (подродов) как совокупностей викирирующих видов. Положение пробных площадей по имеющимся координатам нанесено на карты-схемы территориального распределения средних температур января и среднегодовых осадков, и таксационные показатели деревьев и древостоев совмещены с климатическими показателями карт-схем [46]. Обоснование использования зимней, а не среднегодовой, температуры было дано ранее [9]. Ранее также была показана представленность родов (подродов) различными видами [5–7].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате регрессионного анализа данных 6 943 модельных деревьев получены следующие регрессионные модели:

– для подрода *Pinus* L. (двуххвойные сосны)

$$\ln H = 8,3157 + 0,2724 \ln A + 0,5769 \ln D - 2,4995 \ln \times \\ \times (T + 50) - 1,2222 \ln P + 0,3732 [\ln(T + 50)(\ln P)]; \\ \text{adj}R^2 = 0,873; \text{SE} = 0,220; n = 4771; \quad (1)$$

– для рода *Betula* L. (березы)

$$\ln H = 16,3101 + 1,2951 \ln A - 0,1943 (\ln A)^2 + \\ + 0,2993 \ln D + 0,0746 (\ln A)(\ln D) - \\ - 4,5945 \ln(T + 50) - 3,1753 \ln P + \\ + 0,8526 [\ln(T + 50)(\ln P)]; \\ \text{adj}R^2 = 0,856; \text{SE} = 0,202; n = 1705; \quad (2)$$

– для рода *Populus* L. (осина и тополи)

$$\ln H = 45,6802 + 0,5106 \ln A + 0,9290 \ln D - \\ - 0,1345 (\ln A)(\ln D) - 13,4005 \ln(T + 50) - \\ - 7,3860 \ln P + 2,1547 [\ln(T + 50)(\ln P)]; \\ \text{adj}R^2 = 0,936; \text{SE} = 0,135; n = 467, \quad (3)$$

где H – высота дерева, м; A – возраст дерева, лет; D – диаметр ствола на высоте груди, см; T – средняя температура января, град. С; P – средние годовые осадки, мм; $[\ln(T + 50)(\ln P)]$ – комбинированная переменная, характеризующая совместное действие температур и осадков; $\text{adj}R^2$ – коэффициент детерминации, скорректированный на количество переменных; SE – стандартная ошибка модели; n – количество наблюдений. В свободный член введена поправка на логарифмирование [11; 40]. Все регрессионные коэффициенты моделей (1)–(3) статистически значимы на уровне $p < 0,001$.

На уровне древостоев данные 3296 пробных площадей аппроксимированы многофакторной регрессией общего вида:

$$\ln H_{cp} = a_0 + a_1 \ln A_{cp} + a_2 (\ln A_{cp})^2 + a_3 \ln N + \\ + a_4 (\ln A_{cp})(\ln N) + a_5 \ln(T + 50) + a_6 \ln P + \\ + a_7 [\ln(T + 50)(\ln P)], \quad (4)$$

где H_{cp} – средняя высота древостоя, м; A_{cp} – средний возраст древостоя, лет; N – число деревьев, 1000/га. Результаты расчета моделей (4) для сосен, елей и тополей были опубликованы ранее [5–7].

Для наглядного представления моделей (1)–(3) в графическом виде по исходным данным рассчитаны средние значения возраста деревьев и диаметра ствола, составившие соответственно 42 года и 14 см. После их подстановки в модели (1)–(3) получены зависимости высоты дерева от температур и осадков, геометрическая интерпретация которых дана на рис. 1.

На рис. 1 мы видим у каждого рода два оптимальных и два пессимальных сочетания температур и осадков. Это явление имеет биологическое обоснование. Известно, что у всех видов древесных и травянистых растений протекающие физиологические процессы по сути одинаковы. Продуктивность фотосинтеза и ассимиляционного аппарата растений зависит от многих факторов, из которых важнейшими являются тепло- и влагообеспеченность [1]. Продуктивность, опосредованная в данном случае высотой деревьев, возрастает как при повышении температуры при неизменных осадках, так и при повышении осад-

ков при неизменной температуре. Понижение температуры и снижение осадков вызывают соответственно противоположный эффект. Оптимальная ситуация обеспечивается при положительном одновременном эффекте двух факторов (положительный синергизм), а пессимальная – соответственно при отрицательном одновременном эффекте (отрицательный синергизм).

Сводные по родам закономерности изменения высоты деревьев (рис. 2) и древостоев (рис. 3) на предельных значениях температур и осадков подтверждают действие принципа лимитирующего фактора Либиха-Шелфорда [2] в трансконтинентальных климатических градиентах: при недостаточном увлажнении повышение температуры усугубляет его дефицит, и высота деревьев и древостоев снижается, а переход в область достаточного увлажнения дает прямо противоположный эффект, и высота деревьев и древостоев увеличивается.

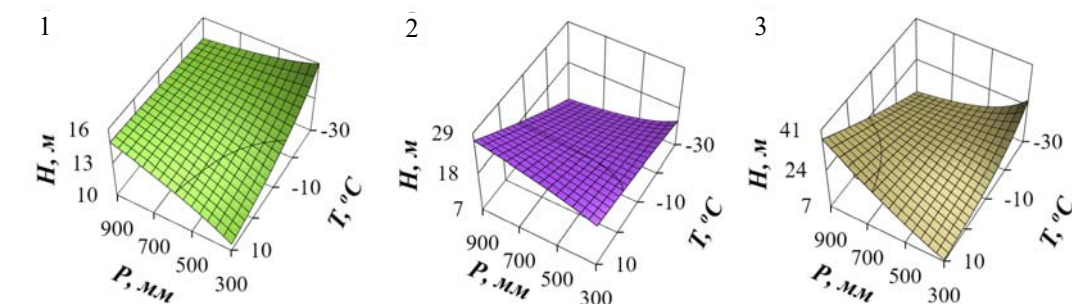


Рис. 1. Пропеллеро-образные зависимости высоты деревьев двуххвойных сосен (1), берез (2) и тополей (3) от территориально распределенных климатических показателей

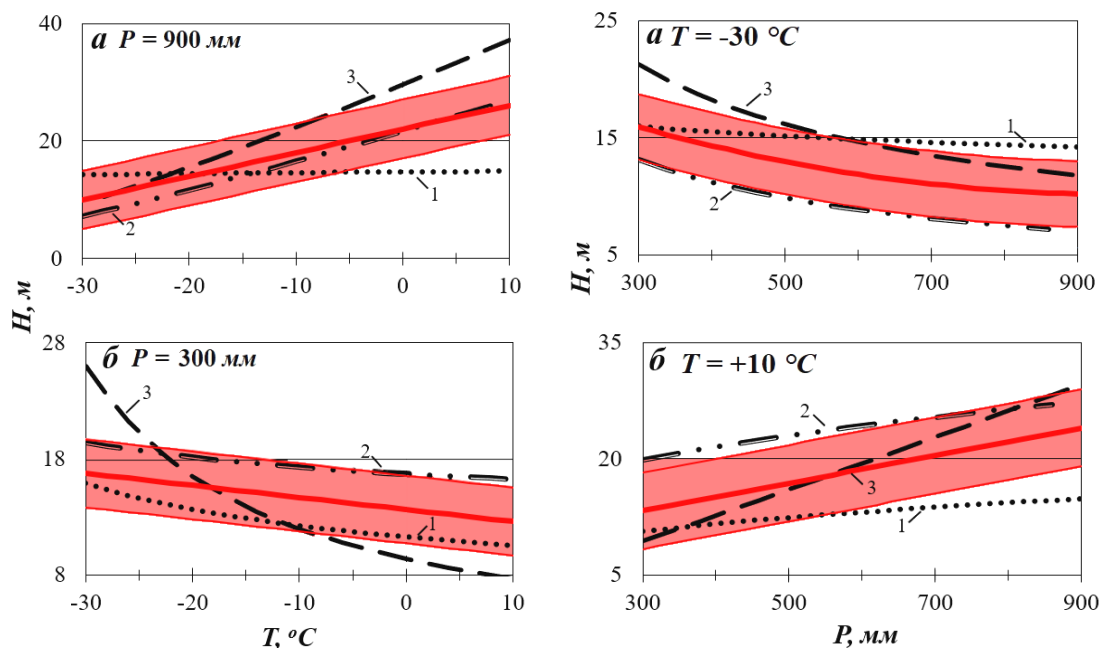


Рис. 2. Изменение расчетных значений высоты деревьев в связи с повышением зимней температуры при обильных осадках $P = 900$ мм (а) и при недостаточных осадках $P = 300$ мм (б) (слева) и связи с повышением среднегодовых осадков при средней январской температуре -30 °C (а) и при $+10$ °C (б) (справа). Обозначения: 1, 2, 3 – соответственно *Pinus* L. (двуххвойные сосны), *Betula* L., *Populus* L. Здесь и далее: обобщенная для всех видов закономерность показана цветной линией регрессии, а тональная область показывает ее ошибку

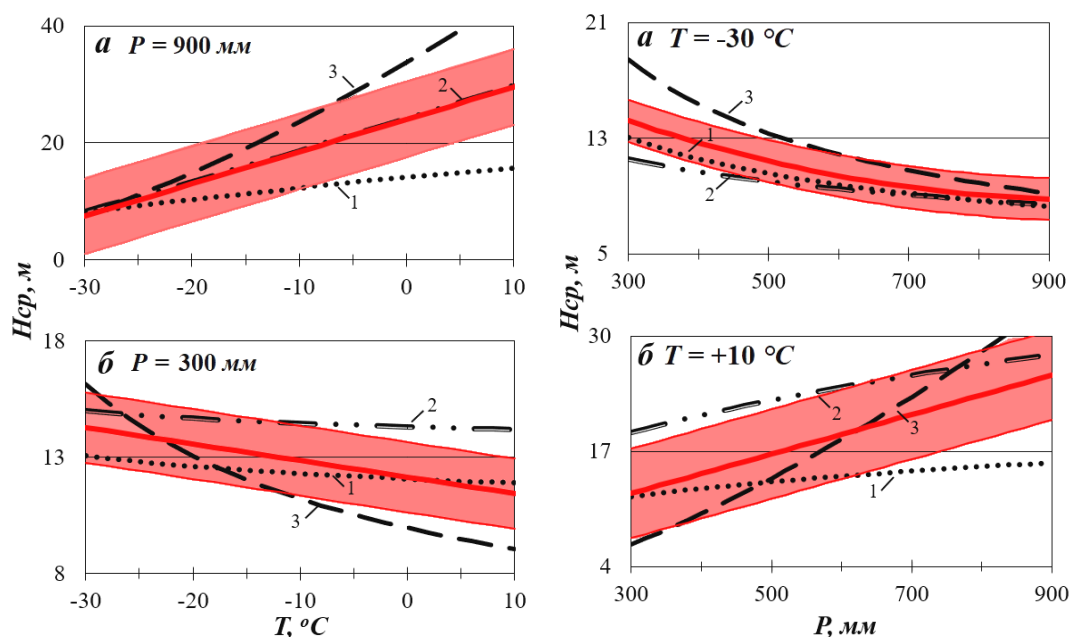


Рис. 3. Изменение расчетных значений средней высоты древостоев в связи с повышением зимней температуры при обильных осадках $P = 900$ мм (а) и при недостаточных осадках $P = 300$ мм (б) (слева) и связи с повышением среднегодовых осадков при средней январской температуре -30 °C (а) и при $+10$ °C (б) (справа).

Обозначения: 1, 2, 3 – соответственно *Pinus* L., *Picea* L., *Populus* L. Построено по результатам табулирования моделей (4), опубликованных ранее [5–7]

При общих для родов трендах (рис. 2 и 3), в траекториях их изменения на предельных значениях климатических факторов есть существенные различия между родами, возможно, обусловленные разной реакцией на лимитирующие факторы. Важно и то, что данные о биомассе деревьев получены на одних пробных площадях, а данные о древостоях, в основном, на других. Свой вклад в названное различие вносит неучтенный информационный шум, вызванный варьированием трофности почвы и другими локальными проявлениями экзо- и эндогенных факторов на заложенных пробных площадях. Имеющиеся сегодня региональные и глобальные базы данных [18; 29], в том числе и используемые в нашем исследовании [3; 4], – результат спонтанных исследований биологической продуктивности лесов в течение последних десятилетий, и эти данные не репрезентативны по отношению ко всему разнообразию условий произрастания видов: для одних регионов и видов данные избыточны, для других – недостаточны.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, впервые построены регрессионные модели, описывающие изменение высоты деревьев и древостоев некоторых хвойных и лиственных древесных видов в климатических градиентах Евразии, адекватные на уровне $p < 0,001$.

Высота деревьев и древостоев возрастает как при повышении температуры при неизменных осадках, так и при повышении осадков при неизменной температуре. Понижение температуры и снижение осадков вызывают соответственно противоположный эффект. Оптимальная ситуация обеспечивается при положительном одновременном эффекте двух факторов (положительный синергизм), а пессимальная – соответ-

ственно при отрицательном одновременном эффекте (отрицательный синергизм).

На примере изменения высот деревьев и древостоев подтверждено действие принципа лимитирующего фактора Либиха–Шелфорда в трансконтинентальных климатических градиентах.

Результаты могут быть использованы при оценке биомассы деревьев и древостоев в связи с изменением климата с использованием их таксационных показателей.

Полученные закономерности будут уточняться по мере пополнения баз данных и закрытия в них многочисленных «белых пятен».

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЕ ССЫЛКИ

1. Крамер П. Д., Козловский Т. Т. Физиология древесных растений. М.: Лесная промышленность, 1983. 464 с.
2. Розенберг Г. С., Рянский Ф. Н., Лазарева Н. В. и др. Общая и прикладная экология. Самара-Тольятти : Изд-во Самарского гос. экон. ун-та, 2016. 452 с.
3. Усольцев В. А. Фитомасса модельных деревьев для дистанционной и наземной таксации лесов Евразии. Электронная база данных. 3-е дополненное издание. Екатеринбург: Ботанический сад УрО РАН, Уральский государственный лесотехнический университет, 2023а. 1 электрон. опт. диск (CD-ROM). URL: <https://elar.usfeu.ru/handle/123456789/12451>.
4. Усольцев В. А. Биомасса и первичная продукция лесов Евразии. Электронная база данных. 4-е дополненное издание. Монография. Екатеринбург: Ботанический сад УрО РАН, Уральский государственный лесотехнический университет, 2023б. 1 электрон. опт. диск (CD-ROM). URL: <https://elar.usfeu.ru/handle/123456789/12452>.

5. Усольцев В. А., Цепордей И. С. Изменение средней высоты древостоев двухвойных сосен (подрод *Pinus* L.) в климатических градиентах Евразии // Биосфера. 2023а. Т. 15, № 2. С. 83–90. DOI: 10.24855/biosfera.v15i1.789.
6. Усольцев В. А., Цепордей И. С. Изменение средней высоты осинников (род *Populus*) в климатических градиентах Евразии // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2023б. Вып. 245. С. 159–174. DOI: 10.21266/2079-4304.2023.245.159-174.
7. Усольцев В. А., Цепордей И. С., Часовских В. П. Высота древостоев ели (род *Picea*) как характеристика их продуктивности: климатические аспекты // Хвойные бореальной зоны. 2023в. Т. 41. № 5. С. 419–424. DOI: 10.53374/1993-0135-2023-5-419-424.
8. Цепордей И. С. Биологическая продуктивность лесообразующих видов в климатическом контексте Евразии (под ред. В. А. Усольцева). Екатеринбург: Изд-во УМЦ УПИ, 2023. 467 с. URL: <https://elar.usfeu.ru/handle/123456789/12450>.
9. Цепордей И. С., Усольцев В. А., Норицин Д. В. Обоснование использования зимней температуры при прогнозировании климатически обусловленных изменений биомассы лесов Евразии // Хвойные бореальной зоны. 2023. Т. 41. № 3. С. 243–247. DOI: 10.53374/1993-0135-2023-3-243-247.
10. Aranda I., Alia R., Ortega U. et al. Intra-specific variability in biomass partitioning and carbon isotopic discrimination under moderate drought stress in seedlings from four *Pinus pinaster* populations // Tree Genetics and Genomes. 2009. Vol. 6. P. 169–178. DOI:10.1007/s11295-009-0238-5.
11. Baskerville G. L. Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass // Canadian Journal of Forest Research. 1972. Vol. 2. P. 49–53.
12. Bullock J. M., Aronson J., Newton A. C. et al. Restoration of ecosystem services and biodiversity: conflicts and opportunities // Trends in Ecology and Evolution. 2011. Vol. 26. P. 541–549.
13. Bullock S. H. Developmental patterns of tree dimensions in a neotropical deciduous forest // Biotropica. 2000. Vol. 32. P. 42–52.
14. Chambel M. R., Climent J., Alia R. (2007) Divergence among species and populations of Mediterranean pines in biomass allocation of seedlings grown under two watering regimes // Annals of Forest Science. 2007. Vol. 64. P. 87–97. DOI:10.1051/forest.
15. Chave J., Réjou-Méchain M., Búrquez A. et al. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees // Global Change Biology. 2014. Vol. 20. P. 3177–3190.
16. de Gouvenain R. C. D., Silander J. A. Do tropical storm regimes influence the structure of tropical lowland rain forests? // Biotropica. 2003. Vol. 35. P. 166–180.
17. Dumroese R. K., Williams M. I., Stanturf J. A. et al. Considerations for restoring temperate forests of tomorrow: forest restoration, assisted migration, and bioengineering // New Forests. 2015. Vol. 46. P. 947–964. DOI: 10.1007/s11056-015-9504-6
18. Falster D. S., Duursma R. A., Ishihara M. I. et al. BAAD: a Biomass And Allometry Database for woody plants // Ecology. 2015. Vol. 96 (5). Article 1445. DOI: 10.1890/14-1889.1
19. FAO. State of the World's Forests 2006. FAO, Rome, 2006. 168 p.
20. Feldpausch T. R., Banin L., Phillips O. L. et al. 2011. Height-diameter allometry of tropical forest trees. Biogeosciences 8:1081–1106.
21. Feldpausch T. R., Lloyd J., Lewis S. L. et al. Tree height integrated into pantropical forest biomass estimates // Biogeosciences. 2012. Vol. 9. P. 3381–3403.
22. Gibbs H. K., Brown S., Niles J. O. et al. Monitoring and estimating tropical forest carbon stocks: making REDD a reality // Environmental Research Letters. 2007. Vol. 2. Article 045023.
23. Gomez-Aparicio L., Garcia-Valdes R., Ruiz-Benito P. et al. Disentangling the relative importance of climate, size and competition on tree growth in Iberian forests: implications for forest management under global change // Global Change Biology. 2011. Vol. 17. P. 2400–2414. DOI:10.1111/j.1365-2486.2011.02421.x.
24. Halle F., Oldeman R. A. A., Tomlinson P. B. Tropical trees and forests: an architectural analysis. Springer, Berlin, 1978. 441 p.
25. Howell S. R., Song G.-Z. M., Chao K.-J. et al. Functional evaluation of height-diameter relationships and tree development in an Australian subtropical rainforest // Australian Journal of Botany. 2022. Vol. 70(2). DOI: 10.1071/BT21049.
26. Hummel S. Height, diameter and crown dimensions of *Cordia alliodora* associated with tree density // Forest Ecology and Management. 2000. Vol. 127. P. 31–40.
27. IPCC. Climate change 2014. Synthesis report. Contribution of working groups I, II and III to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Geneva, Switzerland, 2014. 151 p.
28. Jacobs D. F., Oliet J. A., Aronson J. et al. Restoring forests: What constitutes success in the twenty-first century? // New Forests. 2015. Vol. 46. P. 601–614. DOI:10.1007/s11056-015-9513-5.
29. Jucker T., Fischer F. J., Chave J. et al. Tallo – a global tree allometry and crown architecture database // Global Change Biology. 2022. Vol. 28. P. 5254–5268. DOI:10.1111/gcb.16302.
30. Kao S.-C., Ganguly A. R. Intensity, duration, and frequency of precipitation extremes under 21st century warming scenarios // Journal of Geophysical Research. 2011. Vol. 116. Article D16119. DOI: 10.1029/2010JD015529.
31. King D. A. Allometry and life history of tropical trees // Journal of Tropical Ecology. 1996. Vol. 12. P. 25–44.
32. Ledo A., Cornulier T., Illian J. B. et al. Re-evaluation of individual diameter : height allometric models to improve biomass estimation of tropical trees // Ecological Applications. 2016. Vol. 26(8). P. 2376–2382.
33. Lines E. R., Zavala M. A., Purves D. W. et al. 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.
34. Lopez-Serrano F., Garcia-Morote A., Andres-Abellan M. et al. Site and weather effects in allometries: a simple approach to climate change effect on pines // Forest Ecology and Management. 2005. Vol. 215. P. 251–270. DOI:10.1016/j.foreco.2005.05.014.
35. Malhi Y., Wood D., Baker T. R. et al. The regional variation of aboveground live biomass in old-

growth Amazonian forests // *Global Change Biology*. 2006. Vol. 12. P. 1107–1138.

36. Moles A. T., Warton D. I., Warman L. et al. Global patterns in plant height // *Journal of Ecology*. 2009. Vol. 97. P. 923–932.

37. Molto Q., Hérault B., Boreux J. J. et al. Predicting tree heights for biomass estimates in tropical forests – a test from French Guiana // *Biogeosciences*. 2014. Vol. 11. P. 3121–3130.

38. Newton A. C., Cantarello E. Restoration of forest resilience: An achievable goal? // *New Forests*. 2015. Vol. 46. P. 645–668. DOI:10.1007/s11056-015-9489-1.

39. Nogueira E. M., Nelson B. W., Fearnside P. M. et al. Tree height in Brazil's "arc of deforestation": shorter trees in South and Southwest Amazonia imply lower biomass // *Forest Ecology and Management*. 2008. Vol. 255. P. 2963–2972.

40. Packard G. C. Multiplicative by nature: logarithmic transformation in allometry // *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*. 2014. Vol. 322(4). P. 202–207. DOI: 10.1002/jez.b.22570.

41. Paoli, G., Curran, L., Slik, J.: Soil nutrients affect spatial patterns of aboveground biomass and emergent tree density in Southwestern Borneo // *Oecologia*. 2014. Vol. 155. P. 287–299. DOI:10.1007/s00442-007-0906-9, 2008.

42. Ruiz-Benito P., Lines E. R., Gomez-Aparicio L. et al. Patterns and drivers of tree mortality in Iberian forests: climatic effects are modified by competition // *PLoS ONE*. 2013. Vol. 8. Article e56843. DOI:10.1371/journal.pone.0056843.

43. Ryan M. G., Phillips N., Bond B. J. The hydraulic limitation hypothesis revisited // *Plant, Cell and Environment*. 2006. Vol. 29. P. 267–281.

44. Santos-del-Blanco L., Zas R., Notivol E. et al. Variation of early reproductive allocation in multi-site genetic trials of Maritime pine and Aleppo pine // *Forest Systems*. 2010. Vol. 19. P. 381–392. DOI: 10.5424/fs/2010193-9109.

45. Vizcaino-Palomar N., Ibanez I., Benito-Garzon M. et al. Climate and population origin shape pine tree height-diameter allometry // *New Forests*. 2017. Vol. 48. P. 363–379. DOI: 10.1007/s11056-016-9562-4.

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

REFERENCES

1. Kramer P. D., Kozlovskij T. T. *Fiziologiya drevnykh rastenij*. M.: Lesnaya promyshlennost', 1983. 464 s.

2. Rozenberg G. S., Ryanskij F. N., Lazareva N. V. i dr. *Obshchaya i prikladnaya ekologiya*. Samara-Tol'yatti : Izd-vo Samarskogo gos. ekon. un-ta, 2016. 452 s.

3. Usol'cev V. A. Fitomassa model'nyh derev'ev dlya distancionnoj i nazemnoj taksacii lesov Evrazii. Elektronnaya baza dannyh. 3-e dopolnennoe izdanie. Ekaterinburg: Botanicheskij sad UrO RAN, Ural'skij gosudarstvennyj lesotekhnicheskij universitet, 2023a. 1 elektron. opt. disk (CD-ROM). URL: <https://elar.usfeu.ru/handle/123456789/12451>.

4. Usol'cev V. A. Biomassa i pervichnaya produkcija lesov Evrazii. Elektronnaya baza dannyh. 4-e dopol-

nennoe izdanie. Monografiya. Ekaterinburg: Botanicheskij sad UrO RAN, Ural'skij gosudarstvennyj lesotekhnicheskij universitet, 2023b. 1 elektron. opt. disk (CD-ROM). URL: <https://elar.usfeu.ru/handle/123456789/12452>.

5. Usol'cev V. A., Cepordej I. S. Izmenenie srednej vysoty drevostoev dvuhvojnyh sosen (podrod Pinus L.) v klimaticheskikh gradientah Evrazii // *Biosfera*. 2023a. T. 15, № 2. S. 83–90. DOI: 10.24855/biosfera.v15i1.789.

6. Usol'cev V. A., Cepordej I. S. Izmenenie srednej vysoty osinnikov (rod Populus) v klimaticheskikh gradientah Evrazii // *Izvestiya Sankt-Petersburgskoj lesotekhnicheskoy akademii*. 2023b. Vyp. 245. S. 159–174. DOI: 10.21266/2079-4304.2023.245.159-174.

7. Usol'cev V. A., Cepordej I. S., Chasovskih V. P. Vysota drevostoev eli (rod Picea) kak harakteristika ih produktivnosti: klimaticheskie aspekty // *Hvojnye boreal'noj zony*. 2023v. T. 41. № 5. S. 419–424. DOI: 10.53374/1993-0135-2023-5-419-424.

8. Cepordej I. S. Biologicheskaya produktivnost' lesoobrazuyushchih vidov v klimaticheskom kontekste Evrazii (pod red. V. A. Usol'ceva). Ekaterinburg: Izd-vo UMC UPI, 2023. 467 s. URL: <https://elar.usfeu.ru/handle/123456789/12450>.

9. Cepordej I. S., Usol'cev V. A., Noricin D. V. Obosnovanie ispol'zovaniya zimnej temperatury pri prognozirovanii klimaticheskij obuslovlennyh izmenenij biomassy lesov Evrazii // *Hvojnye boreal'noj zony*. 2023. T. 41. № 3. S. 243–247. DOI: 10.53374/1993-0135-2023-3-243-247.

10. Aranda I., Alia R., Ortega U. et al. Intra-specific variability in biomass partitioning and carbon isotopic discrimination under moderate drought stress in seedlings from four Pinus pinaster populations // *Tree Genetics and Genomes*. 2009. Vol. 6. P. 169–178. DOI:10.1007/s11295-009-0238-5.

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

12. Bullock J. M., Aronson J., Newton A. C. et al. Restoration of ecosystem services and biodiversity: conflicts and opportunities // *Trends in Ecology and Evolution*. 2011. Vol. 26. P. 541–549.

13. Bullock S. H. Developmental patterns of tree dimensions in a neotropical deciduous forest // *Biotropica*. 2000. Vol. 32. P. 42–52.

14. Chambel M. R., Climent J., Alia R. (2007) Divergence among species and populations of Mediterranean pines in biomass allocation of seedlings grown under two watering regimes // *Annals of Forest Science*. 2007. Vol. 64. P. 87–97. DOI:10.1051/forest.

15. Chave J., Réjou-Méchain M., Búrquez A. et al. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees // *Global Change Biology*. 2014. Vol. 20. P. 3177–3190.

16. de Gouvenain R. C. D., Silander J. A. Do tropical storm regimes influence the structure of tropical lowland rain forests? // *Biotropica*. 2003. Vol. 35. P. 166–180.

17. Dumroese R. K., Williams M. I., Stanturf J. A. et al. Considerations for restoring temperate forests of tomorrow: forest restoration, assisted migration, and bioengineering // *New Forests*. 2015. Vol. 46. P. 947–964. DOI:10.1007/s11056-015-9504-6.

18. Falster D. S., Duursma R. A., Ishihara M. I. et al. BAAD: a Biomass And Allometry Database for woody plants // *Ecology*. 2015. Vol. 96 (5). Article 1445. DOI: 10.1890/14-1889.1.
19. FAO. State of the World's Forests 2006. FAO, Rome, 2006. 168 p.
20. Feldpausch T. R., Banin L., Phillips O. L. et al. 2011. Height-diameter allometry of tropical forest trees. *Biogeosciences* 8:1081–1106.
21. Feldpausch T. R., Lloyd J., Lewis S. L. et al. Tree height integrated into pantropical forest biomass estimates // *Biogeosciences*. 2012. Vol. 9. P. 3381–3403.
22. Gibbs H. K., Brown S., Niles J. O. et al. Monitoring and estimating tropical forest carbon stocks: making REDD a reality // *Environmental Research Letters*. 2007. Vol. 2. Article 045023.
23. Gomez-Aparicio L., Garcia-Valdes R., Ruiz-Benito P. et al. Disentangling the relative importance of climate, size and competition on tree growth in Iberian forests: implications for forest management under global change // *Global Change Biology*. 2011. Vol. 17. P. 2400–2414. DOI:10.1111/j.1365-2486.2011.02421.x.
24. Halle F., Oldeman R. A. A., Tomlinson P. B. Tropical trees and forests: an architectural analysis. Springer, Berlin, 1978. 441 r.
25. Howell S. R., Song G.-Z. M., Chao K.-J. et al. Functional evaluation of height–diameter relationships and tree development in an Australian subtropical rainforest // *Australian Journal of Botany*. 2022. Vol. 70(2). DOI: 10.1071/BT21049.
26. Hummel S. Height, diameter and crown dimensions of *Cordia alliodora* associated with tree density // *Forest Ecology and Management*. 2000. Vol. 127. P. 31–40.
27. IPCC. Climate change 2014. Synthesis report. Contribution of working groups I, II and III to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Geneva, Switzerland, 2014. 151 p.
28. Jacobs D. F., Oliet J. A., Aronson J. et al. Restoring forests: What constitutes success in the twenty-first century? // *New Forests*. 2015. Vol. 46. P. 601–614. DOI:10.1007/s11056-015-9513-5.
29. Jucker T., Fischer F. J., Chave J. et al. Tallo – a global tree allometry and crown architecture database // *Global Change Biology*. 2022. Vol. 28. P. 5254–5268. DOI:10.1111/gcb.16302.
30. Kao S.-C., Ganguly A. R. Intensity, duration, and frequency of precipitation extremes under 21st century warming scenarios // *Journal of Geophysical Research*. 2011. Vol. 116. Article D16119. DOI:10.1029/2010JD015529.
31. King D. A. Allometry and life history of tropical trees // *Journal of Tropical Ecology*. 1996. Vol. 12. P. 25–44.
32. Ledo A., Cornulier T., Illian J. B. et al. Re-evaluation of individual diameter : height allometric models to improve biomass estimation of tropical trees // *Ecological Applications*. 2016. Vol. 26(8). P. 2376–2382.
33. Lines E. R., Zavala M. A., Purves D. W. et al. 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.
34. Lopez-Serrano F., Garcia-Morote A., Andres-Abellan M. et al. Site and weather effects in allometries: a simple approach to climate change effect on pines // *Forest Ecology and Management*. 2005. Vol. 215. P. 251–270. DOI:10.1016/j.foreco.2005.05.014.
35. Malhi Y., Wood D., Baker T. R. et al. The regional variation of aboveground live biomass in old-growth Amazonian forests // *Global Change Biology*. 2006. Vol. 12. P. 1107–1138.
36. Moles A. T., Warton D. I., Warman L. et al. Global patterns in plant height // *Journal of Ecology*. 2009. Vol. 97. P. 923–932.
37. Molto Q., Hérault B., Boreux J. J. et al. Predicting tree heights for biomass estimates in tropical forests – a test from French Guiana // *Biogeosciences*. 2014. Vol. 11. P. 3121–3130.
38. Newton A. C., Cantarello E. Restoration of forest resilience: An achievable goal? // *New Forests*. 2015. Vol. 46. P. 645–668. DOI:10.1007/s11056-015-9489-1.
39. Nogueira E. M., Nelson B. W., Fearnside P. M. et al. Tree height in Brazil's "arc of deforestation": shorter trees in South and Southwest Amazonia imply lower biomass // *Forest Ecology and Management*. 2008. Vol. 255. P. 2963–2972.
40. Packard G. C. Multiplicative by nature: logarithmic transformation in allometry // *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*. 2014. Vol. 322(4). P. 202–207. DOI: 10.1002/jez.b.22570.
41. Paoli G., Curran, L., Slik, J.: Soil nutrients affect spatial patterns of aboveground biomass and emergent tree density in Southwestern Borneo // *Oecologia*. 2014. Vol. 155. P. 287–299. DOI:10.1007/s00442-007-0906-9, 2008.
42. Ruiz-Benito P., Lines E. R., Gomez-Aparicio L. et al. Patterns and drivers of tree mortality in Iberian forests: climatic effects are modified by competition // *PLoS ONE*. 2013. Vol. 8. Article e56843. DOI: 10.1371/journal.pone.0056843.
43. Ryan M. G., Phillips N., Bond B. J. The hydraulic limitation hypothesis revisited // *Plant, Cell and Environment*. 2006. Vol. 29. P. 267–281.
44. Santos-del-Blanco L., Zas R., Notivol E. et al. Variation of early reproductive allocation in multi-site genetic trials of Maritime pine and Aleppo pine // *Forest Systems*. 2010. Vol. 19. P. 381–392. DOI: 10.5424/fs/2010193-9109.
45. Vizcaino-Palomar N., Ibanez I., Benito-Garzon M. et al. Climate and population origin shape pine tree height-diameter allometry // *New Forests*. 2017. Vol. 48. P. 363–379. DOI: 10.1007/s11056-016-9562-4.
46. World Weather Maps, 2007. Available at: <https://www.mapsofworld.com/referrals/weather>.

© Цепордей И. С., 2024