

МОРФОЛОГИЯ КРОНЫ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ РОДОВ ЕВРАЗИИ: АЛЛОМЕТРИЯ И РАНЖИРОВАНИЕ*

В. А. Усольцев^{1,2*}, И. С. Цепордей²

¹Уральский государственный лесотехнический университет
Российская Федерация, 620100, г. Екатеринбург, Сибирский тракт, 37

²Ботанический сад УрО РАН
Российская Федерация, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202а
E-mail: Usoltsev50@mail.ru

Исследование формы ствола деревьев в традиционной лесной таксации имеет давнюю историю, что было обусловлено необходимостью точной оценки объема ствола и запаса древостоев – основного целевого показателя ведения лесного хозяйства. Исследование формы кроны не представляло практического интереса, и ей стали уделять внимание лишь в последние годы в связи с развитием методов лазерного зондирования, как воздушного, так и наземного. Стратегии роста растений отражаются в аллометрии их органов, которая с помощью параметров масштабирования описывает пропорции между размерами всего растения и его органов или между отдельными органами растения. Исследование аллометрии крон выявляет необходимое пространство роста для разных видов деревьев и дает основу для формирования древостоев в условиях оптимальной густоты. В работе по фактическим данным дендрометрических показателей ствола и кроны 13 лесообразующих родов Евразии в количестве около 8 тыс. определений разработаны всеобщие аллометрические модели смешанного типа для различных показателей морфологии крон. Независимые переменные моделей включают как численные (диаметр ствола и высота дерева), так и качественные (фиктивные) переменные, кодирующие принадлежность данных к тому или иному роду. Регрессионные коэффициенты при численных переменных значимы на уровне вероятности $p < 0,0001$. Для случаев, когда в исходных данных отсутствует высота дерева, рассчитаны вспомогательные модели зависимости высоты от диаметра ствола. Выполнено ранжирование родов по каждому из четырех морфометрических показателей кроны, а также рассчитана ранговая корреляция между распределениями родов по форме ствола и кроны и корреляция между распределениями по морфометрическим показателям крон.

Ключевые слова: совокупность викарирующих видов в пределах рода, 13 лесообразующих родов Евразии, всеобщие аллометрические модели, морфологические показатели кроны и ствола, ранговые распределения родов по морфологическим показателям.

Conifers of the boreal area. 2023, Vol. XLI, No. 6, P. 504–514

CROWN MORPHOLOGY OF FOREST-FORMING GENERA OF EURASIA: ALLOMETRY AND RANKING

V. A. Usoltsev^{1,2}, I. S. Tsepordey²

¹Ural State Forest Engineering University
37, Siberian tract, Yekaterinburg, 620100, Russian Federation
²Botanical Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
202a, 8 Marta Str., Yekaterinburg, 620144, Russian Federation
E-mail: Usoltsev50@mail.ru

The study of the shape of the tree stems in traditional forest taxation has a long history, which was due to the need for an accurate assessment of the stem volume and the volume stock – the main target indicator of forestry. The study of the crown shape was not of practical interest, and attention was paid to it only in recent years due to the development of laser sensing methods, both aerial and ground ones. Plant growth strategies are reflected in the allometry of their organs, which, using scaling parameters, describes the proportions between the size of the total plant and its organs or between individual organs of the plant. The study of crown allometry reveals the necessary growth space for different tree species and provides the basis for the formation of stands in conditions of optimal density. In our work the generic allometric models of mixed type have been developed for various indicators of crown morphology using the actual data of dendrometric indicators of the stem and crown of 13 forest-forming genera of Eurasia in the amount of about

* Работа выполнена в рамках Государственного задания Ботанического сада УрО РАН.

8 thousand of measurements. The independent variables of the models include both numerical (stem diameter and tree height) and qualitative (dummy) variables encoding the data belonging to a particular genus. Regression coefficients for numerical variables are significant at the level of probability $p < 0,0001$. For cases when there is no tree height in the source data, auxiliary models of height dependence upon stem diameter are calculated. The genera were ranked according to each of the four morphometric indicators of the crown, and the rank correlation between the distributions of genera by the shape of the stem and crown as well as the correlation between the distributions by morphometric indicators of the crown was calculated.

Keywords: a set of vicarious species within the genus, 13 forest-forming genera of Eurasia, generic allometric models, morphological indicators of the tree crown and stem, rank distributions of genera by the morphological indicators.

ВВЕДЕНИЕ

Исследование формы ствола деревьев в традиционной лесной таксации имеет давнюю историю [9; 20; 27; 29; 52]. Это было обусловлено необходимостью точной оценки объема ствола и запаса древостоев – основного целевого показателя ведения лесного хозяйства. Современные методы сканирования древостоев путем совмещенного воздушного и наземного лазерного зондирования позволяют оценивать запас стволовой древесины на единице площади с точностью около 3 % [28]. Исследование формы кроны не представляло практического интереса, и ей стали уделять внимание лишь в последние годы в связи с развитием методов лазерного зондирования, как воздушного (особенно с применением дронов) [40; 53], так и наземного [21; 38].

Форма кроны деревьев определяет доступ дерева к свету и другим ресурсам жизнеобеспечения, наличие пространства роста, продуцирование и рассеяние семян [44], а также распределение ассимилятов между стволом и кроной [8]. В полностью сомкнутых древостоях увеличение размера кроны вызывает конкуренцию за занимаемое пространство, определяет дифференциацию деревьев, приводит к снижению роста и отпаду угнетенных деревьев, определяет интенсивность естественного изреживания древостоев [50]. Светолюбивые виды формируют стройный ствол и узкую крону, чтобы свести к минимуму влияние затенения от соседних деревьев [31]. Наличие широкой кроны определяет высокую механическую устойчивость дерева вследствие более выраженного сбега ствола и соответственно большего сопротивления изгибу от ветровых нагрузок [35], но низкое качество древесины вследствие повышенной сучковатости ствола [36; 43].

Стратегии роста растений отражаются в аллометрии их органов, которая с помощью параметров масштабирования описывает пропорции между размерами всего растения и его органов или между отдельными органами растения [34; 42; 47].

Исследование аллометрии крон выявляет необходимое пространство роста для деревьев разных видов и дает основу для проведения рубок ухода [45]. На параметры аллометрии крон и стволов сильно влияют густота древостоя и конкурентные взаимодействия с соседними деревьями [24; 41]. В целом, аллометрия кроны отдельного дерева определяет структуру и динамику всего древостоя [17; 22; 45].

При оценке и моделировании продуктивности лесных сообществ традиционно сосуществуют две

концепции: локальности и всеобщности. Широкий спектр лесорастительных условий на территории России обуславливает необходимость составления локальных таблиц (нормативов) хода роста древостоев [5; 16]. Но в силу изменчивости условий произрастания в пространстве и времени [7], обеспечить всё их многообразие локальными моделями и нормативами практически невозможно. Поэтому для практического применения в практике лесоустройства предложены всеобщие (унифицированные) таблицы хода роста [1; 2].

При оценке фитомассы деревьев большое распространение получили аллометрические взаимосвязи фитомассы и размера дерева для отдельных видов [6], их количество исчисляется тысячами [30; 32; 37; 39]. В то же время получили распространение аналогичные модели, обезличенные по видовому и родовому составу [33; 34]. Последние развиваются в рамках концепции «больших данных». Это так называемые обобщающие (generic) модели, как общевидовые, так и общеродовые. Часть их имеет теоретическое обоснование: традиционные аллометрические модели [26], модели теории фракталов [49], модели теории метаболического масштабирования [48], модели теории адаптивного распределения масс [42]. Базовым для теоретических аллометрических моделей является принцип: в основе кажущейся сложности растительных объектов лежат простые правила [51]. В целом, авторы едины в мнении, что обобщенные модели дают лучшие оценки для общей надземной фитомассы, чем оценки надземной фитомассы, полученные суммированием оценок для листьев, ветвей и стволов [12]. Другая разновидность всеобщих аллометрических моделей разрабатывается на основе мета-анализа опубликованных моделей. При отсутствии экспериментальных исходных данных мета-моделирование предоставляет региональную информацию, извлекаемую из опубликованных моделей путем генерирования и обобщения псевдоданных [14]. Таким образом, в зависимости от назначения тех или иных моделей, при их построении могут быть использованы концепции как локальности, так и всеобщности.

Наше исследование построено на концепции всеобщности, а именно на моделировании показателей морфоструктуры крон на уровне родов как совокупностей викарирующих видов, произрастающих на территории Евразии. Виды в пределах рода представлены исходными данными крайне неравномерно: например, обильно обеспечен такой двухвойный вид, как сосна обыкновенная, но практически отсутствуют

данные о сосне черной. Также широко представлена исходными данными липа мелколистная, но недостаточны данные о липе амурской и т. д. Полностью отсутствуют данные о кедре европейском (*Pinus cembra* L.), тополе белом (*Populus alba* L.), липе сибирской (*Tilia sibirica* Bayer) и многих других видах. Построение моделей на уровне родов позволяет применить их в локальных условиях и заполнить имеющиеся «белые пятна» по отдельным видам.

В данном исследовании мы намерены:

1) сформировать базу эмпирических данных о морфологии крон деревьев лесообразующих родов

Евразии, используя для этого авторскую базу данных о фитомассе деревьев [13];

2) разработать всеобщие аллометрические модели различных показателей морфологии крон для лесообразующих родов;

3) выполнить ранжирование родов по каждому из морфологических показателей.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исходные данные о морфологии крон деревьев представлены 13 древесными родами в количестве 7938 деревьев (табл. 1 и 2).

Таблица 1

Общая характеристика исходных дендрометрических показателей деревьев

Статистики	Дендрометрические показатели*				
	<i>D</i>	<i>H</i>	<i>Lcr</i>	<i>Dcr</i>	<i>N</i>
Среднее значение	14,6	13,9	6,9	2,8	15638
Минимальное значение	0,2	1,3	0,3	0,1	397
Максимальное значение	98,2	44,8	29,0	17,6	900000
Стандартное отклонение	10,0	7,1	3,7	1,7	91627
Коэффициент вариации, %	68,5	51,1	53,9	61,4	585,9
Число наблюдений	7938	7938	7882	5661	7164

**D* – диаметр ствола на высоте груди, см; *H* – высота дерева, м; *Lcr* – длина кроны, м; *Dcr* – диаметр кроны, м; *N* – число деревьев на 1 га.

Таблица 2

Видовой состав исходных данных

No.	Род (подрод)	Виды	Страны	Число наблюдений
1	<i>Pinus</i> L.	<i>P. sylvestris</i> L., <i>P. densiflora</i> S. et Z., <i>P. taeda</i> L., <i>P. nigra</i> subsp. <i>Pallasiana</i> (Lamb.) Holmboe	Россия, Украина, Казахстан, Бельгия, Швеция, Япония, Финляндия, Чехия, Англия,	2413
2	<i>Picea</i> Dietr.	<i>P. abies</i> (L.) Karst., <i>P. schrenkiana</i> F. et M., <i>P. obovata</i> L., <i>P. ajanensis</i> (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr.,	Россия, Украина, Китай, Чехия, Финляндия, Германия, Швейцария,	1190
3	<i>Abies</i> Mill.	<i>A. alba</i> Mill., <i>A. sibirica</i> L., <i>A. sachalinensis</i> Mast., <i>A. veitchii</i> Lindl., <i>A. nephrolepis</i> (Trautv.) Maxim.	Россия, Украина, Япония, Чехия	370
4	<i>Larix</i> Mill.	<i>L. decidua</i> Mill., <i>L. kaempferi</i> (Lamb.) Carrière, <i>L. leptolepis</i> Gord., <i>L. sukaczewii</i> N. Dyl., <i>L. sibirica</i> L., <i>L. cajanderi</i> Mayr., <i>L. gmelinii</i> (Rupr.) Rupr.	Россия, Япония, Чехия, Казахстан, Монголия,	320
5	<i>Haploxylon</i> (Koehne)	<i>Pinus sibirica</i> Du Tour., <i>P. koraiensis</i> S. et Z.	Россия	175
6	<i>Betula</i> L.	<i>B. pendula</i> Roth., <i>B. pubescens</i> Ehrh., <i>B. maximowiczii</i> Rgl., <i>B. ermanii</i> Cham., <i>B. grossa</i> S. et Z., <i>B. platyphylla</i> Suk.	Россия, Украина, Казахстан, Япония, Финляндия, Англия, Монголия	1225
7	<i>Populus</i> L.	<i>P. tremula</i> L., <i>P. davidiana</i> Dode, <i>P. × canadensis</i> Moench.	Россия, Украина, Япония, Казахстан	485
8	<i>Alnus</i> Gaertn.	<i>A. glutinosa</i> (L.) Gaertn., <i>A. incana</i> (L.) Moench., <i>A. hirsuta</i> (Spach) Rupr.	Россия, Украина, Япония	490
9	<i>Tilia</i> L.	<i>T. cordata</i> Mill., <i>T. mandshurica</i> Rupr. & Maxim., <i>T. amurensis</i> Rupr., <i>T. parvifolia</i> Ehrh.	Россия, Чехия	190
10	<i>Quercus</i> L.	<i>Q. robur</i> L., <i>Q. frainetto</i> Ten., <i>Q. acutissima</i> Carruth., <i>Q. crispula</i> Blume, <i>Q. gilva</i> Blume, <i>Q. phillyreoides</i> A. Gray, <i>Q. salicina</i> Blume, <i>Q. serrata</i> Murray.	Россия, Украина, Япония, Болгария, Чехия	550
11	<i>Fagus</i> L.	<i>F. sylvatica</i> L., <i>F. crenata</i> Blume	Россия, Украина, Япония, Франция. Италия, Нидерланды	350
12	<i>Fraxinus</i> L.	<i>F. excelsior</i> L., <i>F. lanuginosa</i> Koidz.	Россия, Украина, Япония, Чехия	80
13	<i>Carpinus</i> L.	<i>C. betulus</i> L., <i>C. cordata</i> Blume	Украина, Япония	100

В наш анализ включены относительные показатели морфологии кроны, представляющие четыре комбинации исходных дендрометрических показателей (табл. 1):

- отношение длины кроны к высоте дерева, или кроновый коэффициент (Lcr/H);
- отношение диаметра кроны к высоте дерева, или относительный диаметр кроны (Dcr/H);
- отношение диаметра кроны к диаметру ствола, или относительный диаметр кроны (Dcr/D);
- отношение длины кроны к диаметру кроны, или стройность (вытянутость) кроны (Lcr/Dcr).

Обработка экспериментального материала выполнена по программе многофакторного регрессионного анализа Statgraphics-19 (<http://www.statgraphics.com/>).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Адекватность регрессионной модели в значительной степени определяется ее структурой [3], и в зависимости от структуры выбранной модели оценки искомого показателя могут различаться вдвое [19]. Основными таксационными показателями, определяющими морфоструктуру и фитомассу деревьев, являются возраст, диаметр ствола, высота дерева, а также густота древостоя, характеризующая интенсивность конкурентных отношений деревьев в древостое в целом [11]. Строго говоря, интенсивность конкурентных отношений отражается расстоянием до ближайших соседних деревьев, включаемым в тот или иной индекс конкуренции [10]. Однако, ни в одной из опубликованных подеревных баз данных ни расстояние до соседей, ни индекс конкуренции не приводятся.

В этой связи для каждого рода вначале рассчитаны модели

$$\ln(Y) = a_0 + a_1(\ln A) + a_2(\ln D) + a_3(\ln H) + a_4(\ln N), \quad (1)$$

где Y – один из четырех морфометрических показателей (Lcr/H , Dcr/H , Dcr/D и Lcr/Dcr). Оказалось, что из полученных моделей (1) для 13 родов в модели для Lcr/H у 6 родов регрессионный коэффициент при ($\ln N$) имеет знак плюс и у 7 родов знак минус, для Dcr/H и Dcr/D знаки плюс и минус имеются соответственно у 5 и 8 родов и для Lcr/Dcr – соответственно у 9 и 4 родов. Хотя густота древостоя отражает конкурентный статус не отдельных деревьев, а древостоя в целом, она не может влиять на морфометрию одних родов положительно, а других – отрицательно. Группы родов с положительным и отрицательным влиянием густоты в каждом случае представлены разным их составом, что исключает связь названного разделения родов с какой-то их биологической спецификой, например, со светолюбием [15]. Отсюда следует вывод, что при включении густоты в модель (1) мы фактически пытаемся объяснить изменчивость морфометрических показателей не густотой древостоя, а связанными с ней неучтенными факторами. Густота древостоя в таком случае представляет информационный шум и должна быть исключена из структуры модели.

После исключения густоты древостоя из структуры модели для каждого рода рассчитаны зависимости

$$\ln(Y) = a_0 + a_1(\ln A) + a_2(\ln D) + a_3(\ln H). \quad (2)$$

Оказалось, что из полученных моделей (2) для 13 родов в модели для Lcr/H у 4 родов регрессионный коэффициент при ($\ln A$) имеет знак плюс и у 9 родов знак минус, для Dcr/H знаки плюс и минус имеются соответственно у 11 и 2 родов; для Dcr/D – соответственно у 12 и 1 рода и для Lcr/Dcr – соответственно у 3 и 10 родов. В то же время, при переменных $\ln D$ и $\ln H$ регрессионные коэффициенты имеют один и тот же знак для всех родов. В частности, Lcr/H и Dcr/H имеют положительную связь с диаметром ствола и отрицательную – с высотой дерева, Lcr/Dcr имеет отрицательную связь с диаметром ствола и положительную – с высотой дерева, и Dcr/D отрицательно связан как с диаметром ствола, так и с высотой дерева. Противоречивый характер связи морфометрических показателей с возрастом дерева дает основание для исключения возраста из структуры модели (2).

После исключения возраста дерева из структуры модели (2) исследуемые зависимости приведены к виду

$$\ln(Y) = a_0 + a_1(\ln D) + a_2(\ln H). \quad (3)$$

Единообразный для всех родов характер связи каждого морфометрического показателя с диаметром ствола и высотой дерева дает возможность рассчитать аллометрическую модель вида (3), общую для всех родов, или так называемую модель смешанного типа [25], в которую включены численные ($\ln D$ и $\ln H$) и фиктивные (качественные) независимые переменные, кодирующие принадлежность данных к тому или иному роду. Эта модель имеет общий вид:

$$\ln(Y) = a_0 + a_1(\ln D) + a_2(\ln H) + a_3(\ln H)(\ln D) + \sum a_i X_i, \quad (4)$$

где $\sum a_i X_i$ – блок фиктивных переменных в количестве $(i+1)$ (табл. 3). Комбинированная переменная $(\ln H)(\ln D)$ введена в модель для коррекции нарушения аллометрии вследствие сдвига диаметра на высоте груди к апексу по мере уменьшения высоты дерева и соответственно для повышения однородности остаточной дисперсии [46].

В результате проведенных расчетов для четырех морфометрических показателей деревьев получены модели (табл. 4), скорректированные на их логарифмическое преобразование [18]. Поскольку измерение высоты дерева более трудоемко по сравнению с замером диаметра ствола, в базах данных значение высоты дерева часто отсутствует. Для подобных случаев мы предлагаем вспомогательную модель (5), результат расчета которой показан в табл. 5.

$$\ln(H) = a_0 + a_1(\ln D) + a_2(\ln D)^2 + \sum a_i X_i. \quad (5)$$

При отсутствии данных о высоте деревьев модели (4) можно использовать путем ввода в них расчетных значений высоты дерева, полученных по модели (5).

Распределение остатков моделей (4) и (5) (рис. 1 и 2) свидетельствует об относительной однородности их дисперсий.

Таблица 3

Схема кодирования блоком фиктивных переменных ($\sum a_i X_i$) принадлежности исходных данных к разным родам

Род (подрод)	Блок фиктивных переменных											
	X ₁	X ₂	X ₃	X ₄	X ₅	X ₆	X ₇	X ₈	X ₉	X ₁₀	X ₁₁	X ₁₂
<i>Pinus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Picea</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Abies</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Larix</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Haploxyton</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Betula</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Populus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Alnus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Tilia</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Quercus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Fagus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Fraxinus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Carpinus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1

Таблица 4

Характеристика моделей (4)

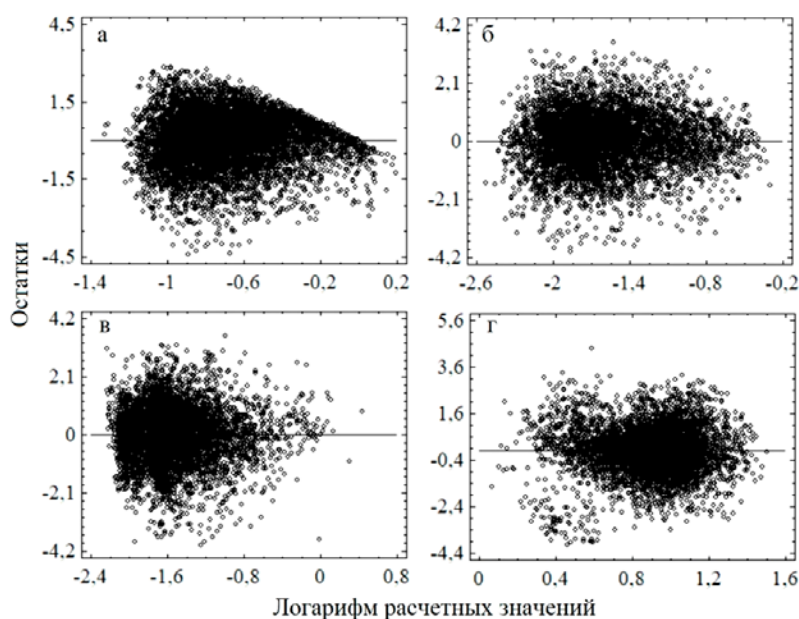
ln(Y)	Коэффициенты моделей (4)																adjR ² *	SE*
	a ₀	a ₁ (lnD)	a ₂ (lnH)	a ₃ (lnH) (lnD)	a ₄ X ₁	a ₅ X ₂	a ₆ X ₃	a ₇ X ₄	a ₈ X ₅	a ₉ X ₆	a ₁₀ X ₇	a ₁₁ X ₈	a ₁₂ X ₉	a ₁₃ X ₁₀	a ₁₄ X ₁₁	a ₁₅ X ₁₂		
ln(Lcr/H)	0,082	0,510	-0,848	—	0,258	0,314	0,193	0,214	0,226	0,096	0,079	0,389	-0,07	0,245	0,245	0,526	0,454	0,27
ln(Dcr/H)	0,078	0,754	-1,686	0,084	0,176	0,016	0,249	0,097	0,350	0,440	0,165	0,361	0,413	0,426	0,470	0,565	0,599	0,32
ln(Dcr/D)	0,078	-0,246	-0,686	0,084	0,176	0,016	0,249	0,097	0,350	0,440	0,165	0,361	0,413	0,426	0,470	0,565	0,588	0,32
ln(Lcr/Dcr)	0,098	-0,225	0,832	-0,090	0,103	0,325	-0,101	0,103	-0,122	-0,318	-0,083	0,122	-0,496	-0,162	-0,208	-0,038	0,232	0,39

*Здесь и далее: adjR² – коэффициент детерминации, скорректированный на число переменных; SE – стандартная ошибка модели.

Таблица 5

Характеристика модели (5)

ln(Y)	Коэффициенты модели (5)															adjR ²	SE
	a ₀	a ₁ (lnD)	a ₂ (lnD) ²	a ₃ X ₁	a ₄ X ₂	a ₅ X ₃	a ₆ X ₄	a ₇ X ₅	a ₈ X ₆	a ₉ X ₇	a ₁₀ X ₈	a ₁₁ X ₉	a ₁₂ X ₁₀	a ₁₃ X ₁₁	a ₁₄ X ₁₂		
ln(H)	0,671	0,752	-0,0080	-0,045	-0,021	-0,006	-0,258	0,200	0,170	0,208	0,117	0,013	0,154	0,202	0,242	0,869	0,22

Рис. 1. Распределение остатков моделей (4) для *Lcr/H* (а), *Dcr/H* (б), *Dcr/D* (в) и *Lcr/Dcr* (г)

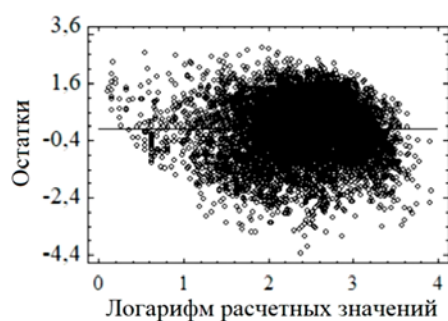


Рис. 2. Распределение остатков модели (5)

Несмотря на относительно невысокую объяснительную способность моделей (4), регрессионные коэффициенты при их численных переменных в высшей степени значимы. Коэффициенты при $(\ln D)$ и $(\ln H)$ значимы на уровне вероятности $p < 0,0001$ ($t_{\text{факт}} = 8,7-71,0 > t_{\text{табл}} = 3,29$). Коэффициент при $(\ln D)(\ln H)$ в модели для Lcr/H оказался статистически не значимым ($t_{\text{факт}} = 0,86 < t_{\text{табл}} = 1,96$), и комбинированная переменная была исключена из структуры модели (4). Напротив, для остальных морфологических показателей коэффициенты при комбинированной переменной $(\ln D)(\ln H)$ в высшей степени значимы ($t_{\text{факт}} = 11,3-12,9 > t_{\text{табл}} = 3,29$), что означает, что введение ее в модели (4) для Dcr/H , Dcr/D и Lcr/Dcr на статистически значимом уровне повышает однородность дисперсии остатков.

Путем табулирования моделей (4) по средним значениям диаметра ствола и высоты дерева (см. табл. 1), получены для каждого рода значения морфологических показателей равновеликих деревьев. Диаграммы распределения родов по величине каждого морфометрического показателя даны на рис. 3. Оказалось, что для относительных диаметров кроны (Dcr/H и Dcr/D) ранговые распределения полностью совпадают, что следует из идентичности их регрессионных коэффициентов при фиктивных переменных (табл. 4), и они различаются лишь по величине Dcr/H и Dcr/D равновеликих деревьев. По остальным морфометрическим показателям распределения родов различаются, и степень их различия можно установить путем расчета ранговых корреляций [4].

В предыдущей работе [15] было выполнено ранжирование лесообразующих родов Евразии по относительной высоте, или стройности ствола (stem slenderness) (противоположна понятию сбежистости), представляющей отношение высоты дерева к диаметру ствола на высоте груди (H/D) [23]. С целью оценки взаимосвязи названных ранжирований по форме ствола и кроны нами рассчитана ранговая корреляция между распределениями родов по форме ствола и кроны, а также корреляция между распределениями по морфометрическим показателям кроны. Для этого использованы диаграммы ранжирования родов по форме ствола [15] и представленные на рис. 3 ранжирования по форме кроны. Результаты показаны в табл. 6.

Таблица 6
Матрица коэффициентов ранговой корреляции распределений древесных родов Евразии по морфологическим показателям кроны и ствола

	H/D [8]	Lcr/H	Dcr/H , Dcr/D	Lcr/Dcr
H/D [15]	1	-0,11	0,55	-0,54
Lcr/H	-0,11	1	0,53	-0,10
Dcr/H , Dcr/D	0,55	0,53	1	-0,59
Lcr/Dcr	-0,54	-0,10	-0,59	1

Установлено (табл. 6), что ранговое распределение родов по стройности ствола обратно пропорционально распределению по стройности кроны (-0,54), прямо пропорционально распределению по относительному диаметру кроны (0,55) и обратно пропорционально распределению по крону коэффициенту (-0,11). Распределение родов по крону коэффициенту прямо пропорционально распределению по относительному диаметру кроны (0,53) и обратно пропорционально распределению по стройности кроны (-0,10). В обратно пропорциональной зависимости состоят распределения родов по относительному диаметру кроны и ее стройности (-0,59).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, по данным дендрометрических показателей ствола и кроны 13 лесообразующих родов Евразии в количестве около 8 тыс. определений разработаны всеобщие аллометрические модели смешанного типа для различных показателей морфологии крон. Независимые переменные моделей включают как численные (диаметр ствола и высота дерева), так и качественные (фиктивные) переменные, кодирующие принадлежность данных к тому или иному роду. Регрессионные коэффициенты при численных переменных значимы на уровне вероятности $p < 0,0001$. Для случаев, когда в исходных данных отсутствует высота дерева, рассчитаны вспомогательные модели зависимости высоты от диаметра ствола. Выполнено ранжирование родов по каждому из четырех морфометрических показателей кроны, а также рассчитана ранговая корреляция между распределениями родов по форме ствола и кроны и корреляция между распределениями по морфометрическим показателям кроны.

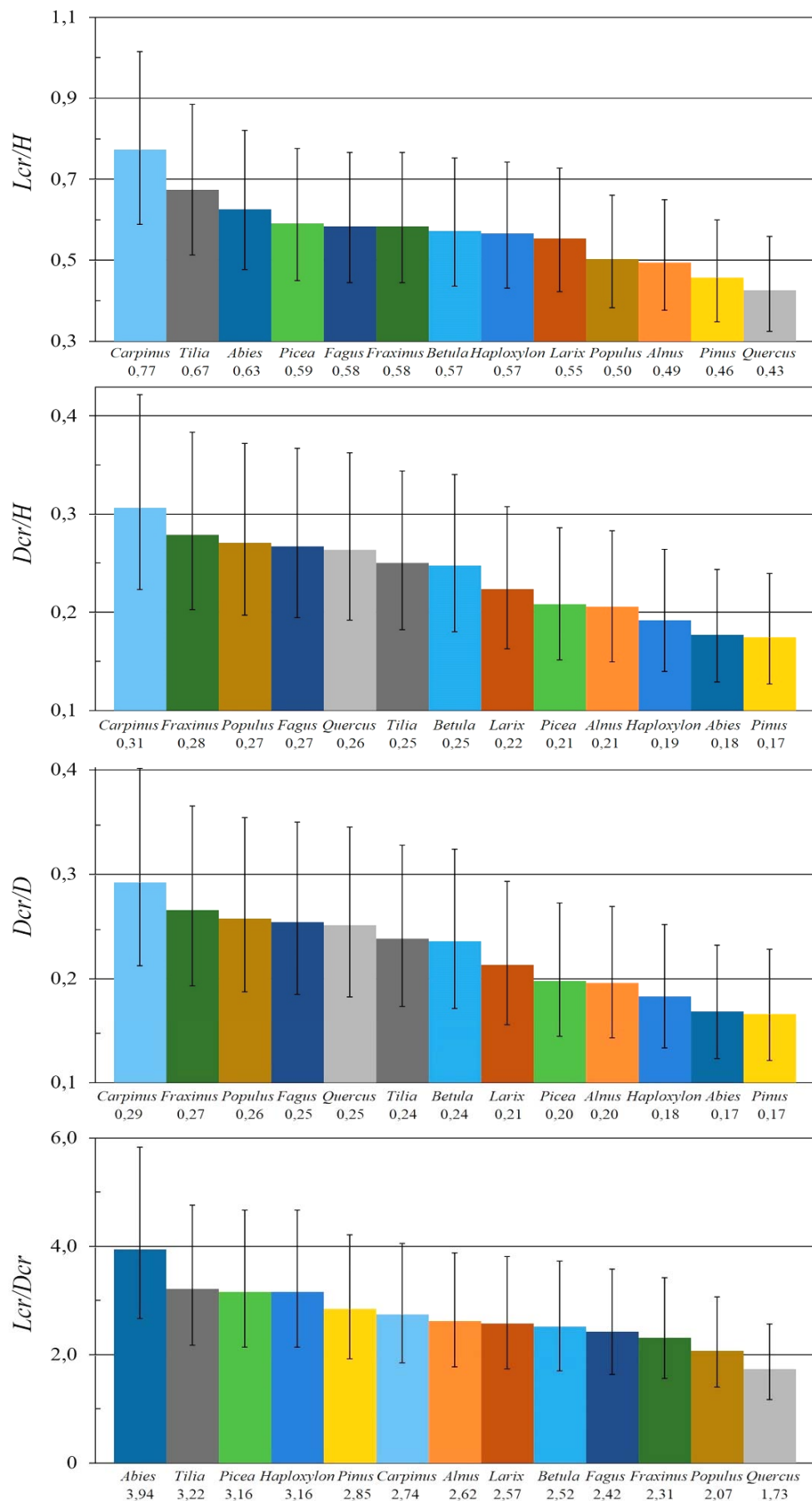


Рис. 3. Ранжирование древесных родов Евразии по четырем морфометрическим показателям согласно моделям (4) при средних значениях диаметра ствола и высоты дерева (см. табл. 1). Вертикальными линиями показано среднее квадратическое отклонение от среднего значения

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЕ ССЫЛКИ

1. Загребев В. В. Всеобщие таблицы хода роста нормальных сосновых древостоев // Современное лесоустройство и таксация леса : сб. науч. трудов. Вып. 4. М. : ВНИИЛМ, 1974. С. 61–107.
2. Загребев В. В., Сухих В. И., Швиденко А. З. и др. Общесоюзные нормативы для таксации лесов. М. : Колос, 1992. 494 с.
3. Либа И. Я. Динамика древесных запасов: прогнозирование и экология. Рига : Зинатне, 1980. 170 с.
4. Митропольский А. К. Техника статистических вычислений. М. : Наука, 1971. 576 с.
5. Парамонов А. А., Третьяков С. В., Коптев С. В. Таблицы хода роста нормальных ивовых древостоев таёжной зоны северо-востока европейской части России // Труды Санкт-Петербургского научно-исследовательского института лесного хозяйства. 2021. Т. 2. С. 17–27.
6. Парамонов А. А., Усольцев В. А., Третьяков С. В. и др. Биомасса деревьев ивы и ее аллометрические модели в условиях Архангельской области // Леса России и хозяйство в них. 2022. № 4. С. 10–19.
7. Сеннов С. Н. О методике моделирования производительности // Моделирование и контроль производительности древостоев. Каунас : ЛитСХА, 1983. С. 44–46.
8. Усольцев В. А. Формирование ствола у березы семенного и порослевого происхождения в аспекте аллометрического роста // Вестник сельскохозяйственной науки Казахстана. 1976. № 7. С. 83–88.
9. Усольцев В. А. Оценка формы и полндревесности стволов с использованием множественных связей // Вестник сельскохозяйственной науки Казахстана. 1984. № 7. С. 75–79.
10. Усольцев В. А. Продукционные показатели и конкурентные отношения деревьев. Исследование зависимостей. Екатеринбург: УГЛУТУ, 2013. 553 с. (<http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/2627>).
11. Усольцев В. А. Биологическая продуктивность лесобразующих пород в климатических градиентах Евразии (к менеджменту биосферных функций лесов). Екатеринбург : Уральский государственный лесотехнический университет, 2016. 384 с. (<http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/5634>).
12. Усольцев В. А. Фитомасса модельных деревьев лесобразующих пород Евразии: база данных, климатически обусловленная география, таксационные нормативы. Екатеринбург: Уральский государственный лесотехнический университет, 2016. 336 с. (<http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/5696>).
13. Усольцев В. А. Фитомасса модельных деревьев для дистанционной и наземной таксации лесов Евразии. Электронная база данных : монография. 3-е изд., доп. Екатеринбург : Ботанический сад УрО РАН, Уральский государственный лесотехнический университет, 2023. 1 электрон. опт. диск (CD-ROM). (<https://elar.usfeu.ru/handle/123456789/12451>).
14. Усольцев В. А., Цепордей И. С., Парамонов А. А. и др. Сравнительный мета-анализ аллометрических моделей биомассы быстрорастущих лиственных пород // Биосфера. 2023. Т. 15(1). С. 7–20.
15. Усольцев В. А., Цепордей И. С., Норицин Д. В. Ранжирование лесобразующих родов Евразии по сбежистости (относительной высоте) ствола // Хвойные бореальной зоны. 2023. Т. 41(2). С. 175–184.
16. Фалалеев Э. Н., Поляков В. С. Ход роста модельных древостоев пихты Ангарского района. В кн.: Ход роста основных лесобразующих пород Сибири. Красноярск : СибТИ, 1975. С. 125.
17. Bartkowiak L., Paluch J. Morphological plasticity of six tree species with different light demands growing in multi-layered deciduous forests in Central Europe // European Journal of Forest Research. 2023. Vol. 142(5). P. 1177–1195.
18. Baskerville G. L. Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass // Canadian Journal of Forest Research. 1972. Vol. 2. P. 49–53.
19. Basuki T. M., Van Laake P. E., Skidmore A. K. et al. Allometric equations for estimating the above-ground biomass in tropical lowland Dipterocarp forests // Forest Ecology and Management. 2009. Vol. 257. P. 1684–1694.
20. Brooks J. R., Jiang L., Ozcelik R. Compatible stem volume and taper equations for Bruntian pine, cedar of Lebanon, and cilicica fir in Turkey // Forest Ecology and Management. 2008. Vol. 256(1). P. 147–151.
21. Campos M. B., Litkey P., Wang Y. et al. Long-term terrestrial laser scanning measurement station to continuously monitor structural and phenological dynamics of boreal forest canopy // Frontiers in Plant Science. 2021. Vol. 11. Article 606752.
22. Enquist B. J., Brown J. H., West G. B. Allometric scaling of plant energetics and population density // Nature. 1998. Vol. 395. P. 163–165.
23. Erteld W. Groesse und Entwicklung des h/d-Wertes in Kieferbeständen // Allgemeine Forst- und Jagdzeitung. 1979. Vol. 150. P. 72–75.
24. Forrester D. I., Benneter A., Bouriaud O. et al. Diversity and competition influence tree allometric relationships—developing functions for mixed-species forests // Journal of Ecology. 2017. Vol. 105. P. 761–774.
25. Fu L. Y., Zeng W. S., Tang S. Z. et al. Using linear mixed model and dummy variable model approaches to construct compatible single-tree biomass equations at different scales – A case study for Masson pine in Southern China // Journal of Forest Science. 2012. Vol. 58(3). P. 101–115.
26. Gould S. Allometry and size in ontogeny and phylogeny // Biological Reviews. 1966. Vol. 41. P. 587–640.
27. Gray H. R. The form and taper of forest tree stems. Institute paper 32, Imperial Forestry Institute, University of Oxford, 1956. 78 p.
28. Guo L., Wu Y., Deng L. et al. A feature-level point cloud fusion method for timber volume of forest stands estimation // Remote Sensing. 2023. Vol. 15. Article 2995.
29. Hjelm B. Stem taper equations for poplars growing on farmland in Sweden // Journal of Forestry Research (Harbin). 2013. Vol. 24. P. 15–22.
30. Hosoda K., Iehara T. Aboveground biomass equations for individual trees of *Cryptomeria japonica*, *Chamaecyparis obtusa* and *Larix kaempferi* in Japan // Journal of Forestry Research. 2010. Vol. 15(5). P. 299–306.
31. Hulshof C. M., Swenson N. G., Weiser M. D. Tree height-diameter allometry across the United States // Ecology and Evolution. 2015. Vol. 5. P. 1193–1204.

32. Jenkins J. C., Chojnacky D. C., Heath L. S. et al. Comprehensive database of diameter-based regressions for North American tree species. USDA Forest Service Northeastern Research Station. General Technical Report NE-319, 2004. 48 p.

33. Jucker T., Caspersen J., Chave J. et al. Allometric equations for integrating remote sensing imagery into forest monitoring programmes // *Global Change Biology*. 2017. Vol. 23. P. 177–190.

34. 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.

35. Knoke T., Ammer C., Stimm B. et al. Admixing broadleaved to coniferous tree species: A review on yield, ecological stability and economics // *European Journal of Forest Research*. 2008. Vol. 127. P. 89–101.

36. Krajnc L., Farrelly N., Hartea A.M. The influence of crown and stem characteristics on timber quality in softwoods // *Forest Ecology and Management*. 2019. Vol. 435. P. 8–17.

37. Luo Y., Wang X., Ouyang Z. et al. A review of biomass equations for China's tree species // *Earth System Science Data*. 2020. Vol. 12(1). P. 21–40. DOI: 10.5194/essd-12-21-2020.

38. Meunier F., Moorthy S. M. K., Peaucelle M. et al. Using terrestrial laser scanning to constrain forest ecosystem structure and functions in the Ecosystem Demography model (ED2.2) // *Geoscientific Model Development*. 2022. Vol. 15(12). P. 4783–4803.

39. Muukkonen P., Mäkipää R. Biomass equations for European trees: Addendum // *Silva Fennica*. 2006. Vol. 40(4). P. 763–773.

40. Neuville R., Bates J. S., Jonard F. Estimating forest structure from UAV-mounted LiDAR point cloud using machine learning // *Remote Sensing*. 2021. Vol. 13. Article 352.

41. Owen H. J., Flynn W. R., Lines E. R. Competitive drivers of interspecific deviations of crown morphology from theoretical predictions measured with terrestrial laser scanning // *Journal of Ecology*. 2021. Vol. 109. P. 2612–2628.

42. Poorter H., Jagodzinski A. M., Ruiz-Peinado R. et al. How does biomass allocation change with size and differ among species? An analysis for 1200 plant species from five continents // *New Phytologist*. 2015. Vol. 208(3). P. 736–749.

43. Pretzsch H., Rais A. Wood quality in complex forests versus even-aged monocultures: Review and perspectives // *Wood Science and Technology*. 2016. Vol. 50. P. 845–880.

44. Pretzsch H. The effect of tree crown allometry on community dynamics in mixed-species stands versus monocultures. A review and perspectives for modeling and silvicultural regulation // *Forests*. 2019. Vol. 10(9). Article 810.

45. Schmucker J., Uhl E., Steckel M. et al. Crown allometry and growing space requirements of four rare domestic tree species compared to oak and beech: implications for adaptive forest management // *European Journal of Forest Research*. 2022. Vol. 141. P. 587–604.

46. Usoltsev V. A., Zukow W., Osmirko A. A. et al. Additive biomass models for *Larix* spp. single-trees

sensitive to temperature and precipitation in Eurasia // *Ecological Questions*. 2019. Vol. 30(2). P. 57–67.

47. Verbeek H., Bauters M., Jackson T. et al. Time for a plant structural economics spectrum // *Frontiers in Global Change*. 2019. Vol. 2. Article 43.

48. West G. B., Brown J. H., Enquist B. J. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology // *Science*. 1997. Vol. 276. P. 122–126.

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

50. White E. P., Ernest S. M., Kerkho A. J. et al. Relationships between body size and abundance in ecology // *Trends in Ecology and Evolution*. 2007. Vol. 22. P. 323–330.

51. Whitfield J. All creatures great and small // *Nature*. 2001. Vol. 413. P. 342–344.

52. Wright W. G. Investigation of taper as a factor in measurement of standing timber // *Journal of Forestry*. 1923. Vol. 21. P. 569–581.

53. Yang Q., Su Y., Hu T. et al. Allometry-based estimation of forest aboveground biomass combining LiDAR canopy height attributes and optical spectral indexes // *Forest Ecosystems*. 2022. Vol. 9. Article 100059.

REFERENCES

1. Zagreev V. V. Vseobshchie tablitsy khoda rosta normal'nykh sosnovykh drevostoev [Generic tables of the course of growth of normal pine stands]. In: *Sovremennoe lesoustroistvo i taksatsiya lesa / Sbornik nauchnykh trudov* [Modern forest management and forest taxation / Collection of scientific works]. Iss 4. Moscow : VNIILM, 1974. P. 61–107.

2. Zagreev V. V., Sukhikh V. I., Shvidenko A. Z. et al. Obshchesoyuznye normativy dlya taksatsii lesov [All-Union standards for forest taxation]. Moscow : Kolos, 1992. 494 p.

3. Liepa I. Ya. Dinamika drevesnykh zapasov: prognozirovaniye i ekologiya [Dynamics of wood stocks: forecasting and ecology]. Riga : Zinatne, 1980. 170 p.

4. Mitropol'skiy A. K. Tekhnika statisticheskikh vychisleniy [Statistical computing techniques]. Moscow : Nauka, 1971. 576 p.

5. Paramonov A. A., Tret'yakov S. V., Koptev S. V. Tablitsy khoda rosta normal'nykh ivovykh drevostoev taezhnoi zony severo-vostoka evropeiskoj chasti Rossii [Tables of the course of growth of normal willow stands of the taiga zone of the North-East of the European part of Russia] // *Trudy Sankt-Peterburgskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta lesnogo khozyaistva*. 2021. No. 2. P. 17–27.

6. Paramonov A. A., Usoltsev V. A., Tret'yakov S. V. et al. Biomassa dereviev ivy i ee allometricheskie modeli v usloviyakh Arkhangel'skoj oblasti [Willow tree biomass and its allometric models in the conditions of the Arkhangelsk region] // *Lesa Rossii i khozyaistvo v nikh*. 2022. No. 4. P. 10–19.

7. Sennov S. N. O metodike modelirovaniya proizvoditel'nosti [On the methodology of modeling the stand yield] // *Modelirovaniye i control proizvoditel'nosti drevostoev* [Modeling and monitoring the stand yield]. Kaunas: LitSKhA, 1983. P. 44–46.

8. Usoltsev V. A. Formirovanie stvola u breezy semennogo i poroslevogo proiskhozhdeniya v aspekte allometricheskogo rosta [Stem formation in birch of seed and coppice origin in the aspect of allometric growth] // Vestnik Sel'skokhozyaistvennoj Nauki Kazakhstana. 1976. No. 7. P. 83–88.
9. Usoltsev V. A. Otsenka formy i polnodrevesnosti stvolov s ispol'zovaniem mnozhestvennykh svyazej [Evaluation of the shape and fullness of stems using multiple dependences] // Vestnik Sel'skokhozyaistvennoj Nauki Kazakhstana. 1984. No. 7. P. 75–79.
10. Usoltsev V. A. Produktsionnye pokazateli i konkurentnye otnosheniya dereviev. Issledovanie zavisimostej [Production indicators and competitive relations of trees. Dependency research]. Yekaterinburg: UGLTU, 2013. 553 p. (<http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/2627>).
11. Usoltsev V. A. Biologicheskaya produktivnost' lesoobrazuyushchikh porod v klimaticheskikh gradientakh Evrazii (k menedzhmentu biosfernykh funktsij lesov) [Biological productivity of forest-forming species in the climatic gradients of Eurasia (to the management of biospheric functions of forests)]. Yekaterinburg: Ural State Forest Engineering University, 2016. 384 p. (<http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/5634>).
12. Usoltsev V. A. Fitomassa model'nykh dereviev lesoobrazuyushchikh porod Evrazii: baza dannykh, klimaticheski obuslovlennaya geografiya, taksatsionnye normativy [Phytomass of model trees of forest-forming species of Eurasia: database, climatically determined geography, taxation standards]. Yekaterinburg Ural State Forest Engineering University, 2016. 336 p. (<http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/5696>).
13. Usoltsev V. A. Fitomassa model'nykh dereviev dlya distantsionnoj i nazemnoj taksatsii lesov Evrazii. Elektronnaya baza dannykh. 3 dopolnennoe izdanie. Monografiya. [Single-tree biomass data for remote sensing and ground measuring of Eurasian forests: digital version. The third edition, enlarged]. Yekaterinburg : Botanical Garden of Ural Branch of RAS, Ural State Forest Engineering University, 2023. (CD-ROM). (<http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/12451>).
14. Usoltsev V. A., Tsepordey I. S., Paramonov A. A. et al. Sravnitel'nyy meta-analiz allometricheskikh modelej biomassy bystrorastushchikh listvennykh porod [Comparative meta-analysis of allometric models of fast-growing hardwood biomass] // Biosphera. 2023. Vol. 15(1). P. 7–20.
15. Usoltsev V. A., Tsepordey I. S., Noritsin D. V. Ranzhirovanie lesoobrazuyushchikh rodov Evrazii po sbezhistosti (otnositel'noj vysote) stvola [Ranking of the forest-forming genera of Eurasia by the slenderness (relative height) of the stem] // Khvojnye Boreal'noj Zony. 2023. Vol. 41(2). P. 175–184.
16. Falaleev E. N., Polyakov V. S. Khod rosta modal'nykh frevostoev pikhty Angarskogo rayona [The course of growth of modal fir stands of the Angara district] // Khod rosta osnovnykh lesoobrazuyushchikh porod Sibiri [The course of growth of the main forest-forming species of Siberia]. Krasnoyarsk : SibTI, 1975. P. 125.
17. Bartkowiec L., Paluch J. Morphological plasticity of six tree species with different light demands growing in multi-layered deciduous forests in Central Europe // European Journal of Forest Research. 2023. Vol. 142(5). P. 1177–1195.
18. Baskerville G. L. Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass // Canadian Journal of Forest Research. 1972. Vol. 2. P. 49–53.
19. Basuki T. M., Van Laake P. E., Skidmore A.K. et al. Allometric equations for estimating the above-ground biomass in tropical lowland Dipterocarp forests // Forest Ecology and Management. 2009. Vol. 257. P. 1684–1694.
20. Brooks J. R., Jiang L., Ozcelik R. Compatible stem volume and taper equations for Brutian pine, cedar of Lebanon, and cilicica fir in Turkey // Forest Ecology and Management. 2008. Vol. 256(1). P. 147–151.
21. Campos M. B., Litkey P., Wang Y. et al. Long-term terrestrial laser scanning measurement station to continuously monitor structural and phenological dynamics of boreal forest canopy // Frontiers in Plant Science. 2021. Vol. 11. Article 606752.
22. Enquist B. J., Brown J. H., West G. B. Allometric scaling of plant energetics and population density // Nature. 1998. Vol. 395. P. 163–165.
23. Erteld W. Groesse und Entwicklung des h/d-Wertes in Kieferbestaenden // Allgemeine Forst- und Jagdzeitung. 1979. Vol. 150. P. 72–75.
24. Forrester D. I., Benneter A., Bouriaud O. et al. Diversity and competition influence tree allometric relationships—developing functions for mixed-species forests // Journal of Ecology. 2017. Vol. 105. P. 761–774.
25. Fu L. Y., Zeng W. S., Tang S. Z. et al. Using linear mixed model and dummy variable model approaches to construct compatible single-tree biomass equations at different scales – A case study for Masson pine in Southern China // Journal of Forest Science. 2012. Vol. 58(3). P. 101–115.
26. Gould S. Allometry and size in ontogeny and phylogeny // Biological Reviews. 1966. Vol. 41. P. 587–640.
27. Gray H. R. The form and taper of forest tree stems. Institute paper 32, Imperial Forestry Institute, University of Oxford, 1956. 78 p.
28. Guo L., Wu Y., Deng L. et al. A feature-level point cloud fusion method for timber volume of forest stands estimation // Remote Sensing. 2023. Vol. 15. Article 2995.
29. Hjelm B. Stem taper equations for poplars growing on farmland in Sweden // Journal of Forestry Research (Harbin). 2013. Vol. 24. P. 15–22.
30. Hosoda K., Iehara T. Aboveground biomass equations for individual trees of *Cryptomeria japonica*, *Chamaecyparis obtusa* and *Larix kaempferi* in Japan // Journal of Forestry Research. 2010. Vol. 15(5). P. 299–306.
31. Hulshof C. M., Swenson N. G., Weiser M D. Tree height-diameter allometry across the United States // Ecology and Evolution. 2015. Vol. 5. P. 1193–1204.
32. Jenkins J. C., Chojnacky D. C., Heath L. S. et al. Comprehensive database of diameter-based regressions for North American tree species. USDA Forest Service Northeastern Research Station. General Technical Report NE-319, 2004. 48 p.
33. Jucker T., Caspersen J., Chave J. et al. Allometric equations for integrating remote sensing imagery into

forest monitoring programmes // *Global Change Biology*. 2017. Vol. 23. P. 177–190.

34. 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.

35. Knoke T., Ammer C., Stimm B. et al. Admixing broadleaved to coniferous tree species: A review on yield, ecological stability and economics // *European Journal of Forest Research*. 2008. Vol. 127. P. 89–101.

36. Krajnc L., Farrelly N., Hartea A.M. The influence of crown and stem characteristics on timber quality in softwoods // *Forest Ecology and Management*. 2019. Vol. 435. P. 8–17.

37. Luo Y., Wang X., Ouyang Z. et al. A review of biomass equations for China's tree species // *Earth System Science Data*. 2020. Vol. 12(1). P. 21–40. DOI: 10.5194/essd-12-21-2020.

38. Meunier F., Moorthy S. M. K., Peaucelle M. et al. Using terrestrial laser scanning to constrain forest ecosystem structure and functions in the Ecosystem Demography model (ED2.2) // *Geoscientific Model Development*. 2022. Vol. 15(12). P. 4783–4803.

39. Muukkonen P., Mäkipää R. Biomass equations for European trees: Addendum // *Silva Fennica*. 2006. Vol. 40(4). P. 763–773.

40. Neuville R., Bates J. S., Jonard F. Estimating forest structure from UAV-mounted LiDAR point cloud using machine learning // *Remote Sensing*. 2021. Vol. 13. Article 352.

41. Owen H. J., Flynn W. R., Lines E. R. Competitive drivers of interspecific deviations of crown morphology from theoretical predictions measured with terrestrial laser scanning // *Journal of Ecology*. 2021. Vol. 109. P. 2612–2628.

42. Poorter H., Jagodzinski A. M., Ruiz-Peinado R. et al. How does biomass allocation change with size and differ among species? An analysis for 1200 plant species from five continents // *New Phytologist*. 2015. Vol. 208(3). P. 736–749.

43. Pretzsch H., Rais A. Wood quality in complex forests versus even-aged monocultures: Review and

perspectives // *Wood Science and Technology*. 2016. Vol. 50. P. 845–880.

44. Pretzsch H. The effect of tree crown allometry on community dynamics in mixed-species stands versus monocultures. A review and perspectives for modeling and silvicultural regulation // *Forests*. 2019. Vol. 10(9). Article 810.

45. Schmucker J., Uhl E., Steckel M. et al. Crown allometry and growing space requirements of four rare domestic tree species compared to oak and beech: implications for adaptive forest management // *European Journal of Forest Research*. 2022. Vol. 141. P. 587–604.

46. Usoltsev V. A., Zukow W., Osmirko A. A. et al. Additive biomass models for *Larix* spp. single-trees sensitive to temperature and precipitation in Eurasia // *Ecological Questions*. 2019. Vol. 30(2). P. 57–67.

47. Verbeek H., Bauters M., Jackson T. et al. Time for a plant structural economics spectrum // *Frontiers in Global Change*. 2019. Vol. 2. Article 43.

48. West G. B., Brown J. H., Enquist B. J. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology // *Science*. 1997. Vol. 276. P. 122–126.

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

50. White E. P., Ernest S. M., Kerkho A. J. et al. Relationships between body size and abundance in ecology // *Trends in Ecology and Evolution*. 2007. Vol. 22. P. 323–330.

51. Whitfield J. All creatures great and small // *Nature*. 2001. Vol. 413. P. 342–344.

52. Wright W. G. Investigation of taper as a factor in measurement of standing timber // *Journal of Forestry*. 1923. Vol. 21. P. 569–581.

53. Yang Q., Su Y., Hu T. et al. Allometry-based estimation of forest aboveground biomass combining LiDAR canopy height attributes and optical spectral indexes // *Forest Ecosystems*. 2022. Vol. 9. Article 100059.

© Усольцев В. А., Цепордей И. С., 2023

Поступила в редакцию 23.11.2023

Принята к печати 01.12.2023