

УДК 630*52:630*174.754

РАНГОВОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ФРАКЦИЙ ФИТОМАССЫ ДЕРЕВЬЕВ В НОВОМ ОСВЕЩЕНИИ

В. А. Усольцев^{1,2}, И. С. Цепордей¹

¹ Ботанический сад УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202а

² Уральский государственный лесотехнический университет
620100, Екатеринбург, Сибирский тракт, 37

E-mail: usoltsev50@mail.ru; ivan.tsepordey@yandex.ru

Поступила в редакцию 30.03.2023 г.

Вследствие наблюдаемых климатических сдвигов актуализируется проблема адекватной оценки углероддепонирующей способности лесов и ее возможных климатически обусловленных изменений. Для достижения оптимальной продуктивности растения должна быть обеспечена определенная пропорциональность между его органами, которая зависит в том числе от относительного количества фитомассы в них. В отличие от теорий метаболического масштабирования и адаптивного распределения масс, выполненное исследование связано с концепцией, основанной на негауссовских распределениях. С использованием опубликованных данных о фитомассе 4515 деревьев лесообразующих хвойных родов Евразии изложена новая концепция ранжирования фракций фитомассы на основе модифицированной модели Ципфа – Парето. В связи с тем, что ствол и ветви в архитектонике дерева выполняют одну и ту же функцию, а именно осуществление ксилемного и флоэмного транспорта и поддержание ассимиляционного аппарата дерева в пространстве полога, названные две фракции мы объединяем при ранжировании фитомасс в один общий блок. Поскольку у однолетних сеянцев ветви отсутствуют, и хвоя крепится непосредственно к их стволу (оси побега), объединение фитомасс ствола и ветвей в единый блок позволило рассмотреть динамику распределения фитомасс в растении в полном возрастном диапазоне, от сеянцев до спелых деревьев. Приняв ранжирование фитомасс в последовательности ствол плюс ветви, корни и хвоя, мы установили на начальном этапе роста растений положительную связь с рангом фитомасс. По мере роста растения названная положительная связь меняет знак и становится отрицательной. Представленная закономерность подтверждена статистически на уровне $p < 0.999$. Смена знака коэффициента конкуренции за ресурс происходит у всех родов в довольно узком возрастном диапазоне (от 2 до 7 лет).

Ключевые слова: *Pinus L., P. sibirica Du Tour, P. koraiensis Siebold & Zucc., Abies Mill., Picea A. Dietr., Larix Mill., Cryptomeria D. Don., теории распределения ассимилятов в дереве, модель Ципфа – Парето, коэффициент конкуренции за ресурс, возрастная смена знака коэффициента конкуренции за ресурс.*

DOI: 10.15372/SJFS20230404

ВВЕДЕНИЕ

В связи с наблюдаемыми климатическими сдвигами, актуализируется проблема адекватной оценки углероддепонирующей способности лесов и ее возможных климатически обусловленных изменений. С выходом на глобальный уровень моделирования биологической продуктивности лесов всё в большей степени начинает проявляться принцип несовместимости: чем

глубже анализируется реальная сложная экосистема, тем неопределеннее наше понимание ее поведения (Заде, 1974; Розенберг, 1980; Комаров, 2007). Богатство растительного мира на фоне непрерывно изменяющейся внешней среды затрудняет получение обобщающих закономерностей. основополагающий отличительный признак стохастических закономерностей: чем больше их обобщают, тем в большей степени результат обобщения отдаляется от понятия «за-

кон» (Assman, 1961; Шмитхюзен, 1966; Антанайтис и др., 1986; Møller, Jennions, 2002; Dhar, Giuliani, 2010; Усольцев, 2016).

В подобной ситуации особое место занимают аллометрические соотношения между количественными характеристиками организмов (Snell, 1892; Dubois, 1897; Thompson, 1917; Мина, Клевезаль, 1976; Кофман, 1986; Воробейчик, 2001), имеющие в двойных логарифмических координатах общий вид

$$\ln Y = \ln a + b \ln X, \quad (1)$$

где Y – масса того или иного органа особи; X – масса всей особи или ее размер; b – экспонента масштабирования.

Для достижения оптимальной продуктивности растения должна быть обеспечена определенная пропорциональность между его составными органами, которая зависит в том числе от относительного количества фитомассы в этих органах (Poorter et al., 2012). Известно несколько теорий распределения ассимилятов в органах растений (Davidson, 1969; Рачко, 1979; Waring, 1980; Oliver, Larson, 1990; Palumets, 1991; Nilsson, Albrektson, 1993; Liu et al., 2020; Delerue et al., 2022; Deng et al., 2023). В основу одной из них, известной как «теория метаболического масштабирования» (MST), положен фракталоподобный дизайн системы водного транспорта в сосудах. Она постулирует, что в соотношениях листва : ствол и листва : корни оптимальной является экспонента b , равная $3/4$ (West et al., 1997; Enquist, Niklas, 2002). Поскольку коэффициент детерминации в названных соотношениях варьировал в диапазоне от 0.97–0.99, высказано предположение, что при условии точного определения регрессионных коэффициентов модели (1) можно объяснить изменчивость распределения фитомассы во всем растительном царстве на 97–99 % (McCarthy et al., 2007).

Затем была предложена альтернатива MST-моделям, которую назвали теорией адаптивного распределения масс (АРТ) (Poorter et al., 2012). В ходе онтогенеза изменяется физиологическая активность органов, и распределение масс благодаря соответствующим адаптациям корректируется согласно изменениям в размерах растений. В результате вместо стабильного значения, равного $3/4$ по MST-модели, экспонента масштабирования b согласно АРТ-модели по мере увеличения массы растения снижается в соотношении листва : ствол с 0.90 до 0.58 и в соотношении листва : корни – с 1.01 до 0.67 (Poorter et al., 2015). Закономерности изменения экспоненты

b согласно АРТ-модели не относятся к всеобщим: например у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) (Усольцев, 2016) в соотношении хвоя : ствол с увеличением размера дерева она вначале снижается с 1.37 до 0.73, а затем увеличивается с 0.73 до 0.85. В соотношении хвоя : корни экспонента b вначале снижается с 1.21 до 0.77, а затем возрастает с 0.77 до 1.28.

Наше исследование связано с иным подходом, основанным на «негауссовских распределениях» (Ivancheva, 2001; Соловьев и др., 2012). Они используются в задачах распределения ресурсов при максимизации общей полезности, причем не только в биологических и экологических, но также в политических и экономических системах (Суховольский, 2004; Benguigui, Blumenfeld-Lieberthal, 2007; Delong, 2011). Одно из таких распределений описывается уравнением Ципфа – Парето, или свободной конкуренции (Mandelbrot, 1961; Суховольский, 1996, 1997; Benguigui, Blumenfeld-Lieberthal, 2007; Подлазов, 2009; Delong, 2011; Соловьев и др., 2012; Суховольский и др., 2013, 2022; Комаров и др., 2017; Komarov et al., 2017). Применительно к древесным растениям уравнение имеет вид

$$\ln P_j = a - b \ln i, \quad (2)$$

где P_j – фитомасса j -й фракции (ствол, корни, ветви, листва или хвоя), кг; i – ранг фракции, т. е. ее порядковый номер в убывающем ряду: ствол, корни, ветви, листва или хвоя; b – коэффициент конкуренции за ресурс.

Установлено, что коэффициент конкуренции за ресурс (по модулю) с возрастом увеличивается (Суховольский, Иванова, 2015; Суховольский и др., 2022). Показано как его увеличение с возрастом дерева для сосны, березы (*Betula* L.) и осины (*Populus tremula* L.), так и снижение для ели (*Picea A. Dietr.*) (Соловьев и др., 2012). Регрессионный анализ коэффициента b с возрастом у 6 древесных видов показал отсутствие связи или слабую связь ($R^2 = 0.1$ – 0.4) (Комаров и др., 2017; Komarov et al., 2017). Видимо, следует согласиться с мнением О. Г. Чертова с соавт. (2007): «Правило перераспределения полного прироста биомассы дерева в приросты различных органов зависит от возрастного статуса дерева. ...Задача перераспределения прироста является хорошо известной в моделировании лесных сообществ, однако она окончательно не решена» (с. 156).

Во всех упомянутых случаях наибольшая доля фитомассы приходится на ствол, а наименьшая – на ассимиляционный аппарат. Однако у семян порядок обратный, а именно, наи-

большая доля фитомассы приходится на хвою и наименьшая – на ствол (Фрейберг и др., 1998; Якимов и др., 2004; Данилов и др., 2009; Воробьев, Хамитов, 2015; Острошенко и др., 2015; Мамаев, Жемкова, 2019; Мухортов, Антропова, 2019; Оплетаев и др., 2021). Это означает, что на каком-то возрастном этапе происходит смена порядка ранжирования фракций фитомассы. А. С. Комаров с соавт. (2017; Komarov et al., 2017) полагают, что установление возраста, при котором происходит смена названных ранжирований, является приоритетным направлением дальнейших исследований в плане развития теории распределения ассимилятов в растениях.

Цель настоящего исследования – выполнить анализ рангового распределения фракций фитомассы у основных древесных видов Евразии и установить, меняется ли знак коэффициента конкуренции с возрастом в модели рангового распределения масс, и если названный знак меняется, то в каком возрасте деревьев это происходит.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Основу для решения поставленной задачи составила авторская база данных о фитомассе деревьев лесообразующих видов Евразии (Usoltsev, 2020), а также были привлечены данные о фитомассе семян, опубликованные в печати (Фрейберг и др., 1998; Якимов и др., 2004; Данилов и др., 2009; Воробьев, Хамитов, 2015; Острошенко и др., 2015; Мамаев, Жемкова, 2019; Мухортов, Антропова, 2019; Оплетаев и др., 2021). Насколько нам известно, данных по фракционному составу фитомассы семян лиственных видов в литературе практически нет, и мы ограничиваемся здесь шестью хвойными родами как совокупностями викарирующих видов. Характеристика совокупных исходных данных в количестве 4515 модельных деревьев дана в табл. 1.

Не вдаваясь в концептуальную подоплеку модели (2), детально изложенную предыдущи-

Таблица 1. Характеристика исходных данных о 4515 модельных деревьях

Порядковый номер рода	Виды	Число наблюдений	Возраст, лет	Высота, м	Фитомасса, кг			
					Листвы (хвои)	ветвей	ствола	корней
Двухвойные сосны								
1	С. обыкновенная, с. Массона (<i>P. massoniana</i> Lamb.), с. густоцветковая (<i>P. densiflora</i> Siebold et Zucc.), с. Тунберга (<i>P. thunbergii</i> Parl.)	2180	1-430	0.05-37	0.00021-63	0.0011-244	0.00006-1781	0.00013-103
Ель								
2	Е. обыкновенная (<i>P. abies</i> (L.) H. Karst.), е. сибирская (<i>P. obovata</i> Ledeb.), е. Шренка (<i>P. schrenkiana</i> Fisch. & C. A. Mey.), е. аянская (<i>P. jezoensis</i> (Siebold & Zucc.) Carrière)	890	3-250	0.04-44	0.0002-222	0.001-360	0.00016-454	0.00019-350
Пихта (<i>Abies</i> Mill.)								
3	П. сибирская (<i>A. sibirica</i> Ledeb.), п. белая (<i>A. alba</i> Mill.), п. белокорая (<i>A. nephrolepis</i> (Trautv. ex Maxim.) Maxim.), п. сахалинская (<i>A. sachalinensis</i> (F. Schmidt) Mast.), п. Вича (<i>A. veitchii</i> Lindl.)	540	4-227	0.15-33	0.0004-117	0.00001-465	0.0002-2133	0.0006-315
Лиственница (<i>Larix</i> Mill.)								
4	Л. сибирская (<i>L. sibirica</i> Ledeb.), л. европейская (<i>L. decidua</i> Mill.), л. Сукачева (<i>L. sukaczewii</i> Dylis), л. Каяндера (<i>L. cajanderi</i> Mayr.), л. Гмелина (<i>L. gmelinii</i> (Rupr.) Kuzen.), л. Кемпфера (<i>L. kaempferi</i> (Lamb.) Carrière), л. ольгинская (<i>L. olgensis</i> A. Henry)	535	1-420	0.04-34	0.00001-76.6	0.004-448	0.000001-3386	0.000002-768
Пятихвойные сосны <i>Haploxylon</i> (Koehne) Pilg.								
5	Кедр сибирский (<i>Pinus sibirica</i> Du Tour.), к. корейский (<i>P. koraiensis</i> Siebold & Zucc.)	150	4-205	0.15-27	0.0012-47.7	0.0001-135	0.0007-724	0.0008-45
Криптомерия (<i>Cryptomeria</i> D. Don)								
6	К. японская (<i>C. japonica</i> (Thunb. ex L. f.) D. Don.)	220	2-215	0.9-42	0.04-87.7	0.03-174	0.11-2232	0.13-146

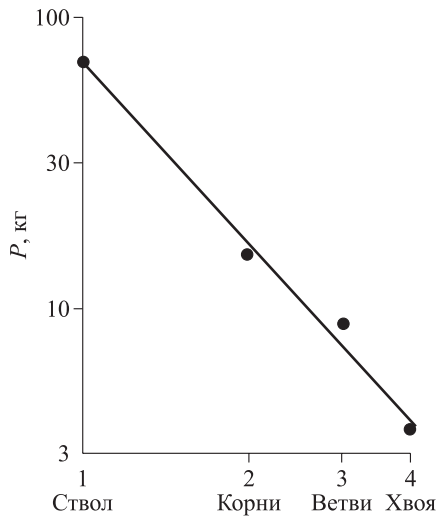


Рис. 1. Распределение фракций фитомассы дерева диаметром 16 см в 170-летнем насаждении сосны обыкновенной в убывающем ряду: ствол, корни, ветви и хвоя (Иванчиков, 1971).

Показана расчетная линия регрессии ($\ln P = 4.2164 - 2.1181 \ln i$; $R^2 = 0.984$) на фоне экспериментальных данных.

ми исследователями (Суховольский, 1996, 1997, 2004; Суховольский, Иванова, 2015; Комаров и др., 2017; Komarov et al., 2017; Суховольский и др., 2022), покажем распределение фитомассы 170-летнего дерева с диаметром ствола 16 см в убывающей последовательности: ствол, корни, ветви, хвоя (рис. 1).

В данном случае коэффициент детерминации составил 98 %, хотя материалы базы данных (Usoltsev, 2020) свидетельствуют о наличии также меньших его значений, когда, например, хвоя и ветви в 45-летнем сосняке у некоторых деревьев меняются местами в ранжированном ряду (Казимиров и др., 1977).

Аналогичные графики с сохранением ранжирования, показанного на рис. 1, выполнены для распределения фракций фитомассы семян кедр сибирского (Воробьев, Хамитов, 2015) и лиственницы Сукачева (Оплетаев и др., 2021) (рис. 2).

Констатируем два основных отличия закономерностей, показанных на рис. 1 и 2. Во-первых, в отличие от убывающей последовательности фракций фитомассы сосны в возрасте 170 лет в ряду: ствол, корни, ветви, хвоя, та же последовательность в возрасте семян является возрастающей. Во-вторых, масса ветвей, соответствующая на рисунках рангу 3, на рис. 2 отсутствует, так как хвоя примыкает непосредственно к стволу семени.

Если по рис. 1 возможно восстановить фитомассу любой фракции в случае ее отсутствия в

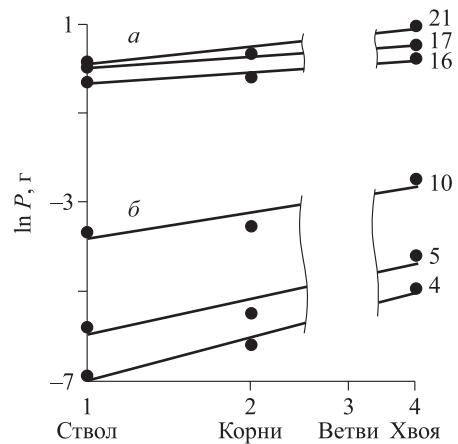


Рис. 2. Распределение фракций фитомассы семян кедр сибирского (а) (Воробьев, Хамитов, 2015) и лиственницы Сукачева (б) (Оплетаев и др., 2021) в возрастающем ранжированном ряду: ствол, корни и хвоя.

Цифрами показана высота растения, см.

исходных данных, то рис. 2 в отношении массы ветвей может ввести в заблуждение: массу ветвей по рис. 2 в данном случае восстановить невозможно по причине ее отсутствия в реальности. Но спустя 3–4 года, по мере роста растения, хвоя начинается крепиться не к стволу, а к нарождающимся ветвям, и ранжирование фракций фитомассы приобретает иной вид (рис. 3).

Аналогичное «проседание» массы ветвей в ранжированном ряду показано на примере 5-летних семян В. Д. Стакановым (1990). Лишь спустя 10–15 лет масса ветвей встраивается в ранжированный ряд, как показано на рис. 1. Если ствол и ветви в архитектонике дерева вы-

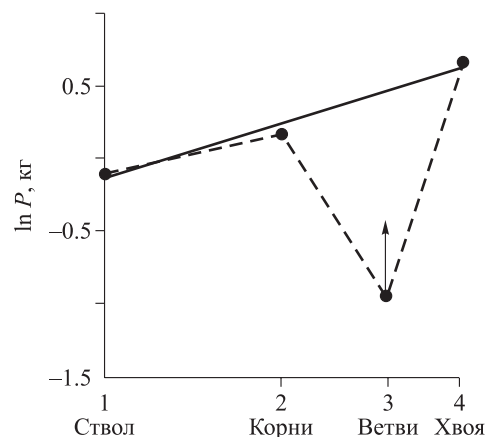


Рис. 3. Распределение фракций фитомассы 4-летних семян пихты цельнолистной (*Abies holophylla* Maxim.) (Острошенко и др., 2015) в возрастающем ранжированном ряду: ствол, корни, ветви и хвоя.

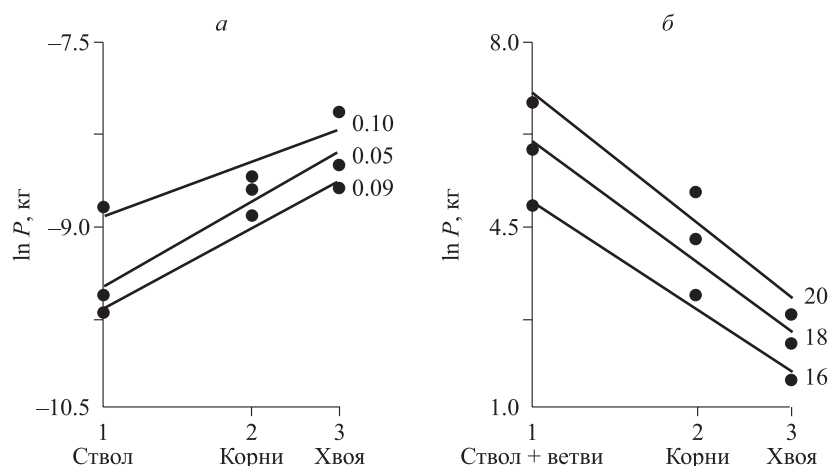


Рис. 4. Распределение фракций фитомассы сосны обыкновенной по рангам. *a* – у однолетних сеянцев (Мухортов, Антропова, 2019; Мамаев, Жемкова, 2019), *б* – у деревьев в возрасте 170 лет (Иванчиков, 1971). Цифрами показана высота растений, м.

полняют одни и те же функции, а именно осуществление ксилемного и флоэмного транспорта и поддержание ассимиляционного аппарата дерева в пространстве полога, то имеет смысл эти фракции рассматривать в плане ранжирования совокупно. Тогда можно показать смену возраста растущей последовательности: ствол, корни и хвоя в возрасте сеянцев, убывающей последовательностью: ствол плюс ветви, корни и хвоя – в спелом возрасте (рис. 4, *a*, *б*).

Сказанное находится не только в рамках АРТ-модели, предполагающей, что фитомасса распределяется в приоритетном порядке на строительство органов растения, ответственных за потребление наиболее ограниченного ресурса (Roorter et al., 2012, 2015) и не только в рамках модели свободной конкуренции при распределении ресурсов (Суховольский и др., 2022), но и соответствует концепции имитационной модели распределения фракций фитомассы у деревьев. При разработке подобной имитационной модели Я. К. Палуметс (1990) выделил три блока по приоритетам в получении ассимилятов: хвоя, корни и ствол. Согласно его концепции, фитомасса ствола (и ветвей) является мерой избытка ассимилятов, которые остаются после удовлетворения потребностей хвои и корней.

Как было упомянуто выше, коэффициент *b* в модели 2 изменяется с возрастом. Если в возрастном диапазоне эксплуатационных лесов коэффициент *b* изменяет лишь свое значение (Суховольский, Иванова, 2015; Суховольский и др., 2022), то в возрастном диапазоне от сеянцев до спелых деревьев он меняет также и знак (рис. 4). Поэтому применительно к совокуп-

ности деревьев того или иного вида модель 2 должна быть дополнена не только независимой переменной возраста растения (*A*, лет), но и комбинированной переменной, учитывающей совместное действие возраста и ранга дерева и представленной произведением $(\ln A) \times (\ln i)$. В 3D-интерпретации подобная структура модели представляет в координатах фитомасса – возраст – ранг дерева пропеллерообразную поверхность, подобную тем, что ранее были нами показаны для распределений фитомассы деревьев и древостоев в координатах фитомасса – температура – осадки (Цепордей, Усольцев, 2022).

Из рис. 2 и 4 следует, что фитомасса фракций связана с размером дерева. Поэтому модель 2 применительно к совокупности деревьев того или иного вида необходимо кроме возраста растения дополнить еще одной независимой переменной, а именно высотой растения. Высота растения в данном случае более предпочтительна в качестве независимой переменной по сравнению с диаметром ствола, поскольку последний замеряется у сеянцев у основания стволика, а у основной массы деревьев, представленных в базе данных, – на высоте груди.

Поскольку одна из целей исследования состоит в нахождении возраста, при котором происходит смена знаков коэффициента *b* в модели 2, было бы некорректно при нахождении упомянутой смены знака включать в модель некоторое среднее значение высоты растения, поскольку она, как и фитомасса, изменяется с возрастом. Имеются зависимости двух искомым переменных от одной и той же независимой переменной.

Их раздельное описание приводит к тому, что полученные оценки не будут сбалансированными. Регрессионные зависимости, объединенные в одну логически непротиворечивую концепцию, образуют систему связанных уравнений, основным достоинством которой является внутренняя согласованность оценок (Wagten, 1971). Частным случаем связанных уравнений является их рекурсивная система, в которой зависимая переменная первого уравнения является одной из независимых переменных второго уравнения (Фёрстер, Ренц, 1983). Применение рекурсивной системы уравнений показано на примере составления таблиц биологической продуктивности древостоев (Усольцев, 1988). В нашем случае первое из упомянутых уравнений представлено зависимостью высоты дерева от его возраста (Усольцев, 1985):

$$\ln H = a + b_1 \ln A - b_2 (\ln A)^2, \quad (3)$$

а в качестве второго модифицируем зависимость (2) к виду:

$$\ln P = a + b_1 (\ln i) + b_2 (\ln H) + b_3 (\ln A) - b_4 (\ln A) \times (\ln i). \quad (4)$$

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Путем регрессионного анализа получены численные значения моделей (3) и (4), показанные в табл. 2 после введения поправок на логарифмическое преобразование (Baskerville, 1972).

Все регрессионные коэффициенты моделей 3 и 4 значимы на уровне $p < 0.999$. Коэффициенты детерминации моделей 3 изменяются по родам в диапазоне от 0.65 до 0.95 и моделей 4 – от 0.90 до 0.97.

Для наглядности полученных закономерностей изменения показателей фитомассы от объясняющих ее варьирование переменных, представим модели 4 в графической 3D-интерпретации. Для этого модели 3 протабулированы по задаваемым значениям возраста в диапазоне от 1 до 250 лет, а затем протабулированы модели 4 по задаваемым значениям возраста (1–250), ранга фракции (1–3) и расчетных значений высоты дерева, полученных посредством табулирования моделей 3. По значениям итоговой двухвходовой таблицы для каждого древесного рода (подрода) построены пропеллерообразные 3D-поверхности, наглядно представляющие зависимость фитомассы дерева от ее ранга в ряду распределения и от возраста дерева (рис. 5).

Полученные закономерности и их графическая интерпретация на рис. 5 показали, что на статистически значимом уровне ($p < 0.999$) положительная связь фитомассы деревьев с рангом фитомасс в последовательности: ствол (плюс ветви), корни и хвоя, наблюдаемая в возрасте сеянцев, к возрасту спелости меняет знак, и становится очевидной отрицательная связь фитомасс с их рангом в той же последовательности. Тем самым была решена первая из поставленных задач исследования

Для выполнения второй задачи исследования из двухвходовой таблицы, полученной та-

Таблица 2. Регрессионные коэффициенты и показатели адекватности по родам

Коэффициенты и показатели адекватности	Двухвойные сосны	Ель	Пихта	Лиственница	Пятихвойные сосны	Криптомерия
			Модель 3			
<i>a</i>	–3.0046	–6.8611	–6.2890	–2.1334	–5.7100	–0.1189
<i>b</i> ₁	2.3749	4.0010	3.9572	2.1016	3.2788	0.9238
<i>b</i> ₂	–0.2267	–0.3939	–0.4769	–0.2280	–0.3036	–0.0442
<i>R</i> ²	0.820	0.649	0.849	0.878	0.953	0.657
<i>SE</i>	0.41	0.56	0.48	0.55	0.37	0.42
			Модель 4			
<i>a</i>	–3.2256	–3.8637	–3.2520	–4.4464	–3.4195	–2.6745
<i>b</i> ₁	1.0727	1.9086	1.5395	0.4709	1.7059	0.7458
<i>b</i> ₂	2.3324	2.0374	2.3347	2.5272	2.1958	2.0738
<i>b</i> ₃	0.3391	0.7128	0.3989	0.5671	0.5128	0.4788
<i>b</i> ₄	–0.9598	–0.9607	–0.8533	–0.8334	–0.9163	–0.7273
<i>R</i> ²	0.900	0.916	0.958	0.965	0.970	0.914
<i>SE</i>	0.84	0.67	0.63	0.83	0.67	0.58

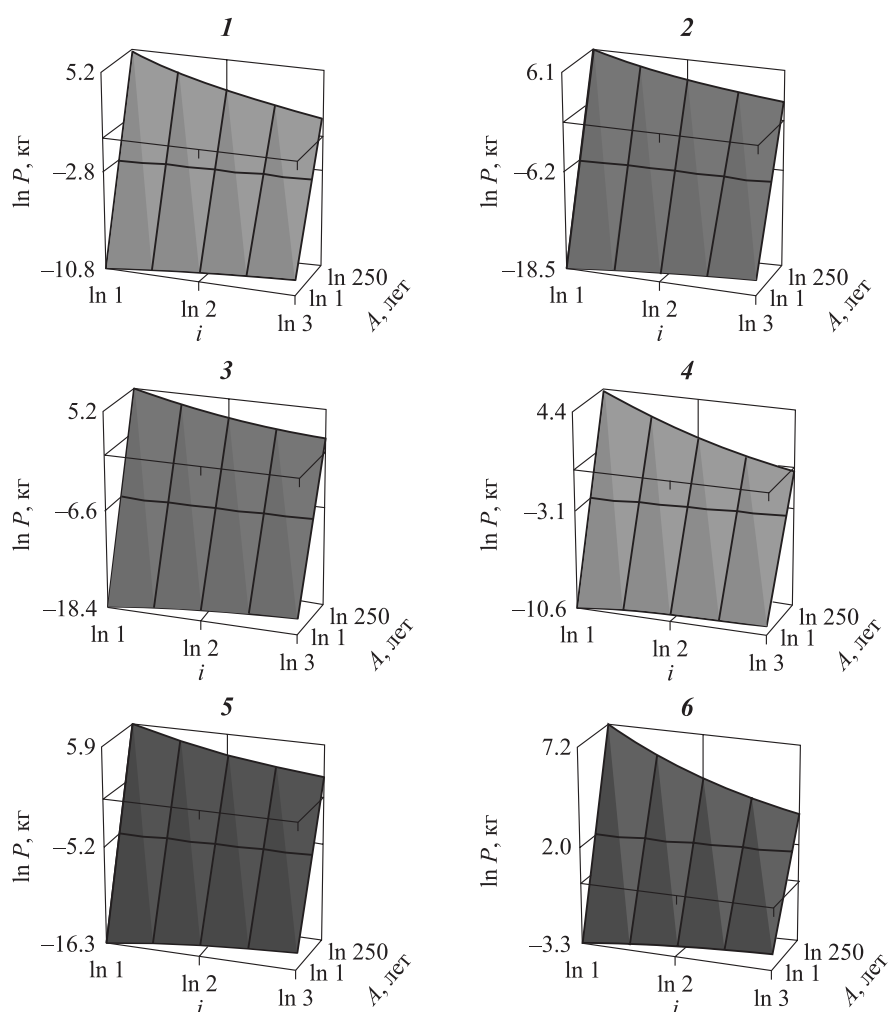


Рис. 5. Диаграммы, показывающие смену положительной связи фитомассы с ее рангом у однолетних сеянцев отрицательной связью в возрасте деревьев 250 лет.

1–6 – роды (см. табл. 1).

булированием рекурсивной системы моделей 3 и 4, были взяты значения фитомассы в узком диапазоне возраста, в котором происходит смена знака регрессионного коэффициента b_1 модели 4, и для названного диапазона построены пропеллерообразные 3D-поверхности, наглядно показывающие, в каком именно возрасте растения происходит смена знака регрессионного коэффициента b_1 модели 4 (рис. 6).

Из рис. 6 следует, что смена знака коэффициента b_1 модели 4 происходит у всех родов в довольно узком возрастном диапазоне в интервале от 2 до 7 лет.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, на основе опубликованных данных о фитомассе деревьев хвойных лесобразующих родов Евразии изложена новая

концепция ранжирования фракций фитомассы на основе модифицированной модели Ципфа – Парето.

На статистически значимом уровне ($p < 0.999$) установлено, что положительная связь фитомассы деревьев с рангом фитомасс в последовательности: ствол (плюс ветви), корни и хвоя, – наблюдаемая в возрасте сеянцев, к возрасту спелости меняет знак, и становится очевидной отрицательная связь фитомасс с их рангом в той же последовательности.

Упомянутая смена знака коэффициента конкуренции за ресурс происходит у всех родов в довольно узком возрастном диапазоне в интервале от 2 до 7 лет.

Вместе с тем следует отметить недостаток используемых исходных данных. Сеянцы представлены у всех родов в возрасте 1–2 года (у кедра сибирского и пихты цельнолистной –

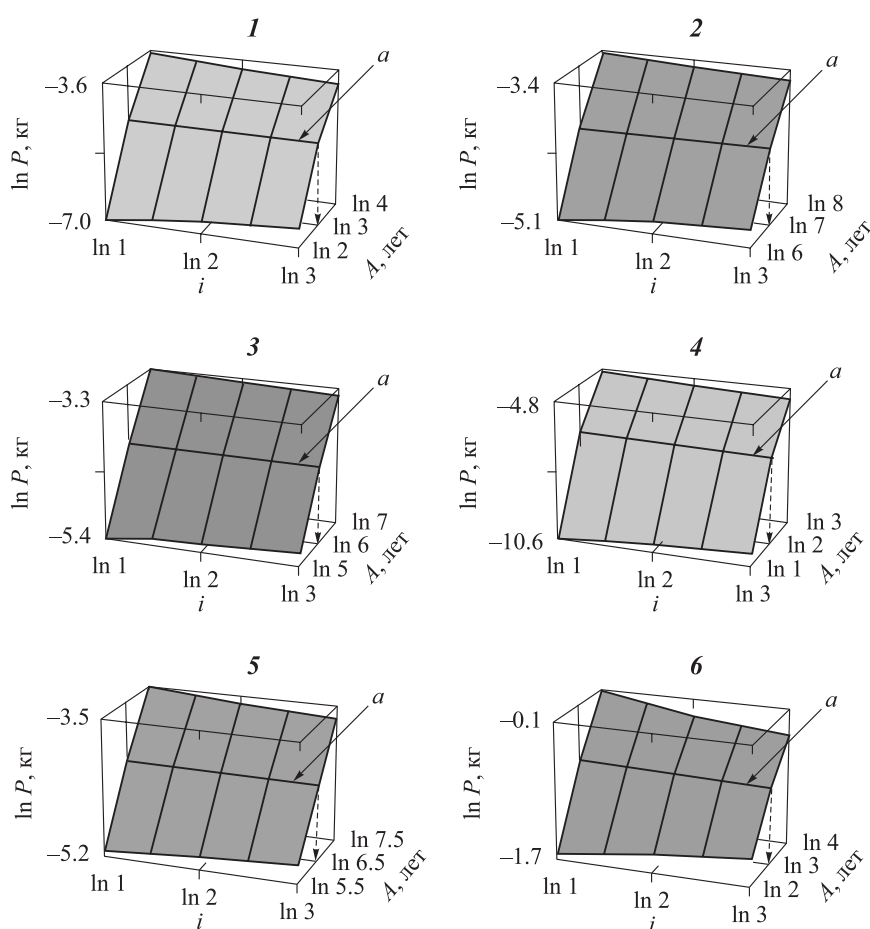


Рис. 6. Диаграммы, показывающие в каком возрасте дерева происходит смена знака регрессионного коэффициента b_1 модели 4. a – линия, параллельная оси $(\ln i)$, показывает, в каком возрасте (пунктирная стрелка) значения всех фракций фитомассы равны между собой.

4 года), и между этими данными и материалами исходной базы (Usoltsev, 2020) имеется примерно 10–20-летний пробел, вызванный отсутствием фактических данных. По мере заполнения названного пробела фактическими данными возраст смены знака коэффициента конкуренции за ресурс в разработанной модели, а также коэффициент, особенно для семян, должны корректироваться.

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического сада УрО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антанайтис В. В., Тябера А. П., Шяпетене Я. А. Законы, закономерности роста и строения древостоев: Метод. пособ. Каунас: Литов. с.-х. акад., 1986. 157 с.
- Воробейчик Е. В. Статическая аллометрия в случае существенно неоднородных выборок: опасность артефакта // Сиб. экол. журн. 2001. Т. 8. № 5. С. 631–636.
- Воробьев В. Н., Хамитов Р. С. Влияние состояния флортаксиса на показатели роста семян кедр сибирского // Вестн. Иркут. гос. с.-х. акад. 2015. Вып. 69. С. 46–52.
- Данилов Ю. И., Попова А. А., Бурцев Д. С. Использование компостов из твердых бытовых отходов в питомниках для удобрения посевов сосны и ели // Лес-2009: Материалы X Междунар. науч.-тех. конф. Брянск: БГИТА, 2009. С. 1–4.
- Заде Л. А. Основы нового подхода к анализу сложных систем и процессов принятия решений // Математика сегодня: сб. перевод. ст. М.: Знание, 1974. С. 5–49.
- Иванчиков А. А. Биологическая и хозяйственная продуктивность сосняков Карелии // Лесные растительные ресурсы Южной Карелии. Петрозаводск: Карелия, 1971. С. 78–85.
- Казимиров Н. И., Волков А. Д., Зябченко С. С., Иванчиков А. А., Морозова Р. М. Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского Севера. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1977. 304 с.
- Комаров А. С. Смена парадигмы математического моделирования в экологии // Моделирование динамики органического вещества в лесных экосистемах / ред. В. Н. Кудеяров. М.: Наука, 2007. С. 13–19.
- Комаров А. С., Гинжул Л. К., Шанин В. Н., Быховец С. С., Бобкова К. С., Кузнецов М. А., Манов А. В., Осипов А. Ф. Особенности распределения биомассы бо-

- реальных видов деревьев по фракциям // Изв. РАН. Сер. биол. 2017. № 6. С. 656–664.
- Кофман Г. Б. Рост и форма деревьев. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1986. 211 с.
- Мамаев А. А., Жемкова Е. С. Влияние субстратов на рост семян сосны горной с ЗКС в Ботаническом саду-институте ПГТУ // Междунар. журн. гуман. и естеств. наук. 2019. № 1. С. 112–114.
- Мина Н. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.
- Мухортов 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: Междунар. сб. науч. ст. Йошкар-Ола: Поволж. гос. технол. ун-т, 2019. С. 42–53.
- 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* DuRoi) // Междунар. науч.-иссл. журн. 2021. № 11 (113). Ч. 1. С. 160–165.
- Острошенко В. В., Острошенко Л. Ю., Острошенко В. Ю. Влияние корневой подкормки стимуляторами роста одно-двухлетних семян пихты почкочешуйной *Abies nephrolepis* (Trautv.) на их дальнейший рост // Вестн. КрасГАУ. 2015. № 10. С. 160–167.
- Палуметс Я. К. Опыт моделирования распределения фитомассы ели // Лесоведение. 1990. № 3. С. 43–48.
- Подлазов А. В. Закон Ципфа и модели конкурентного роста // Новое в синергетике. Нелинейность в современном естествознании / Ред. Г. Г. Малинецкий. М.: Либроком, 2009. С. 229–256.
- Рачко П. Имитационная модель динамики роста дерева как элемента биогеоценоза // Пробл. кибернетики. 1979. Вып. 52. С. 73–111.
- Розенберг Г. С. Математическое моделирование фитотенотических систем // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85. Вып. 2. С. 79–88.
- Соловьев В. А., Нян Ч. Т., Шорохова Е. В. Распределение углерода по фракциям фитомассы различных древостоев и лесного массива // Изв. СПбГЛТА. 2012. Вып. 198. С. 33–40.
- 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 // Журн. общ. биол. 1997. Т. 58. № 5. С. 80–88.
- Суховольский В. Г. Экономика живого: Оптимизационный подход к описанию процессов в экологических сообществах и системах. Новосибирск: Наука, 2004. 140 с.
- 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.
- Суховольский В. Г., Иванова Ю. Д. Рост лесных насаждений как аналог процесса производства в экономических системах: У2Е-модель // Сиб. лесн. журн. 2015. № 3. С. 20–31.
- Суховольский В. Г., Иванова Ю. Д., Ковалев А. В. Рост насаждений кедровой сосны *Pinus sibirica* DuRoi разных бонитетов: оценка влияния регулирующих факторов // Хвойные бореал. зоны. 2022. Т. 40. № 5. С. 388–394.
- Усольцев В. А. Моделирование структуры и динамики фитомассы древостоев. Красноярск: Изд-во Краснояр. гос. ун-та, 1985. 191 с.
- Усольцев В. А. Принципы и методика составления таблиц биопродуктивности древостоев // Лесоведение. 1988. № 2. С. 24–33.
- Усольцев В. А. Биологическая продуктивность лесобразующих пород в климатических градиентах Евразии (к менеджменту биосферных функций лесов). Екатеринбург: УГЛТУ, 2016. 384 с.
- Фёрстер Э., Рёнц Б. Методы корреляционного и регрессионного анализа: Руководство для экономистов. М.: Финансы и статистика, 1983. 302 с. (пер. с нем.).
- Фрейберг И. А., Ермакова М. В., Стеценко С. К. Модификации морфологии и фитомассы семян сосны обыкновенной под влиянием пестицидов // Леса Урала и хоз-во в них. 1998. Вып. 20. С. 166–170.
- Цепордей И. С., Усольцев В. А. Всеобщий характер действия закона Либиха – Шелфорда на биологическую продуктивность лесобразующих видов в климатических градиентах Евразии // Вестн. Поволж. гос. технол. ун-та. Сер: Лес. Экол. Природопольз. 2022. № 4 (56). С. 5–18.
- Чертов О. Г., Комаров А. С., Зудин С. Л., Михайлов А. В. Базовая модель роста дерева, основанная на экологических параметрах // Моделирование динамики органического вещества в лесных экосистемах. М.: Наука, 2007. С. 147–156.
- Шмитхюзен И. Общая география растительности. М.: Прогресс, 1966. 310 с. (пер. с нем.).
- Якимов Н. И., Поплавская Л. Ф., Сероглазова Л. М. Влияние состава субстрата на рост и развитие семян сосны с закрытой корневой системой // Тр. Белорус. гос. технол. ун-та. Сер. 1. Лесн. хоз-во. 2004. Вып. 12. С. 189–192.
- Assmann E. Waldertragskunde: Organische Produktion, Struktur, Zuwachs und Ertrag von Waldbeständen. München, Bonn, Wien: BLV Verlagsgesellschaft, 1961. 492 p.
- Baskerville G. L. Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass // Can. J. For. Res. 1972. V. 2. N. 1. P. 49–53.
- Benguigui L., Blumenfeld-Lieberthal E. A dynamic model for city size distribution beyond Zipf's law // Phys. A: Statistical mechanics and its applications. 2007. V. 384. Iss. 2. P. 613–627.
- Davidson R. L. Effect of root/leaf temperature differentials on root/shoot ratios in some pasture grasses and clover // Ann. Bot. (N. S.). 1969. V. 33. N. 3. P. 561–569.
- Delerue F., Scattolin M., Atteia O., Cohen G. J., Franceschi M., Mench M. Biomass partitioning of plants under soil pollution stress // Comm. Biol. 2022. V. 5. N. 1. Article number: 365.
- Delong V. A. Zipf's law and zeta distribution. BSc Thesis. Czech Tech. Univ. Prague, 2011. 60 p.
- 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. N. 2. Article number: 286.

- Dhar P. K., Giuliani A.* Laws of biology: why so few? // *Syst. Synth. Biol.* 2010. V. 4. N. 1. P. 7–13.
- Dubois E.* Sur le rapport du poids de l'encéphale avec la grandeur du corps chez les mammifères // *Bull. Soc. d'Anthrop.* Paris. 1897. V. 8. P. 337–376.
- Enquist B. J., Niklas K. J.* Global allocation rules for patterns of biomass partitioning in seed plants // *Science*. 2002. V. 295. N. 5559. P. 1517–1520.
- Ivancheva L. E.* The non-Gaussian nature of bibliometric and scientometric distributions: A new approach to interpretation // *J. Amer. Soc. Inf. Sci. Technol.* 2001. V. 52. Iss. 13. P. 1100–1105.
- Komarov A. S., Ginzul L. K., Shanin V. N., Bykhovets S. S., Bobkova K. S., Kuznetsov M. A., Manov A. V., Osipov A. F.* Pattern of biomass partitioning into fractions of boreal trees // *Biol. Bull.* 2017. V. 44. Iss. 6. P. 626–633 (Original Rus. Text © A. S. Komarov, L. K. Ginzul, V. N. Shanin, S. S. Bykhovets, K. S. Bobkova, M. A. Kuznetsov, A. V. Manov, A. F. Osipov, 2017, publ. in *Izv. Akad. Nauk. Ser. Biol.* 2017. N. 6. P. 656–664).
- Liu R., Yang X., Gao R., Hou X., Huo L., Huang Z., Cornelissen J. H. C.* Allometry rather than abiotic drivers explains biomass allocation among leaves, stems and roots of *Artemisia* across a large environmental gradient in China // *J. Ecol.* 2020. V. 109. Iss. 2. P. 1026–1040.
- Mandelbrot B.* Final note on a class of skew distribution functions: Analysis and critique of a model due to H. A. Simon // *Inform. & Control*. 1961. V. 4. N. 2–3. P. 198–216.
- McCarthy M. C., Enquist B. J., Kerkhoff A. J.* Organ partitioning and distribution across the seed plants: assessing the relative importance of phylogeny and function // *Int. J. Plant Sci.* 2007. V. 168. N. 5. P. 751–761.
- Møller A. P., Jennions M. D.* How much variance can be explained by ecologists and evolutionary biologists? // *Oecologia*. 2002. V. 132. N. 4. P. 492–500.
- Nilsson U., Albrektson A.* Productivity of needles and allocation of growth in young Scots pine trees of different competitive status // *For. Ecol. Manag.* 1993. V. 62. P. 173–187.
- Oliver C. D., Larson B. C.* Forest stand dynamics. *Biol. Res. Manag. Ser.* New York: McGraw-Hill, 1990. 467 p.
- Palumets J. K.* Analysis of phytomass partitioning in Norway spruce. VIII *Scripta Bot.* Tartu: Univ. Press., 1991. 95 p.
- Poorter H., Jagodzinski A. M., Ruiz-Peinado R., Kuyah S., Luo Y., Oleksyn J., Usoltsev V. A., Buckley T. N., Reich P. B., Sack L.* How does biomass distribution change with size and differ among species? An analysis for 1200 plant species from five continents // *New Phytol.* 2015. V. 208. Iss. 3. P. 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 Phytol.* 2012. V. 193. N. 1. P. 30–50.
- Snell O.* Die Abhängigkeit des Hirngewichtes von dem Körpergewicht und den geistigen Fähigkeiten // *Arch. für Psychiatrie und Nervenkrankheiten*. 1892. V. 23. P. 436–446.
- Thompson D. A.* On growth and form. Cambridge Univ. Press, 1917. 793 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 St. For. Engineer. Univ.; Bot. Garden, Ural Br. Rus. Acad. Sci., 2020. <https://elar.usfeu.ru/handle/123456789/9647>
- Waring R. H.* Site, leaf area and phytomass production in trees In: Mountain environments and subalpine tree growth: Proc. IUFRO. Workshop, Nov., 1979, Christchurch, New Zealand. Wellington, New Zealand: NZ For. Serv., For. Res. Inst., 1980. P. 125–136.
- Warren W. G.* Record of preplanned and spontaneous discussions concerning the paper by Furnival G. M. and Wilson R. W. «Systems of equations for predicting forest growth and yield» // *Stat. Ecol.* 1971. V. 3. P. 56–57.
- West G. B., Brown J. H., Enquist B. J.* A general model for the origin of allometric scaling laws in biology // *Science*. 1997. V. 276. N. 5309. P. 122–126.

RANK DISTRIBUTION OF A TREE PHYTOMASS FRACTIONS IN NEW INTERPRETATION

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

¹ Botanical Garden, Russian Academy of Sciences, Ural Branch
8 Marta Str., 202a, Yekaterinburg, 620144 Russian Federation

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

E-mail: usoltsev50@mail.ru, ivan.tsepordey@yandex.ru

Due to the observed climatic shifts, the problem of an adequate assessment of the carbon depositing capacity of forests and its possible climate-related changes is being actualized. To achieve optimal plant productivity, a certain proportionality between its constituent organs must be ensured, which depends, among other things, on the relative amount of biomass in these organs. In contrast to the theories of metabolic scaling and adaptive mass distribution, the study performed is associated with a concept based on non-Gaussian distributions. Using published data on biomass of 4515 trees of forest-forming coniferous genera of Eurasia, a new concept of ranking biomass fractions based on a modified Zipf-Pareto model is presented. Since the stem and branches of the tree perform the same function in its architectonics, namely, the implementation of xylem and phloem transport and the maintenance of the assimilation apparatus of the tree in the canopy space, we combine these two components into one common block when ranking biomasses. Since the 1-year-old seedling has no branches, and the needles are attached directly to its stem (the axis of the initial sprout), combining the biomasses of the stem and branches into a single block allowed us to consider the dynamics of the distribution of biomasses in the plant in the total age range, from seedlings to mature trees. Having accepted the ranking of biomasses in the sequence: stem plus branches, roots and needles, we established a positive relationship of the biomass with its rank at the initial stage of plant growth. As the plant grows, the named positive relationship changes its sign and becomes negative one. The presented regularity is confirmed statistically at the level of $p < 0.999$. The change of the sign of the coefficient of competition for a resource occurs in all the genera in a fairly narrow age range between 2 and 7 years.

Keywords: *Pinus L., P. sibirica Du Tour, P. koraiensis Siebold & Zucc., Abies Mill., Picea A. Dietr., Larix Mill., Cryptomeria D. Don., theories of assimilate distribution in a tree, the Zipf-Pareto model, the coefficient of competition for a resource, the age change of the sign of the coefficient of competition for a resource.*

How to cite: Usoltsev V. A., Tsepordey I. S. Rank distribution of a tree phytomass fractions in new interpretation // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2023. N. 4. P. 41–51 (in Russian with English abstract and references).