

СТАТЬИ И СООБЩЕНИЯ
РЕСУРСЫ ПОЛЕЗНЫХ РАСТЕНИЙ
И РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

ОЦЕНКА НАДЗЕМНОЙ БИОМАССЫ *ABIES SIBIRICA* (PINACEAE)
НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ
(РЕСПУБЛИКА КОМИ)

© 2022 г. С. И. Тарасов¹, Н. В. Герлинг¹, *

¹Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, г. Сыктывкар, Россия

*e-mail: gerling@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 04.05.2022 г.

После доработки 06.06.2022 г.

Принята к публикации 20.06.2022 г.

В задачи настоящего исследования входило: 1) получить аллометрические зависимости, связывающие морфометрические показатели и биомассу фракций надземной части деревьев пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.), 2) выяснить применимость данных уравнений для оценки биомассы фракций деревьев пихты, произрастающих в различных климатогеографических районах, 3) оценить неопределенность оценки отдельных фракций биомассы. Для реализации поставленных задач в четырех районах таежной зоны Республики Коми, отличающихся лесорастительными условиями, были отобраны 47 модельных деревьев пихты сибирской. Единые аллометрические уравнения, связывающие биомассу фракций надземной части дерева пихты с высотой дерева и его диаметром на высоте груди, получены для абсолютно сухой биомассы древесины ствола (без коры), коры ствола, ветвей и хвои. Показано, что уравнения пригодны для оценки биомассы фракций дерева пихты, по крайней мере в пределах региона, где проводились исследования. Дана оценка неопределенности величин надземной биомассы фракций на основе видового числа.

Ключевые слова: *Abies sibirica*, морфометрические параметры дерева, биомасса, аллометрические уравнения, лесорастительные условия, Республика Коми

DOI: 10.31857/S0033994622030128

На Северо-Востоке европейской части России (Республика Коми) пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.) является одной из лесобразующих пород темнохвойной тайги. В равнинной части южной тайги и южной части средней тайги на территории Республики Коми пихтовые леса отмечены по всем долинам в бассейнах рек Вычегды, Лузы и Летки. Довольно широко распространены пихтовые леса в предгорьях и на склонах Уральского хребта, в особенности в верхней части лесного пояса [1]. Самые северные древостои с участием пихты можно встретить на Приполярном Урале, в верховьях рек Маньи и Народы [2].

Хотя пихта сибирская не входит в число пород, представляющих интерес для лесной промышленности, она, являясь участником круговорота веществ в лесных экосистемах, оказывает непосредственное влияние на их состояние и функционирование. Оценка степени этого влияния определяется количественными характеристиками биологического круговорота веществ, одной из которых является запас органического вещества или биомасса деревьев и древостоев. Исследования по оценке биомассы пихты сибирской в

условиях европейского Севера отсутствуют [3]. В совокупности это определило выбор пихты сибирской как объекта исследования.

Наиболее практикуемым методом для определения запасов органического вещества древостоя в лесных экосистемах является метод модельного дерева, который включает разделение дерева на фракции, отбор аликвот, определение абсолютно сухой массы фракций и нахождение аллометрических уравнений для оценки биомассы отдельных фракций. Полученные уравнения используются затем для оценки биомассы древостоя в целом [4–6].

Особый интерес представляет вопрос о влиянии лесорастительных условий на применимость аллометрических моделей. Мнения по этой проблеме различны. Так, в одной из работ [7] показано, что единая модель для оценки надземной биомассы сохраняется для всех типов тропической растительности, при этом не выявлено влияния региональных различий или факторов окружающей среды. В тоже время, отмечается [8], что необходимо проявлять осмотрительность при применении модельных уравнений к другим террито-

Таблица 1. Районы проведения исследования и координаты мест отбора модельных деревьев *Abies sibirica*
Table 1. Study regions and location of *Abies sibirica* model tree selection sites

№ ППП № PSP	Административный район Administrative district	Координаты места Site coordinates	Число модельных деревьев Number of model trees
1	Прилузский Priluzsky	60°28'55" N, 49°38'26" E	12
2	Троицко-Печорский Troitsko-Pechora	62°04'18" N, 58°26'33" E	12
3	Княжпогостский Knyazhpogostsky	62°15'50" N, 50°40'39" E	11
4	Вуктыльский Vuktylsky	63°59'39" N, 57°28'33" E	12

риям, другим стадиям развития древостоя и другим диапазонам размеров деревьев. С целью изучения вопроса о возможности использования для оценки биомассы надземных фракций дерева пихты сибирской единых уравнений, сбор фактического материала проводился в четырех географических районах.

Целью работы являлась оценка надземной биомассы дерева *Abies sibirica* и подбор аллометрических уравнений, связывающих надземную биомассу отдельных фракций дерева пихты с его морфометрическими показателями.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования были проведены в лесных насаждениях с участием пихты сибирской, расположенных в таежной зоне Северо-Востока европейской части России в Прилузском, Княжпогостском, Троицко-Печорском и Вуктыльском административных районах Республики Коми (табл. 1, рис. 1).

Особенностью выбранных лесных насаждений является приуроченность к поймам рек Печора, Вымь, Луза, Козла-ю. В лесных насаждениях были заложены постоянные пробные площади (ППП) размером 0.25 га. Лесотаксационные описания пробных площадей проводили по стандартной методике [9]. Характеристики древостоев пробных площадей приведены в табл. 2.

По ботанико-географическому районированию территория, где заложены постоянные пробные площади ППП1, ППП2, ППП3, относится к подзоне средней тайги, ППП4 – к подзоне северной тайги [1]. Лесорастительные условия, а именно комплекс климатических, орографических, гидрологических и почвенных факторов, определяющих условия роста лесной растительности и динамику леса в местах отбора модельных деревьев, согласно многолетним исследованиям [10, 11], различаются (табл. 3, 4).

Комплекс климатогеографических условий, соответствующий месту отбора модельных деревьев в

Прилузском климатическом районе (Вычегодско-Мезенская равнина), обозначали как – 1, соответственно, комплекс климатогеографических условий, соответствующий точке отбора модельных деревьев в Печоро-Вычегодском климатическом районе (Печорская низменность), – 2, комплекс климатогеографических условий, соответствующий месту отбора модельных деревьев в Вычегодском климатическом районе (Вычегодско-Мезенская равнина), – 3, комплекс климатогеографических условий, соответствующий месту отбора модельных деревьев в Среднепечорском климатическом районе (Уральский хребет), – 4.

В рамках поставленной в настоящем исследовании проблемы решались следующие задачи: сбор данных по биомассе фракций деревьев пихты сибирской; оценка однородности полученных выборок, подбор аллометрических уравнений, связывающих надземную биомассу отдельных фракций дерева пихты с его морфометрическими показателями, оценка неопределенности результата определения биомассы фракций.

Вблизи пробных площадей было выбрано 47 модельных деревьев пихты сибирской. Отбор моделей проводили в третьем квартале 2017, 2018, 2019 и 2020 гг. Деревья пихты отбирали с диаметрами на высоте 1.3 м, близкими к следующим значениям: 8, 12, 16, 20, 24, 28, 32 см. В среднем было отобрано по 2 дерева каждого диаметра. В надземной биомассе дерева пихты выделяли следующие фракции: ствол (без коры), кора ствола, ветви и хвоя. После рубки дерева измерялась его длина и протяженность кроны (от нижней живой ветви до верхушки). Крону, в зависимости от ее протяженности, разделяли на части (максимально – на 3 части), ветви каждой части взвешивались. Из каждой части отбирали образцы ветвей и хвои. Хвою разделяли по возрастам: хвоя текущего года формирования, хвоя второго года, хвоя третьего года и т.д. Ствол дерева распиливали на фрагменты длиной 1–2 м и взвешивали. От каждого фрагмента ствола отпиливали диск и проводили его взвешивание с корой и без коры (весы WH-C100

Series Micro Crane Scale, Guangzhou WeiHeng Electronics Co., Ltd., стандартная неопределенность результата измерения массы $u(m) = \pm 25.5$ г).

Полученные образцы доставляли в лабораторию для сушки. Все образцы высушивали при 105°C в сушильном шкафу (Binder FD 115, Германия) до прекращения изменения их массы. Затем оценивалась абсолютно сухая масса каждого образца (весы ВЛТ-6100-П, Россия, стандартная неопределенность результата измерения массы $u(m) = \pm 0.15$ г).

Для обозначения переменных в уравнениях соответствующим фракциям надземной биомассы дерева, присваивали следующие индексы: ствол – S , кора – B , ветви – Br , хвоя – N . Значения биомассы фракции обозначали $b_i = \{b_{ij}\}$, где $i = S; B; Br; N$; $j = 1, 2, \dots, n$; n – число деревьев. Переменные, связанные с морфометрическими параметрами обозначали d_j и h_j , где d_j – диаметр j -того дерева на высоте 1.3 м, h_j – высота j -того дерева.

Статистическую проверку гипотезы о принадлежности выборок надземной биомассы фракций дерева пихты к одной генеральной совокупности проводили, следуя имеющимся рекомендациям [12]. Для проверки однородности функций распределения выборок биомассы фракций применяли статистику типа омега-квадрат. Выборки надземной биомассы для каждой фракции дерева пихты, отобранные в разных районах, сравнивались попарно. Сравнение выборок надземной биомассы по каждой фракции проводили на основе непараметрического критерия Лемана–Розенблатта. Критическое значение критерия для уровня значимости $\alpha = 0.05$ равно 0.46.

Дополнительно для сравнения выборок использовали однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA). В качестве нулевой гипотезы рассматривали предположение, что фактор климатогеографических условий не оказывает статистически значимого влияния на изменение случайной величины надземной биомассы дерева. Предварительно проверялось соответствие распределений значений переменных в выборках нормальному закону (критерий Колмогорова–Смирнова) и равенство выборочных дисперсий (критерий Левена). Проверка показала, что условия применимости One Factor ANOVA соблюдаются.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЯ

Проверка однородности выборочных данных

Поскольку места отбора модельных деревьев относятся к разным климатогеографическим районам, на первом этапе оценивалась возможность объединения имеющихся данных по биомассе отдельных фракций надземной части дерева пихты в единую выборку, объединяющую данные по каждой фракции, полученные в разных районах исследования. Формирование единой выборки значений биомассы каждой фракции означало бы возможность перенесения результатов данного исследования с локального уровня пробной площади на уровень региона. Кроме того, это позволило бы значительно сократить статистическую обработку исходных данных. В рамках математико-статистического моделирования эта проблема сводится к выяснению вопроса, можно ли имеющиеся наборы данных биомассы фракций надземной части дерева пихты из разных районов считать выборками из одной и той же генеральной совокупности.

Результаты попарного сравнения выборок надземной биомассы каждой фракции из разных пунктов исследования, полученные с помощью непараметрического критерия Лемана–Розенблатта ($Z_{0.95}$) показали, что величины критерия Z_{ij} для образцов биомассы стволовой древесины (b_S) находятся в пределах 0.029–0.088, для образцов биомассы коры (b_B) – 0.025–0.110, для образцов биомассы ветвей (b_{Br}) – 0.039–0.096, для образцов биомассы хвои (b_N) – 0.039–0.216 (исключением являлось значение критерия для биомассы хвои 2 и 3 районов исследования, составившее 0.488). Таким образом, поскольку $Z_{ij} < Z_{0.95}$ для всех фракций, нулевая гипотеза H_0 об однородности выборок принимается на уровне 0.05, то есть можно полагать, что выборки каждой фракции надземной биомассы дерева пихты получены из одной генеральной совокупности.

Согласно результатам однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA), во всех рассмотренных случаях расчетное значение критерия Фишера ($F = 0.259$ – 0.889) меньше критического ($F < F_{кр}$), что можно интерпретировать как отсутствие статистически значимого влияния фактора ($P = 0.455$ – 0.855) на величины анализируемых параметров объекта исследования – биомассы соответствующих фракций дерева пихты.

Рис. 1. Республика Коми. Расположение мест отбора модельных деревьев: 1 – ППП 1 ($60^\circ 28' 55''$ N, $49^\circ 38' 26''$ E); 2 – ППП 2 ($62^\circ 04' 18''$ N, $58^\circ 26' 33''$ E); 3 – ППП 3 ($62^\circ 15' 50''$ N, $50^\circ 40' 39''$ E); 4 – ППП 4 ($63^\circ 59' 39''$ N, $57^\circ 28' 33''$ E). Красной пунктирной линией обозначена граница Уральских гор.

Fig. 1. The Komi Republic. Sampling locations: 1 – PSP 1 ($60^\circ 28' 55''$ N, $49^\circ 38' 26''$ E); 2 – PSP 2 ($62^\circ 04' 18''$ N, $58^\circ 26' 33''$ E); 3 – PSP 3 ($62^\circ 15' 50''$ N, $50^\circ 40' 39''$ E); 4 – PSP 4 ($63^\circ 59' 39''$ N, $57^\circ 28' 33''$ E). The red dashed line indicates the border of the Ural Mountains.

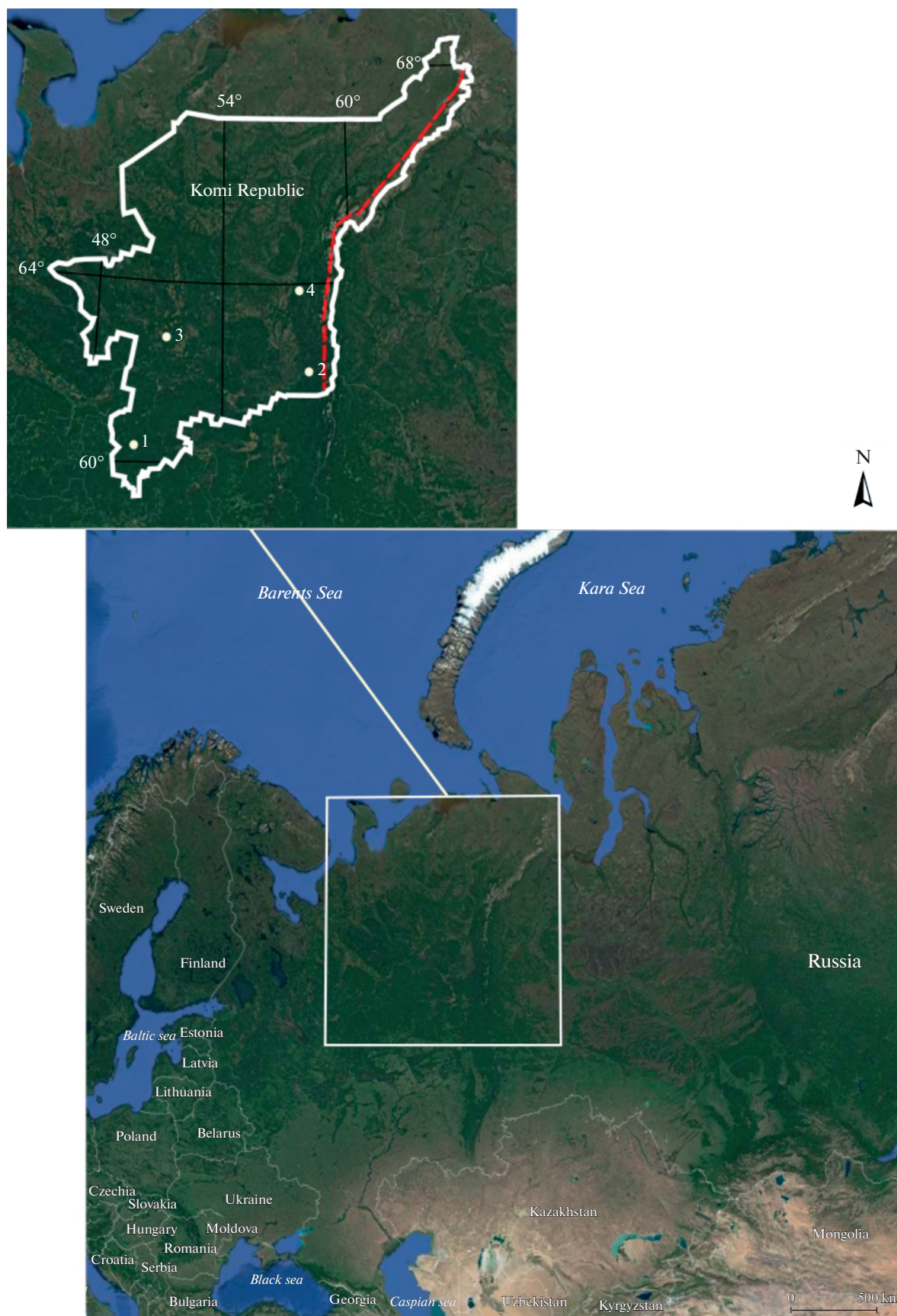


Таблица 2. Лесотаксационные характеристики древостоев на пробных площадях
Table 2. Mensurational characteristics of stands in sample plots

№ ППП № PSP	Класс возраста Age class	Состав Stand composition	Порода Species	Густота, экз./га Density, ind./ha	Запас, м ³ /га Stand volume, m ³ /ha	Средний диаметр, см Mean diameter, cm	Средняя высота, м Average height, m
1	IV	6Пх2Б1С1Е	<i>Abies sibirica</i>	1084	162.6	15.4	18.9
			<i>Betula</i> sp.	152	52.9	36.2	23.3
			<i>Pinus sylvestris</i>	120	26.8	19.1	17.3
			<i>Picea obovata</i>	56	24.5	24.5	17.0
		Всего Total		1412	226.9		
2		5Е2Пх2К1Б	<i>Picea obovata</i>	479	128	13	10
			<i>Abies sibirica</i>	517	50	13	10
			<i>Pinus sibirica</i>	21	47	44	24
			<i>Betula</i> sp.	21	13	26	18
		Всего Total		1038	238		
3	VIII	3Ос3Пх2Е2Б	<i>Populus tremula</i>	145	93.3	31.3	24.9
			<i>Abies sibirica</i>	159	73.1	23.4	24.7
			<i>Picea obovata</i>	309	66.8	18.0	18.8
			<i>Betula</i> sp.	132	49.0	24.7	22.5
		Всего Total		745	282.3		
4	VII	5Е3Пх1К1Б	<i>Picea obovata</i>	220	131.3	28.8	19.9
			<i>Abies sibirica</i>	760	82.7	14.3	15.4
			<i>Pinus sibirica</i>	28	27.1	37.1	19.0
			<i>Betula</i> sp.	100	16.0	28.2	16.5
		Всего Total		1108	257.1		

Примечание: Пх – пихта сибирская; Б – береза; С – сосна обыкновенная; Е – ель сибирская; К – сосна сибирская; Ос – осина.
Note: Пх – Siberian fir; Б – birch; С – Scots pine; Е – Siberian spruce; К – Siberian pine; Ос – aspen.

Таблица 3. Характеристики климата в местах отбора модельных деревьев пихты сибирской
Table 3. Climatic characteristics of *Abies sibirica* model tree selection sites

№ППП № PSP	Район, климатическая характеристика Region, climatic characteristics	Среднегодовая температура воздуха, °С Average annual air temperature, °С	Число дней со среднесуточной температурой воздуха выше 5 °С Number of days with an average daily temperature above 5 °С	Средне-годовая продолжительность солнечного сияния, часы Average annual duration of sunshine, hours	Среднегодовая сумма осадков, мм Average annual precipitation, mm	Число дней со снежным покровом, дни Number of days with snow cover, days
1	Прилузский район; пояс теплого лета Priluzsky district; warm summer zone	+1–0	>150	>1600	600–700	<180
2	Печоро-Вычегодский район; пояс умеренно теплого лета Pechoro-Vychegodsky district; moderately warm summer zone	–1...–2	130–140	1500–1600	900–1000	220–240
3	Вычегодский район; пояс умеренно теплого лета Vychegodsky district; moderately warm summer zone	0...–1	140–150	1400–1500	500–600	180–190
4	Среднепечорский район; пояс прохладного лета Middle Pechora region; cool summer zone	–2...–3	120–130	<1400	700–800	210–220

В целом, на основании проведенного анализа, по крайней мере для имеющегося множества эмпирических данных, можно заключить, что выборки биомассы фракций дерева пихты, отобранные в разных лесорастительных условиях, однородны. Это позволяет объединить все имеющиеся данные по каждой из фракций надземной биомассы дерева пихты, произрастающей в разных лесорастительных условиях, в одну совокупность с целью создания единой модели биомассы каждой фракции, пригодной для использования во всех климатогеографических подзонах Республики Коми, где проводились исследования.

Выбор регрессионной модели

Основные параметры, измеряемые при таксации древостоев, это диаметр ствола на высоте груди и высота дерева. Следовательно, каждому значению биомассы любой фракции дерева естественно сопоставить значение высоты дерева h_j и значение его диаметра на высоте 1.3 м d_j . Очевид-

но, исключение из модели для оценки биомассы фракции переменной h_j приведет к потере части информации. Наиболее востребованной и апробированной моделью с двумя предикторными переменными является модель вида:

$$b_{ij} = k_i (h_j d_j^2)^{c_i}, \quad (1)$$

где b_{ij} – биомасса фракции, кг абсолютно сухого вещества; d_j – диаметр j -того дерева на высоте 1.3 м, см; h_j – высота j -того дерева, м; k_i, c_i – параметры уравнения; $i = S; B; Br; N$ [5, 6].

На практике расчет коэффициентов регрессионного уравнения (1) показывает, что возможна ситуация, когда коэффициент уравнения k_i близок к нулю. При проверке значимости коэффициентов уравнений это может приводить к формальному принятию нулевой гипотезы $H_0 : k_i = 0$. Чтобы избежать этого, использовались модифицированные уравнения:

Таблица 4. Почвенно-орографические характеристики мест отбора модельных деревьев пихты сибирской
Table 4. Soil and geomorphological characteristics of *Abies sibirica* model tree selection sites

№ ППП № PSP	Природный район Natural area	Почвенно-географический район Soil and geographic region	Тип почв Soil type
1	Вычегодско-Мезенская равнина Vychegodsko-Mezenskaya plain	Лузо-Сысольский округ типичных подзолистых и болотно-подзолистых почв Luzo-Sysolsky district of typical podzolic and swamp-podzolic soils	Аллювиальные дерново-глеевые, аллювиальные болотные и аллювиальные дерновые почвы Alluvial sod-gley, alluvial marsh and alluvial sod soils
2	Печорская низменность Pechora lowland	Ижма-Печорский округ подзолов иллювиально-гумусово-железистых, торфянисто- и торфяно-подзолисто-глееватых иллювиально-гумусовых, глееподзолистых и болотно-подзолистых почв Izhma-Pechora district of illuvial-humus-irony podzols, peaty- and peaty-podzolic-gleyey illuvial-humus, gley-podzolic and bog-podzolic soils	Аллювиальные болотные и аллювиальные дерново-глеевые почвы Alluvial boggy and alluvial sod-gley soils
3	Вычегодско-Мезенская равнина Vychegodsko-Mezenskaya plain	Вымь-Вычегодский округ типичных подзолистых, иллювиально-железистых подзолов, торфянисто-подзолисто-глееватых иллювиально-гумусовых почв Vym-Vychegodsky District of typical podzolic, illuvial-gleyey podzols, peaty-podzolic-gleyey illuvial-humus soils	Подзолы иллювиально-гумусово-железистые почвы, по гранулометрическому составу песчаные почвы Podzols illuvial-humus-iron soils, sandy soils by granulometric composition
4	Уральский хребет Ural Ridge	Округ Северного Урала горно-лесных глееподзолистых иллювиально-гумусовых и горно-тундровых почв District of the Northern Urals mountain-forest gley-podzolic illuvial-humus and mountain-tundra soils	Горные глееподзолистые почвы Mountain gley-podzol soils

$$b_{ij} = (1 - a_i)(h_j d_j^2)^{c_i}, \quad (2)$$

где $(1 - a_i) = k_i$.

Оценка параметров модели

Задачу нелинейной оптимизации натуральных данных решали методом наименьших квадратов, оценка параметров проводилась для уровня значимости $\alpha = 0.05$ с использованием программного продукта KyPlot 6.0, Version: 6.0.2. Для исключения влияния непостоянства дисперсии ошибок на качество оценок параметров при аппроксимации использовали весовую функцию $w_i = 1/b_{ij}^2$.

Результаты взвешенной нелинейной регрессии объединенных данных биомассы по всем фракциям приведены в табл. 5. Анализ результатов показывает, что уравнения регрессии адекватны, параметры уравнений статистически значимы. Таким образом, уравнение (2) с соответствующими коэффициентами, приведенными в табл. 5, может использоваться для оценки биомассы фракций надземной части дерева пихты, произрастающего в районах, где проводились исследования.

Неопределенность результата оценки биомассы фракции дерева пихты

С практической точки зрения представляет интерес точность оценки биомассы фракций де-

рева пихты с помощью полученных моделей. Обычно оценка проводится на основе информации, полученной в дополнительных исследованиях. Получение дополнительной информации трудоемко и в данной ситуации вряд ли целесообразно.

Неопределенность оценок биомассы, полученных на основании ограниченного числа выборок, следует использовать с осторожностью. Дисперсия ошибки σ^2 в случае отсутствия хотя бы нескольких наблюдений y по меньшей мере для одного значения x формируется из суммы квадратов остатков или ошибок [13, 14], что, может быть, допустимо при гомоскедастичности ошибок. При работе с биологическими объектами это не выполняется [6], что делает такую оценку сомнительной. При двух предикторных переменных требуются наблюдения для заданных x_1 и x_2 . В контексте данного исследования это означает необходимость наличия выборки значений биомассы фракции дерева пихты для заданных диаметра и высоты, получение которой представляет значительные трудности. Поэтому все оценки дисперсии ошибки σ^2 свидетельствуют только об адекватности модели имеющимся данным и являются результатом вынужденного упрощения реальной взаимосвязи переменных. Более надежная оценка интервала неопределенности биомассы фракций надземной части дерева может быть получена, по нашему мнению, на следующем основании.

Зависимость биомассы ствола от высоты и диаметра на высоте 1.3 м может быть выражена в виде уравнения:

$$b_{Sj} = \frac{\rho \pi h_j d_j^2}{4} f, \quad (3)$$

где ρ – плотность абсолютной сухой древесины пихты, равная 350 кг м^{-3} [15]; h_j – высота дерева, м; d_j – диаметр на уровне груди, м; f – видовое число.

Уравнение (3) с оценкой $\hat{f} = 0.452172$, полученной нелинейной оптимизацией натуральных данных методом наименьших квадратов, обеспечивает точно такую же аппроксимацию экспериментальных данных, как и уравнение (2) и может рассматриваться как эквивалентное:

$$\hat{b}_{Sj} = (1 - a_S) (h_j d_j^2)^{c_S} = 0.452172 \frac{\rho \pi h_j d_j^2}{4}. \quad (4)$$

Из (4) следует, что биомасса ствола для заданной высоты и диаметра зависит только от видового числа, которое может изменяться в зависимости от формы ствола.

Видовое число для любого дерева, согласно М.Е. Ткаченко [16], в зависимости от коэффициента формы ствола может изменяться от 0.438 до 0.592 для малых высот, и от 0.390 до 0.560 для больших высот. Таким образом, в зависимости от высоты дерева его видовое число может изменяться от 15 до 18%. Следовательно, биомасса ствола будет меняться аналогичным образом.

Соответственно, изменение интервала неопределенности результата оценки биомассы ствола можно выразить в виде:

$$\hat{b}_{Sj} = b_{Sj} \pm \delta_S = b_{Sj} \pm \delta_f, \quad (5)$$

где δ_S – относительная неопределенность результата оценки биомассы ствола, δ_f – относительная неопределенность результата оценки видового числа.

Средняя величина коэффициента формы q_2 ствола пихты равно 0.70 [17], данному коэффициенту соответствует среднее видовое число, изменяющееся в зависимости от высоты дерева от 0.474 до 0.509. Таким образом, в зависимости от высоты дерева видовое число пихты также может изменяться от 15 до 18%. С практической точки зрения, лучше использовать среднее значение для всех высот, для пихты оно составит 16.5%, соответственно, можно записать:

$$\hat{b}_{Sj} = b_{Sj} \pm 16.5\%. \quad (6)$$

Далее, можно показать, что биомасса других фракций дерева пихты может быть выражена через биомассу древесины ствола.

$$\begin{aligned} b_{Bj} &= (1 - a_B) (h_j d_j^2)^{c_B} = \frac{(1 - a_S) (h_j d_j^2)^{c_S}}{k_B (h_j d_j^2)^{\Delta_B}} = \\ &= g_{Bj} (1 - a_S) (h_j d_j^2)^{c_S}, \end{aligned} \quad (7)$$

$$\begin{aligned} b_{Brj} &= (1 - a_{Br}) (h_j d_j^2)^{c_{Br}} = \frac{(1 - a_S) (h_j d_j^2)^{c_S}}{k_{Br} (h_j d_j^2)^{\Delta_{Br}}} = \\ &= g_{Brj} (1 - a_S) (h_j d_j^2)^{c_S}, \end{aligned} \quad (8)$$

$$\begin{aligned} b_{Nj} &= (1 - a_N) (h_j d_j^2)^{c_N} = \frac{(1 - a_S) (h_j d_j^2)^{c_S}}{k_N (h_j d_j^2)^{\Delta_N}} = \\ &= g_{Nj} (1 - a_S) (h_j d_j^2)^{c_S}, \end{aligned} \quad (9)$$

где $g_{ij} = \frac{1}{k_i (h_k d_j^2)^{\Delta_i}}$. Значения параметров Δ_i , k_i и уравнения для их расчета приведены в табл. 6.

С учетом (4), это означает, что биомасса любой фракции будет изменяться с изменением формы

Таблица 5. Показатели качества и параметры общих регрессионных моделей для биомассы фракций пихты сибирской**Table 5.** Quality indices and parameters of generalized regression models for fir biomass fractions.

Фракция Fraction	Параметры модели Model summary			Оценка коэффициентов ($t_{0.05} = 2.0141$) Coefficient estimation ($t_{0.05} = 2.0141$)			
	R	R^2	взвешенный остаток SE Weighted residual SE	коэффициент coefficient	величина value	критерий Стьюдента (t) Student's criterion (t)	уровень значимости P -Value
Ствол (без коры) Barkless stem	0.9996	0.9992	2.0717	a_S	0.9844	413.0046	0.0
				c_S	0.9715	51.4453	0.0
Кора Bark	0.9975	0.9951	0.6263	a_B	0.9956	745.5209	0.0
				c_B	0.8737	22.9904	0.0
Ветви Branches	0.9911	0.9823	1.4342	a_{Br}	0.9772	67.6555	0.0
				c_{Br}	0.6401	8.0094	0.0
Хвоя Needles	0.9918	0.9837	0.8494	a_N	0.9958	434.9708	0.0
				c_N	0.8238	12.6778	0.0

Таблица 6. Значения параметров уравнений (7)–(9)**Table 6.** Values of the equations (7) – (9) parameters

Параметры Parameters	Ствол Stem	Кора Bark	Ветви Branches	Хвоя Needles
a_i	0.9844	0.9956	0.9772	0.9958
c_i	0.9715	0.8737	0.6401	0.8238
$\Delta_i = c_S - c_i$	0.0	0.0964	0.3299	0.1463
$1 - a_i$	0.0156	0.0044	0.0228	0.0043
$k_i = \frac{(1 - a_S)}{(1 - a_i)}$	1	3.5863	0.6850	3.6826

ствола (видового числа) также как и биомасса древесины ствола.

Следовательно, интервал неопределенности результата оценки биомассы любой фракции дерева пихты можно выразить в виде:

$$\hat{b}_{ij} = b_{ij} \pm 16.5\%. \quad (10)$$

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты выполненного исследования показали, что выборки значений биомассы фракций дерева пихты, полученные в разных локациях Республики Коми, однородны и могут рассматриваться как выборки, взятые из одной генеральной совокупности. По нашему мнению, это является аргументом в пользу того, что распределение органического вещества, запасаемого пихтой сибирской в процессе жизнедеятельности, не зави-

сит от условий произрастания и определяется генетическими особенностями вида.

Климатогеографические условия в местах отбора модельных деревьев соответствуют условиям произрастания пихты сибирской на территории Республики Коми, ограниченной следующими координатами: в широтном направлении от 60° с.ш. до 64° с.ш., в долготном направлении от 49° в.д. до 57° в.д. (рис. 1). Поскольку типы лесорастительных условий в районах исследования не оказывают влияния на распределение органического вещества по фракциям дерева пихты, естественно предположить, что в границах данной территории характер зависимости биомассы фракций дерева пихты сибирской от его морфометрических параметров не изменяется. Возможность экстраполяции полученных выводов в широтном и долготном направлении на области, примыкающие к данной территории, требует до-

полнительных исследований. Можно предположить, что в западном направлении лесорастительные условия не подвергаются трансформациям [10, 11]. Долгота крайней точки Республики Коми равна $45^{\circ}29'$ в.д., площадь территории республики, заключенная между 49° в.д. и $45^{\circ}29'$ в.д., невелика. Однако в восточном направлении в районе Уральского хребта климатические и агрографические показатели среды претерпевают значительные изменения. Уральские горы являются естественным ограничением территории, на которой наблюдается постоянство коэффициентов регрессионных уравнений для оценки биомассы фракций дерева пихты. Таким образом, можно считать, что в долготном направлении территория, на которой действительны установленные величины коэффициентов уравнений протянулась от Уральских гор до $45^{\circ}29'$ в.д. В северном направлении в равнинной части ареал распространения пихты сибирской ограничен примерно $64^{\circ}10'$ с.ш. [1] и только незначительно выходит за границы области исследования. На юге точка отбора модельных деревьев почти совпадает с южной границей республики ($59^{\circ}14'$ с.ш.). То есть, в равнинной части в широтном направлении территория, для которой действительны коэффициенты, распространяется от южной границы республики до 64° с.ш. Таким образом, можно считать, что, исключая горные районы республики, климатогеографические условия на территории Республики Коми в пределах от $59^{\circ}14'$ с.ш. до 64° с.ш. не оказывают влияния на распределение органического вещества, запасаемого пихтой сибирской (рис. 1).

Принимая во внимание вышесказанное, полученные в ходе исследования регрессионные уравнения для оценки надземной биомассы фракций дерева пихты сибирской могут использоваться для прогноза на территории Республики Коми, по крайней мере в пределах обозначенной области.

Единые уравнения, предлагаемые для оценки биомассы фракций надземной части дерева пихты сибирской, адекватны, статистически значимы и имеют вид:

$$\begin{aligned} & \text{древесина ствола (без коры)} \\ \hat{b}_{Sj} &= (1 - 0.984367)(h_j d_j^2)^{0.971479}, \end{aligned} \quad (11)$$

$$\text{кора ствола } \hat{b}_{Bj} = (1 - 0.995641)(h_j d_j^2)^{0.873661}, \quad (12)$$

$$\text{ветви } \hat{b}_{Brij} = (1 - 0.977181)(h_j d_j^2)^{0.640089}, \quad (13)$$

$$\text{хвоя } \hat{b}_{Nj} = (1 - 0.995755)(h_j d_j^2)^{0.82378}. \quad (14)$$

Общая надземная биомасса дерева пихты может оцениваться по уравнению:

$$\hat{b}_{Tj} = \hat{b}_{Sj} + \hat{b}_{Bj} + \hat{b}_{Brij} + \hat{b}_{Nj}. \quad (15)$$

Оценка интервала неопределенности при определении биомассы фракций дерева пихты может быть проведена на основе вариабельности видового числа. Согласно этой оценке, неопределенность результата оценки биомассы любой фракции дерева пихты может быть выражена в виде:

$$\hat{b}_{ij} = b_{ij} \pm 16.5\%. \quad (16)$$

Предлагаемый подход к оценке неопределенности результата оценки биомассы может быть применен к любой другой древесной породе. Интервал неопределенности может быть сужен, если рассматривать видовое число как случайную величину с нормальной функцией распределения, в данной работе это не обсуждается.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках темы НИР “Зональные закономерности динамики структуры и продуктивности первичных и антропогенно измененных фитоценозов лесных и болотных экосистем европейского Северо-Востока России” (122040100031-8).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Юдин Ю.П. 1954. Темнохвойные леса. — В кн.: Производительные силы Коми АССР. М.; Л.:Т.3. Ч. 1. Растительный мир. С. 42–126.
2. Мамаев С. А. 1983. Виды хвойных на Урале и их использование в озеленении. Свердловск: УНЦ АН СССР. 111 с.
3. Усольцев В.А., Часовских В.П., Норицин Д.В. 2015. Возрастная динамика и структура фитомассы деревьев ели и пихты в лесах Евразии. — Эко-потенциал. 4(12): 11–13. <https://elar.usfeu.ru/handle/123456789/5224>
4. Sato T., Madgwick H.A.I. 1982. Forest biomass. London. 160 p.
5. Zianis D., Muukkonen P., Mäkipää R., Mencuccini M. 2005. Biomass and stem volume equations for tree species in Europe. Silva Fennica Monographs. 4. 63 p. <https://doi.org/10.14214/sf.sfm4>
6. Picard N., Saint-André L., Henry M. 2012. Manual for Building Tree Volume and Biomass Allometric Equations: From Field Measurement to Prediction. Rome, Montpellier. 215 p. <https://www.fao.org/3/i3058e/i3058e.pdf>

7. Chave J., Rejou-Mechain M., Burquez A., Chidumayo E., Colgan M. S., Delitti W.B.C., Duque A., Eid T., Fearnside P.M., Goodman R.C., Henry M., Martinez-Yrizar A., Mugasha W.A., Muller-Landau H.C., Mencuccini M., Nelson B.W., Ngomanda A., Nogueira E.M., Ortiz-Malavassi E., Pelissier R., Ploton P., Ryan C.M., Saldarriaga J.G., Vieilledent G. 2015. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. — *Global Change Biology*. 20(10): 3177–3190.
<https://doi.org/10.1111/gcb.12629>
8. Clair J.B.ST. 1993. Family Differences in Equations for Predicting Biomass and Leaf Area in Douglas–Fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*). — *Forest Science*. 39(4): 743–755.
<https://doi.org/10.1093/forestscience/39.4.743>
9. ОСТ 56-69-83. 1983. Пробные площади лесоустроительные. Метод закладки. М.: ЦБНТИ Гослесхоза СССР. 60 с.
10. Атлас Республики Коми по климату и гидрологии. 1997. Москва. 116 с.
11. Атлас почв Республики Коми 2010. Сыктывкар. 356 с.
12. Орлов А.И. 2004. Прикладная статистика М. 656 с.
13. Baskerville G.L. 1972. Use of Logarithmic Regression in the Estimation of Plant Biomass. — *Can. J. For. Res.* 2(1): 49–53.
<https://doi.org/10.1139/x72-009>
14. Montgomery D.C., Peck E.A. 1982. Introduction to Linear Regression Analysis. New York: John Wiley & Sons. 504 p.
15. Уголев Б.Н. 2006. Древесиноведение и лесное товароведение. М. 272 с.
16. Лесотаксационный справочник 1980. М. 288 с.
17. Анучин Н.П. 1982. Лесная таксация. М. 552 с.

Estimation of *Abies sibirica* (Pinaceae) Aboveground Biomass in the Northeast of European Russia

S. I. Tarasov^a, N. V. Gerling^{a, *}

^a Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (IB FRC Komi SC UB RAS),
Syktyvkar, Russia

*e-mail: gerling@ib.komisc.ru

Abstract—The objectives of this study were: 1) to obtain allometric relationships linking Siberian fir (*Abies sibirica* Ledeb.) morphometric parameters and biomass of the aboveground fractions, 2) to assess the applicability of these equations for estimating biomass of aboveground fractions in Siberian fir from different climatic and geographical regions, and 3) to evaluate the uncertainty in estimation of individual biomass fractions. A total of 47 model Siberian fir trees from four regions of the Komi Republic taiga zone with different forest site conditions were selected and studied by destructive method. Unified allometric equations linking biomass of the aboveground fractions with tree height and diameter at breast height were obtained for absolutely dry barkless stem wood biomass, stem bark, branches and needles. It is shown that the obtained unified equations are suitable for estimating the Siberian fir biomass of the aboveground fractions, at least within the study region. The uncertainty of individual biomass fractions based on species number is estimated.

Keywords: Siberian fir, woody plant biomass, allometric equations, tree morphometric parameters, forest site conditions

ACKNOWLEDGMENTS

This study was conducted as part of the research topic “Zonal patterns in the dynamics of the structure and productivity of primary and anthropogenically modified phytocenoses of forest and swamp ecosystems of European North-East of Russia” (122040100031-8).

REFERENCES

1. Yudin Y.P. 1954. [Dark coniferous forests]. In: [Productive power of the Komi ASSR]. Moscow; Leningrad. Vol. 3. Part. 1. [Flora]. P. 42–126. (In Russian)
2. Mamaev S.A. 1983. [Coniferous species in the Urals and their use in landscaping]. Sverdlovsk. 111 p. (In Russian)
3. Usoltsev V.A., Chasovskikh V.P., Noritsin D.V. 2015. [Age dynamics and phytomass structure of spruce and fir trees in Eurasian forests]. — *Eco-potential*. 4(12): 11–13.
<https://elar.usfeu.ru/handle/123456789/5224> (In Russian)

4. *Sato T., Madgwick H.A.I.* 1982. Forest biomass. London. 160 p.
5. *Zianis D., Muukkonen P., Mäkipää R., Mencuccini M.* 2005. Biomass and stem volume equations for tree species in Europe. *Silva Fennica Monographs*. 4. 63 p.
<https://doi.org/10.14214/sf.sfm4>
6. *Picard N., Saint-André L., Henry M.* 2012. Manual for building tree volume and biomass allometric equations: from field measurement to prediction. Rome, Montpellier. 215 p.
<https://www.fao.org/3/i3058e/i3058e.pdf>
7. *Chave J., Rejou-Mechain M., Burquez A., Chidumayo E., Colgan M.S., Delitti W.B.C., Duque A., Eid T., Fearnside P. M., Goodman R.C., Henry M., Martinez-Yrizar A., Mugasha W.A., Muller-Landau H.C., Mencuccini M., Nelson B. W., Ngomanda A., Nogueira E.M., Ortiz-Malavassi E., Pelissier R., Ploton P., Ryan C.M., Saldarriaga J. G., Vieilledent G.* 2015. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. — *Global Change Biology*. 20(10): 3177–3190.
<https://doi.org/10.1111/gcb.12629>
8. *Clair J.B.ST.* 1993. Family Differences in Equations for Predicting Biomass and Leaf Area in Douglas–Fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii* z). — *Forest Science*. 39(4): 743–755.
<https://doi.org/10.1093/forestscience/39.4.743>
9. *OST 56-69-83.* 1983. [Sample areas for forest management. Method of establishment.] Moscow. (In Russian)
10. [*Atlas of the Komi Republic Climate and Hydrology*]. 1997. Moscow. 356 p. (In Russian)
11. [*Atlas of soils of the Komi Republic*]. 2010. Syktyvkar. 116 p. (In Russian)
12. *Orlov A.I.* 2004. [Applied Statistics]. M. 656 p. (In Russian)
13. *Baskerville G.L.* 1972. Use of Logarithmic Regression in the Estimation of Plant Biomass. — *Can. J. For. Res.* 2(1): 49–53. <https://doi.org/10.1139/x72-009>
14. *Montgomery D.C., Peck E.A.* 1982. Introduction to Linear Regression Analysis. New York. 504 p.
15. *Ugolev B.N.* 2006. [Wood Science and Forest Merchandising]. Moscow. 272 p. (In Russian)
16. [*Forest Mensuration Handbook*]. 1980. Moscow. 288 p. (In Russian)
17. *Anuchin N.P.* 1982. [Forest mensuration]. M. 552 p. (In Russian)