ТРУДЫ САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКОГО
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО
ИНСТИТУТА ЛЕСНОГО ХОЗЯЙСТВА

www.journal.spb-niilh.ru
ISSN 2079-6080

10.21178/2079-6080.2024.1.28
УДК 630*8166:615.322

Моделирование биомассы и урожайности ягодных угодий по вертикальному профилю Косьвинского Камня (Северный Урал)

© И.А. Панин[1], В.А. Усольцев[1,2], С.В. Залесов[1], И.С. Цепордей[2]

Modeling of biomass and yield of berry lands according to the vertical profile of mountain «Kosvinsky Stone» (Northern Urals)

I.A. Panin, V.A. Usoltsev, S.V. Zalesov, I.S. Tsepordey (Ural State Forestry Engineering University; Botanical Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences)

The response of vegetation cover to climatic shifts is most pronounced in altitudinal gradients, where temperature and precipitation differences are much greater compared to plains. Studies of this reaction are mainly devoted to woody vegetation, which dominates the vegetation cover. However, understories, namely shrub and herbaceous communities, also play an essential role in the functioning of plant ecosystems. In this work, we used data from 18 sample plots established in natural spruce stands located in the altitudinal gradients of the Kosvinsky Kamen' Mountain in the Urals with different orientations by the countries of the world. Different patterns of changes in the biomass of grasses, berry bushes and fruits are shown both in altitudinal gradients and in different aspects. A comparative analysis of the high-altitude trends of grass and shrub biomass with the data available in the literature is given. As far as we know, the regularities of changes in the biomass of fruits of berry plants in the altitudinal gradient were previously absent in the literature. Since the empirical material is presented in a limited number of repetitions, the results obtained are preliminary and not so much factual as methodological significance. There is a displacement of berry bushes from the side of the herbaceous communities in the direction up the slope. The biomass of fruits in relative terms to the biomass of shrubs increases significantly up the slope. These indicators in the southern and eastern slopes are significantly higher compared to the western. On the northern slope, the indicators of fruit biomass are close to zero. The proposed models explain from 25 to 60 % of the variability of the desired values of biomass of herbaceous communities, shrubs and their fruit.

Keywords: grass cover, berry bushes, yield, biomass, Kosvinsky Kamen' Mountain, altitude gradient, recursive models

Моделирование биомассы и урожайности ягодных угодий по вертикальному профилю Косьвинского Камня (Северный Урал)

И.А. Панин, В.А. Усольцев, С.В. Залесов, И.С. Цепордей

Реакция растительного покрова на климатические сдвиги наиболее выражена в альтитудных градиентах, где перепады температур и осадков намного больше по сравнению с равнинами. Исследования этой реакции посвящены в основном древесно-кустарниковым видам, доминирующим в растительном покрове. Однако существенную роль в функционировании экосистем играют и подчиненные ярусы, а именно кустарниковые и травянистые сообщества. В настоящей работе использованы данные 18 пробных площадей, заложенных в еловых насаждениях, расположенных на различных высотных уровнях Косьвинского Камня на Урале с разной ориентации по странам света. Показан разный характер закономерностей изменения биомассы трав, ягодных кустарников и плодов, как при последовательном изменении абсолютных высот, так и в разных аспектах. Дан сравнительный анализ высотных трендов биомассы трав и кустарников с имеющимися в литературе данными. Насколько нам известно, закономерности изменения биомассы плодов ягодных растений в альтитудном градиенте ранее не изучались. Поскольку эмпирический материал представлен в ограниченном количестве повторностей, полученные результаты имеют предварительный характер и не столько фактологическое, сколько методологическое значение. Установлен идентичный (монотонный) характер изменения по высотному профилю биомассы трав, как и биомассы кустарников и плодов – в разных аспектах, однако абсолютные значения биомассы зависят от ориентации склона по странам света. Наблюдается вытеснение кустарникового яруса со стороны травяного покрова в направлении увеличения альтитуды. Биомасса плодов в относительном выражении к биомассе кустарников существенно увеличивается вверх по склону. Эти показатели на южном и восточном склонах значительно выше по сравнению с западным. На северном склоне характеристики биомассы плодов близки к нулю. Предложенные модели объясняют от 25 до 60 % изменчивости искомых значений биомассы трав, кустарников и плодов.

Ключевые слова: травяной покров, ягодные кустарники, урожайность, биомасса, гора Косьвинский Камень, высотный градиент, рекурсивные модели

Панин Игорь Александрович – доцент кафедры Лесоводства, канд. с.-х. наук
E-mail: paninia@m.usfeu.ru

Усольцев Владимир Андреевич – главный научный сотрудник, доцент, д-р с.-х. наук, профессор

Залесов Сергей Вениаминович – зав. кафедрой Лесоводства, д-р с.-х. наук, профессор

Цепордей Иван Степанович – научный сотрудник, канд. с.-х. наук

[1]Уральский государственный лесотехнический университет
620100, Екатеринбург, ул. Сибирский тракт, 37

[2]Ботанический сад Уральского отделения РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 марта, 202а

Введение

В связи с глобальным потеплением проводятся интенсивные исследования биологической продуктивности не только лесных древостоев, но и травянистых и кустарниковых сообществ. Поскольку влияние изменения климата на продуктивность фитоценозов наиболее очевидно в высотных градиентах, основной объем исследований биоразнообразия и биомассы растений живого напочвенного покрова приходится на горные области [7, 19, 30, 44, 46, 47, 50].

В альпийских лугах Тибетского нагорья надземная фитомасса уменьшалась с увеличением высоты, что было связано с летней температурой [44]. Исследование луговых сообществ в пойме двух рек США в градиенте влажности почв от уреза воды до верхней террасы показало, что в направлении мокрых к сухим условиям проективное покрытие луговых трав и видовое обилие увеличиваются, тогда как надземная и подземная биомасса снижается [18].

Различные закономерности изменений биомассы генеративных органов хвойных и лиственных видов исследованы как в градиентах атмосферных загрязнений [38, 25], так и в естественном состоянии [23]. Обилие цветов и плодов 351 функционального вида растений было изучено в тропических лесах Бразилии с целью оценки ресурсов фауны плодоядных и опылителей [24]. На северо-востоке Бразилии, во влажных и жарких условиях произрастания растительных сообществ, характеризующихся высоким уровнем видового богатства и наличием эндемичных видов, была выявлена положительная взаимосвязь между биомассой мясистых плодов (как ресурса для плодоядных) и сомкнутостью полога [35].

Исследования урожайности ягодных растений интенсивно проводились в России. К примеру, в условиях среднетаёжной зоны Карелии на вырубках 2–5-летней давности среднегодовой урожай черничников составляет 19–119 кг/га, а брусники – 5–163 кг/га [9]. В условиях болот Печоро-Илычского заповедника биологический запас ягод клюквы составляет в среднем 109 ± 20 кг/га [10]. По Свердловской области существует ряд работ по изучению ресурсов дикорастущи ягод различной направленности [3, 6, 8]. Так, например, в сосновых и берёзовых насаждениях южно-уральской таёжной зоны Свердловской области ягодные растения подлеска представлены 8 видами, среди которых преобладают рябина обыкновенная *Sorbus aucupatia* L., малина обыкновенная *Rubus idaeus* L., черёмуха обыкновенная *Prunus padus* L. и др. Совокупная урожайность ягодных растений подлеска всех видов не превышает 36 кг/га [14]. Анализ литературы показал, что исследования биомассы и урожайности ягодных угодий в альтитудных градиентах Уральских гор отсутствуют.

Целью наших исследований было выявление закономерности изменения надземной фитомассы живого напочвенного покрова (ЖНП) и урожая плодов ягодных кустарников в альтитудном градиенте Косьвинского Камня на Урале. Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

– заложить серию пробных площадей (ПП) на различных высотных уровнях Косьвинского Камня четырех экспозиций, установить на них видовой состав растений, фитомассу ЖНП и урожай плодов ягодных видов;

– выявить возможные закономерности изменения фитомассы травяного покрова, ягодных кустарников и урожая плодов на профиле высот четырех экспозиций Косьвинского Камня.

Объекты и методы исследования

Сбор полевого материала проводился на склонах горы Косьвинский Камень в южной части Северного Урала. Склоны горы покрыты темнохвойными лесами до абсолютной высоты 800–900 м., которые по мере поднятия вверх по склону сменяются горной тундрой.

Исследования выполнены в спелых древостоях ели сибирской, расположенных в альтитудном градиенте горы Косьвинский Камень. На склонах северной, южной, западной и восточной экспозиций, в направлении от подножья к вершине были размечены высотные профили в диапазоне 600–850 м н. у. м. По мере увеличения абсолютной высоты по профилю через каждые примерно 50 м закладывались ПП. Некоторые пункты пропускались из-за наличия скал, каменистых россыпей, либо уклона выше 35°. Всего было заложено 18 ПП, из них по 4 – на склонах северной и южной экспозиций и по 5 – на склонах западной и восточной экспозиций. Разница высот внутри ПП не превышала 5 м.

Для определения надземной фитомассы ЖНП и урожайности плодов на ПП равномерно по ходовым линиям закладывались учётные площадки 0,5 0,5 м в количестве, необходимом для получения данных с точностью 10 %. Внутри все растения срезались на уровне поверхности почвы, сортировались по видам и взвешивались с точностью до 0,1 г. Затем отбиралась навеска от каждого представленного на ПП вида, которая высушивалась в сушильном шкафу до постоянной массы. Из соотношения массы навески в свежем и в абсолютно сухом состоянии рассчитывалась надземная фитомасса ЖНП в абсолютно сухом состоянии [1]. Урожайность плодов определялась на тех же учётных площадках. В случае их недостаточного количества для обеспечения требуемой точности определения урожайности 10 %, закладывались дополнительные. Ягоды разделялись по видам и взвешивались.[2, 12].

При исследовании сложных биологических систем изолированные оценки редко дают адекватные результаты. Обычно взаимосвязи в лесной экосистеме эффективнее описываются с помощью не одной, а нескольких факторов (независимых переменных), которые частично или полностью взаимозависимы. Возникает проблема гармонизации многофакторных и как правило взаимосвязанных закономерностей. В настоящем исследовании нами применены два способа гармонизации зависимостей: построение рекурсивной системы уравнений [11, 42, 43] и модификация рекурсивной системы путем ее совмещения с моделями смешанного типа (mixed models), отличительной чертой которых является ввод в их структуру фиктивных переменных [4, 21, 22, 40, 41].

Применительно к лесной экосистеме регрессионная модель представляет собой результат статистического оценивания параметров системы математических выражений, которые характеризуют некоторую биологическую концепцию о взаимосвязи явлений. Раздельное описание подобных зависимостей регрессионными уравнениями приводит к тому, что полученные оценки характеристик не будут сбалансированными. Математические зависимости, объединенные в единую логически непротиворечивую концепцию, образуют систему связанных уравнений, основное достоинство которой – внутренняя согласованность описываемых закономерностей. Различают три разновидности связанных уравнений: псевдо-несвязанные, одновременные и рекурсивные [13, 36]. Наибольшее распространение при моделировании роста и прироста древостоев на основе совместимых уравнений получили уравнения третьего типа.

Они обычно описывают многофакторные зависимости, в которых участвуют несколько независимых переменных и работают они по принципу “Что будет, если...?”. В подобных случаях в качестве базовой выбирается зависимость искомой величины от одной из основных и легко определяемых независимых переменных, которая дополняется рекурсивной цепочкой взаимозависимых переменных. В такой цепочке регрессионных уравнений, рассчитываемых по одному в логически последовательном порядке, зависимая переменная предыдущего уравнения входит в последующее в качестве одной из независимых переменных. В частности, при моделировании биомассы и чистой первичной продукции (ЧПП) на уровне древостоев первичным звеном в рекурсивной цепочке была зависимость густоты древостоя от возраста, вторым звеном – зависимость запаса древостоя от возраста и густоты, третьим звеном – зависимость биомассы древостоя от возраста, густоты и запаса древостоя и четвертым звеном – зависимость ЧПП от возраста и биомассы древостоя [42, 43]. Тем самым обеспечивается последовательное накопление вклада независимых переменных в объяснение изменчивости искомой (зависимой) переменной.

В последние годы при моделировании биомассы деревьев и древостоев получили распространение модели смешанного типа [22, 48, 49]. Они включают в себя две разновидности независимых переменных – численные, принимающие значения из непрерывного ряда чисел, и фиктивные (номинальные) переменные, представляющие свойства нескольких обособленных уровней. В Китае, взяв за основу 150 экземпляров сосны Массона, была сконструирована модель зависимости фитомассы деревьев от диаметра ствола, дополненная двумя блоками фиктивных переменных. Одним из них кодировалась принадлежность деревьев к естественным древостоям или культурам, и в пределах каждого из названных происхождений выделены три экорегиона, закодированные вторым блоком фиктивных переменных. Результаты показали, что оценки биомассы деревьев с одинаковым диаметром ствола различались в зависимости от происхождения древостоев (естественных и искусственных) и географических регионов. Линейная смешанная модель с параметрами случайного эффекта (объясняемого диаметром ствола) и с фиктивными переменными, специфичными для происхождений древостоев и географической принадлежности, показала лучшую аппроксимацию и эффективность прогнозирования, чем обобщенная модель, включающая только диаметр ствола [22]. Однако более раннее исследование биомассы сосны Массона на основе подобной структуры модели не выявило повышение адекватности модели после включения в модель фиктивных переменных, специфичных по происхождению древостоев и географической локации ПП [48].

Поскольку аллометрические закономерности зачастую относительно подобны у различных видов деревьев, возможна одновременная оценка моделей биомассы для нескольких древесных пород, использующих сочетание общих и видоспецифичных параметров [34]. Для основных древесных пород Китая были построены однофакторные модели надземной и подземной биомассы с одной численной переменной: диаметр ствола на высоте 1,3 м. Благодаря включению в модели 8 древесных пород блоков фиктивных переменных появилась возможность их ранжирования по величине биомассы в условиях равенства диаметра ствола [49].

Результаты исследований и их обсуждение

Полученные в ходе нашего исследования результаты, а также сведения о пробных площадях представлены в таблице 1. (Травяной покров на объекте представлен видами *Equisetum sylvaticum* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., L., *Geum rivale* L., *Valeriana officinalis* L., *Sanguisorba officinalis* L., *Polygonum bistorta* L. и др.)

Таблица 1

Характеристика растительности на пробных площадях

Древесный ярус					Фитомасса ягодных кустарников в абсолютно сухом состоянии, кг/га						Биомасса плодов в свежем состоянии, кг/га					
Высота над ур. моря, м	Возраст, лет	Запас, $м^3$/га	Полнота	Биомасса трав, кг/га	*Vaccinium myrtillus* L.	*Vaccinium vitis-idaea* L.	*Vaccinium uliginosum* L.	*Empetrum nigrum* L.	*Arctostaphylos uvaursi* (L.) Spreng.	Всего	*Vaccinium myrtillus* L.	*Vaccinium vitis-idaea* L.	*Vaccinium uliginosum* L.	*Empetrum nigrum* L.	*Arctostaphylos uvaursi* (L.) Spreng.	Всего
Южный склон																
600	200	147	0,6	1000,5	195,9	102	0	0	0	297,9	21,1	11,3	0	0	0	32,4
650	217	99	0,5	997,7	40,3	238,2	0	0	0	278,5	3,2	98,1	0	0	0	101,3
750	182	97	0,4	834,0	9,5	88,0	0	0	0	97,5	1,2	24,6	0	0	0	25,8
800	217	92	0,3	582,2	0,0	92,4	0	0	0	92,4	0	21,3	3,2	0	0	24,5
Западный склон																
650	217	203	0,7	892,1	247,0	0	0	0	0	247,0	16,4	0	0	0	0	16,4
700	217	112	0,5	1113,4	163,3	17,1	0	0	0	180,4	10,7	1,2	0	0	0	11,9
750	217	154	0,6	1872,9	9,3	0	0	0	0	9,3	0	0	0	0	0	0,0
800	200	86	0,4	984,1	35,2	8,5	46,3	0	0	90,0	4,5	0,4	3,3	0	0	8,2
850	217	121	0,5	462,6	51,8	2,4	105,1	22,4	4,3	186,0	10,2	0	12,6	3,4	1,5	27,7

Древесный ярус					Фитомасса ягодных кустарников в абсолютно сухом состоянии, кг/га						Биомасса плодов в свежем состоянии, кг/га					
Высота над ур. моря, м	Возраст, лет	Запас, м^3 /га	Полнота	Биомасса трав, кг/га	*Vaccinium myrtillus* L.	*Vaccinium vitis-idaea* L.	*Vaccinium uliginosum* L.	*Empetrum nigrum* L.	*Arctostaphylos uvaursi* (L.) Spreng.	Всего	*Vaccinium myrtillus* L.	*Vaccinium vitis-idaea* L.	*Vaccinium uliginosum* L.	*Empetrum nigrum* L.	*Arctostaphylos uvaursi* (L.) Spreng.	Всего
Восточный склон																
600	158	126	0,5	987,1	46,8	136,6	109,4	0	0	292,8	12,1	7,3	14,6	0	0	34,0
650	145	135	0,6	933,5	142,7	90,8	16,0	0	0	249,5	13,9	6,9	6,5	0	0	27,3
750	147	86	0,4	991,7	129,3	9,5	0	0	0	138,8	24,9	1,8	0	0	0	26,7
800	150	40	0,3	812,9	69,2	0	26,3	0,3	0	95,8	20,0	0	5,8	0	0	25,8
850	150	36	0,3	842,5	0,0	14,3	426,7	21,0	0	462,0	0	2,0	93,4	11,5	1,2	108,1
Северный склон																
650	217	216	0,7	710,1	206,8	26,1	0	0	0	232,9	36,3	1,1	0	0	0	37,4
700	147	86	0,4	1781,0	5,6	0	0	0	0	5,6	0	0	0	0	0	0,0
750	217	101	0,6	1744,0	155,4	6,6	0,0	0	0	162,0	12,6	0,8	0	0	0	13,4
850	150	44	0,3	962,0	70,1	10,4	38,7	0	0	119,2	3,5	1,2	0	0	0	4,7

При первом взгляде на таблицу 1 не просматривается какой-либо общей для всех экспозиций закономерности изменения продукционных показателей по вертикальному профилю, а именно: ни по биомассе трав, ни по общей биомассе ягодных кустарников, ни по общему урожаю плодов. Специфически видовое распределение биомассы кустарников и урожая плодов по вертикальному профилю и экспозициям вообще представляется спонтанным, не подлежащим какому-либо анализу. Тем не менее, при постановке цели исследования мы исходим из того факта, что по вертикальному профилю в интервале высот от 600 до 850 м н. у. м. должна происходить смена условий для роста кустарников и трав, и, соответственно, должны быть какие-то связанные общие закономерности изменения биомассы трав, совокупной биомассы ягодных кустарников и совокупной биомассы плодов. Отличия биомассы по высоте (biomass-latitude profile) предположительно должны быть согласованы по разным экспозициям, что может быть опосредовано кодировкой экспозиций фиктивными переменными.

В отличие от биомассы кустарников и плодов для биомассы трав прослеживается некоторое снижение вверх по склону, и ее можно аппроксимировать численной переменной в виде высоты над уровнем моря в совокупности с упомянутыми фиктивными переменными. По биомассе кустарников можно проследить по разным экспозициям как снижение, так и увеличение вверх по склону. Однако по большинству наблюдается корреляция между биомассами ЖНП и кустарников, и корреляционный анализ этих данных выявил наличие отрицательной взаимосвязи между ними с коэффициентом корреляции -0,40. В предположении возможных конкурентных отношений между травяным покровом и кустарниками [5] изменение биомассы кустарников по вертикали может быть вызвано конкурентным влиянием травяного покрова, и в таком случае в модель в качестве численных переменных возможно включение как высоты, так и биомасса трав. Тогда эти первые два уравнения с некоторой вероятностью взаимосвязаны по рекурсивному принципу. Можно предположить, что урожай ягод коррелирует с размерами ягодных кустов, и тогда в модель для урожая ягод могут быть включены в качестве численных переменных высота по профилю и биомасса кустарников, и это уравнение будет взаимосвязано с предыдущим по рекурсивному принципу.

При разработке моделей биомассы трав, кустарников и плодов в качестве базовой мы приняли следующую зависимость:

$$Y = \mathrm{a}\ 0 + \Sigma \mathrm{ai}\ Xi + \mathrm{b}\ Z \tag{1}$$

где Y – надземная биомасса растительного сообщества, кг/га;

Z – одна или две численных переменных;

a_0 и b – регрессионные коэффициенты уравнения;

$\Sigma a_i X_i$ – блок фиктивных переменных в количестве $i + 1$.

Построена система рекурсивных уравнений смешанного типа (A, B, C), включающих как численные переменные, так и блок фиктивных переменных:

$$\begin{aligned}
&(\mathrm{A})\ \ln(Pg) = 16{,}0194 - 1{,}.4130 \ln(Alt) + 0{,}2481 X_1 + 0{,}1440\ X_2 + 0{,}.6790 X_3 \rightarrow \\
&(\mathrm{B}) \rightarrow \ln(Pb) = 39{,}9917 - 3{,}2307 \ln(Alt) - 1{,}9696 \ln(Pg) - 0{,}0556\ X_1 + 0{,}5595\ X_2 + \\
&0.0529\ \mathrm{X}_3 \rightarrow \\
&(\mathrm{C})\ \ln(Pf) = -11{,}3161 + 1{,}4514 \ln(Alt) + 1{,}0926 \ln(Pb) - 1{,}0623 X_1 - 0{,}3661\ X_2 - \\
&13{,}1471\ \mathrm{X}_3,
\end{aligned} \tag{2}$$

где *Pg, Pb* и *Pf*– надземная фитомасса соответственно живого напочвенного покрова, ягодных кустарничков и урожая плодов, кг/га;

Alt – высота ПП н. у. м., м;

X_1, X_2 и X_3 – фиктивные переменные, кодирующие положение (экспозицию) ПП по странам света (табл. 2). Свободный член в уравнениях скорректирован на величину поправки exp(SE^2/2), где SE – стандартная ошибка оценки [20].

Таблица 2

Схема кодирования экспериментальных данных о фитомассе растительных сообществ согласно положению по странам света

Экспозиция	Блоковые фиктивные переменные		
	X_1	X_2	X_3
Юг (S)	0	0	0
Запад (W)	**1**	0	0
Восток (E)	0	**1**	0
Север (N)	0	0	**1**

Регрессионные коэффициенты при численных переменных системы (2) значимы на уровне $p < 0.05$ и $p < 0.001$, за исключением коэффициентов 3,2307 и 1,4514 при переменных ln(Alt) соответственно в уравнениях (B и C), значимых на уровне $p < 0.1$. Коэффициенты детерминации, скорректированные на число переменных ($adjR^2$), уравнений для *Pg, Pb* и *Pf* в системе (2) составили соответственно 0,300, 0,250 и 0,602 и стандартные ошибки SE соответственно 0,30, 0,99 и 0,50.

Геометрическая интерпретация системы уравнений (2) на фоне экспериментальных данных представлена на рисунках 1–3.

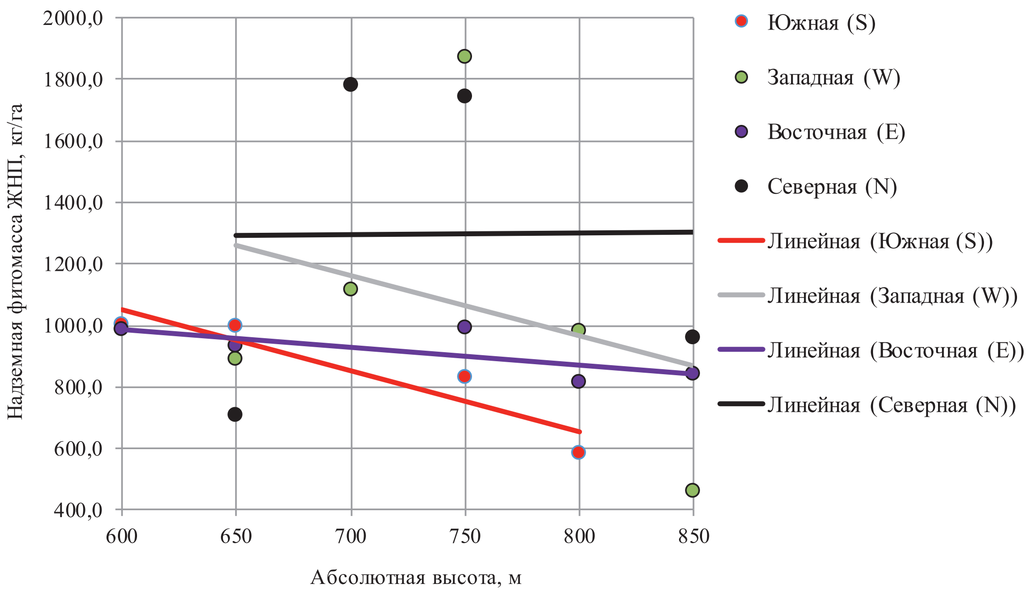

Рис. 1. Изменение биомассы трав по вертикальному профилю согласно уравнению (2А) на фоне экспериментальных данных

Мы видим на рисунке закономерность монотонного снижения биомассы трав в альтитудном градиенте, при этом биомасса трав на верхнем высотном уровне на всех склонах на 33 % меньше по отношению к показателям нижнего высотного уровня. Наибольшее значение биомассы трав приходится на северный склон, показатели которого по отношению к биомассе западного, восточного и южного склонов выше в 1,5, 1,7 и 2,0 раза соответственно.

Поскольку по мере подъема по высотному градиенту происходит, как уже отмечалось, вытеснение кустарникового яруса травянистым покровом, снижение биомассы кустарникового яруса в альтитудном градиенте менее выражено, и разница между верхним и нижним уровнями составляет лишь 12 %. Наибольшая биомасса кустарника приходится на восточный склон, показатели которого по отношению к южному, западному и северному склону выше в 1,3, 2,2 и 4,8 раз соответственно (рис. 2).

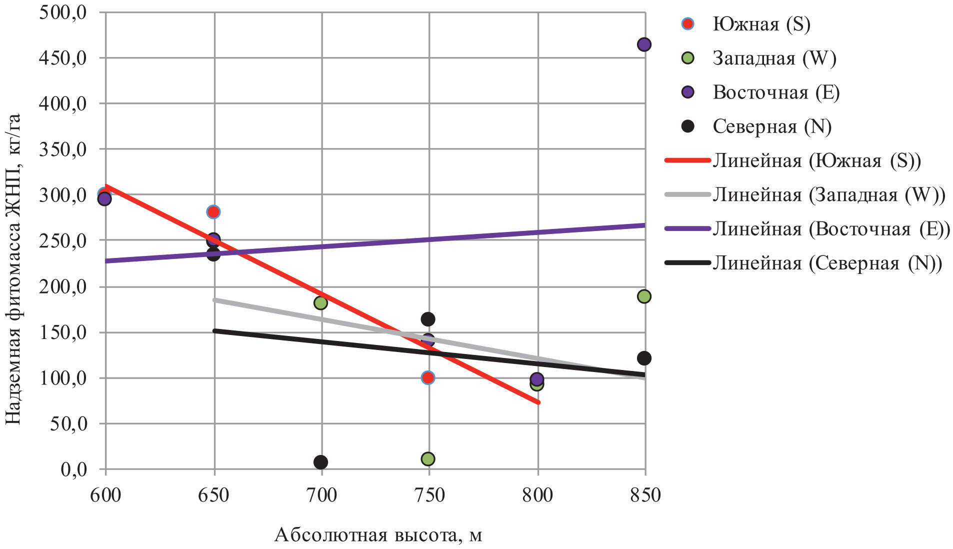

Рис. 2. Изменение общей биомассы ягодных кустарников по вертикальному профилю согласно уравнению (2B) на фоне экспериментальных данных

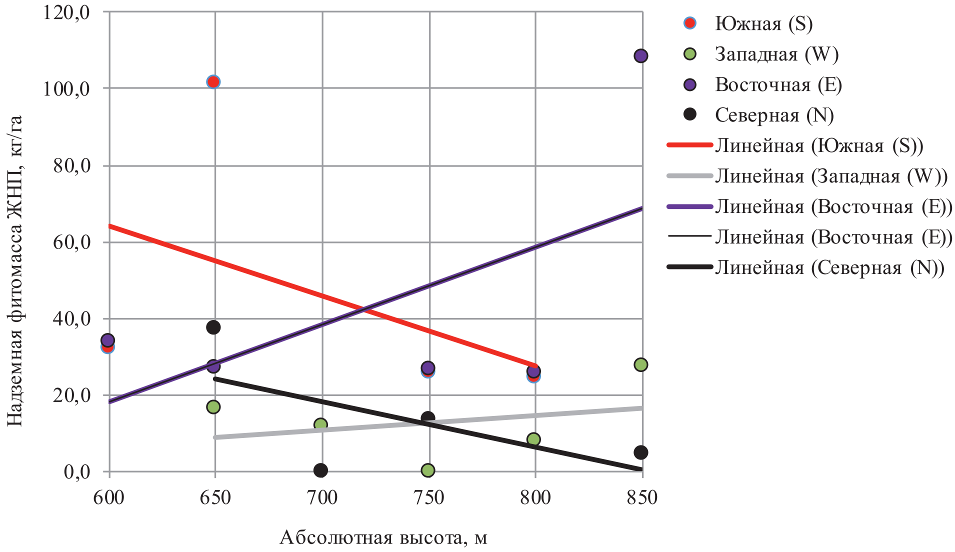

Рис. 3. Изменение общей биомассы плодов ягодных кустарников по вертикальному профилю согласно уравнению (2C) на фоне экспериментальных данных

При анализе данных, представленных на рисунке 3, прослеживается закономерность изменения биомассы плодов в высотном градиенте, прямо противоположная к закономерности изменения биомассы кустарника, причиной чего может быть изменение относительного показателя биомассы плодов к биомассе кустарника на различных альтитудах. Для проверки нашего предположения мы рассчитали по эмпирическим данным таблицы 1 следующую зависимость:

$$Pr = 3,.372 + 0,031(Alt) - 17,30X1 - 7,56X2 - 17,18X3; adjR2 = 0,436; \mathrm{SE} = 7,0, \qquad (3)$$

где Pr – процентное отношение биомассы плодов к биомассе кустарников.

При табулировании уравнения (3) по задаваемым значения альтитуды мы установили, что в высотном градиенте *Pr* верхнего уровня по отношению к нижнему на южном и восточном склонах выше в 1,4 и 1,6 раза соответственно, а на западном и северном выше в 2,5 раза. Как видно из рисунке 3, наибольшая биомасса плодов приходится на южный склон, показатели которого по отношению к восточному и западному склону выше в 1,1 и 5,2 раза соответственно, а показатели биомассы плодов на северном склоне близки к нулевому значению. Биомасса плодов на верхнем высотном уровне на 30 % выше по отношению к нижнему. Причина этого явления – в вытеснении кустарникового яруса травяным в градиенте высот, на которое накладывается увеличение относительной величины биомассы плодов по отношению к биомассе кустарников с увеличением высоты склона.

В связи с глобальным потеплением исследования, посвященные реакции растительности на изменения окружающей среды в высотном градиенте, были значительно выполнены в лесных сообществах, доминирующих в растительном покрове [16, 37, 39, 45]. Также широко представлена литература по биомассе трав и кустарников в условиях перепадов высот [7, 19, 26, 27, 33, 46, 47]. Насколько нам известно, в литературе нет данных об изменениях плодовой биомассы ягодных кустарников в градиентах высоты, поэтому мы можем анализировать наши результаты только в отношении биомассы трав и кустарников.

Поскольку в экологическом аспекте важное значение имеет как биоразнообразие, так и биомасса растительных сообществ, эти два показателя часто анализировались совместно [33]. Однако единой закономерности изменения видового разнообразия вдоль высотных градиентов не было выявлено, и были установлены как положительная, так и отрицательная корреляции биоразнообразия с альтитудой, а также отсутствие корреляции между ними [17, 28]. Кроме того, выявлен как самый низкий [32], так и самый высокий показатель биоразнообразия [29] на промежуточных альтитудах. Наличие максимума биоразнообразия на средних альтитудах (at intermediate elevations) позволило выдвинуть гипотезу эффекта средней области (the mid-domain effect hypothesis) [15, 46]. В подтверждение этой гипотезы в альпийских лугах Тибетского нагорья в градиенте альтитуд от 2000 до 5000 м определён максимум обилия видов на высотах около 3000–3500 м н. у. м. [30]. В луговых сообществах провинции Цинхай в градиенте альтитуд от 4200 до 4450 м был установлен максимум биоразнообразия на высоте 4300 м [19]. На Лёссовом плато Китая в градиенте альтитуд от 1324 до 2745 м максимальное биоразнообразие травянистых сообществ приходится на высоту 2000–2200 м н. у. м. [46].

В большинстве исследований показана положительная связь биоразнообразия и биомассы растений. Эта зависимость может иметь линейную [33] или сигмоидную форму (“S” curve, or logistic model) [30]. Обилие травяных видов в альтитудном градиенте Тибета от 3000 до 5500 м н. у. м снижается, но при этом имеет положительную связь с надземной биомассой [47]. Положительная связь обилия видов с биомассой выявлена также в травянистых сообществах, варьирующих от альпийских лугов до сухих степей, на севере Китая [31].

Наличие максимума биоразнообразия и биомассы на промежуточных альтитудах может быть вызвано совместным эффектом нескольких противоположных трендов. Например, на Лёссовом плато Китая в диапазоне альтитуд от 1324 до 2745 м обилие кустарников вверх по склону снижается, а обилие трав возрастает. В итоге на промежуточных альтитудах, как выше отмечено, имелся максимум биоразнообразия [46]. Аналогичные противоположные тренды выявлены в градиенте растительного покрова на плато Путорана в Сибири в диапазоне альтитуд от 170 до 360 м н. у. м. При продвижении к верхней границе леса биомасса лиственничника снижается с 33,4 до 7,6 т/га, биомасса подлеска снижается с 2.1 до 0,7 т/га, а биомасса трав и мхов увеличивается с 4,9 до 7,0–8,6 т/га [7].

Как уже упоминалось выше, в высотном градиенте Косьвинского Камня происходит постепенное вытеснение кустарникового яруса со стороны травяного покрова. Однако, в отличие от двух последних примеров, наши альтитудные тренды биомассы кустарников и трав не являются прямо противоположными, а лишь имеют разные темпы изменения по высотному градиенту, когда снижение биомассы трав в направлении к верхнему уровню выражено намного сильнее, чем изменение биомассы кустарников.

Выводы

1. Установлен идентичный (монотонный) характер изменения по альтитудному градиенту биомассы трав, кустарников и плодов, в разных аспектах, однако абсолютные значения биомассы зависят от ориентации склона по странам света.

2. Вследствие вытеснения кустарникового яруса со стороны травяного покрова в направлении вверх по склону, показатели биомассы трав и кустарников изменяются в альтитудном градиенте разными темпами, а именно: биомасса трав снижается существенно интенсивнее по сравнению с биомассой кустарников.

3. Биомасса плодов в относительном выражении существенно возрастает по мере увеличения высоты над уровнем моря. Абсолютные показатели при этом изменяются разнонаправлено, в зависимости от экспозиции склона.

4. Экспериментальный материал получен в относительно малых повторностях, предложенные модели объясняют от 25 до 60 % изменчивости искомых значений биомассы трав, кустарников и плодов. Поэтому полученные результаты нужно рассматривать как предварительные и имеющие не столько фактологическое, сколько методологическое значение.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Бунькова, Н.П. Основы фитомониторинга : учебное пособие. / Н.П. Бунькова, С.В. Залесов, Е.С. Залесова [и др.]. – Изд. 3-е, доп. и перераб. – Екатеринбург : УГЛТУ, 2020. – 90 с. – ISBN 978-5-94984-727-5. – URL: https://e.lanbook.com/book/157286 (дата обращения: 20.09.2023).
2. Данилов, М.Д. Способы учёта урожайности и выявление ресурсов дикорастущих плодово-ягодных растений и съедобных грибов / М.Д. Данилов. – Йошкар-Ола : Марийский политехнический институт, 1973. – 86 с.
3. Донцов, А.А. Запасы дикорастущих лекарственных растений в юго-восточных районах Свердловской области / А.А. Донцов, Г.И. Олешко, Н.А. Борисова // Растительные ресурсы. – 1984. – Т. 20, вып. 2. – С. 177–182.
4. Дрейпер, Н. Прикладной регрессионный анализ / Н. Дрейпер, Г. Смит. – М. : Статистика, 1973. – 392 с.
5. Залесов, С.В. Ресурсы ягодных кустарничков в ельнике мшистом Североуральской среднегорной лесорастительной провинции / С.В. Залесов, И.А. Панин // Лесной вестник / Forestry Bulletin. – 2017. – Т. 21, № 1. – С. 21–27.
6. Запаранюк, А.Е. Повышение урожайности дикорастущих ягодников путем применения минеральных удобрений на Урале : дис. ... канд. с.-х. наук / А.Е. Запаранюк. – Свердловск, 1984. – 27 с.
7. Кнорре, А.А. Изменчивость видового разнообразия и надземной биомассы вдоль высотного трансекта северо-западной оконечности плато Путорана / А.А. Кнорре, А.В. Кирдянов, Е.В. Федотова, М.М. Наурзбаев // География и Природные Ресурсы. – 2006. – № 3. – С. 75–81.
8. Луганский, Н.А. Повышение продуктивности лесов : учеб. пособие / Н.А. Луганский, С.В. Залесов, В.А. Щавровский. – Екатеринбург: УГЛТА, 1995. – 297 с.
9. Петров, Н.В. Особенности и оценка ресурсного потенциала лесов в различных типах географического ландшафта северо-запада таежной зоны России: на примере Республики Карелия : Автореферат дис. … канд. с.-х. наук. 06.03.02. Лесоведение / Н.В. Петров. – Санкт-Петербург, 2012. – 23 с.
10. Тертица, Т.К. Особенности плодоношения клюквы болотной в равнинном районе Пнчоро-Илычского заповедника / Т.К. Тертица // Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича. – Вып. 17. – Саранск: Пушта, 2016. – С. 214–218.
11. Четыркин, Е.М. Статистические методы прогнозирования / Е.М. Четыркин. – М. : Статистика, 1977. – 200 с.

12. Щербаков, И.М. Учёт и использование растений лесов южной Карелии / И.М. Щербаков, Т.В. Белоногова, Т.Г. Воронова [и др.]-– Петрозаводск : Карельский филиал АН СССР, 1982, – 38 с.
13. Borders, B.E. A compatible system of growth and yield equations for slash pine fitted with restricted three-stage least squares / B.E. Borders, R.L. Bailey // Forest Science. – 1986. – Vol. 32 (1). – P. 185–201.
14. Boyarsky, A.A. Resources of undergrowth fruit plants in pine and birch forests of the southern taiga subzone of the Sverdlovsk region / A.A. Boyarsky, Y.A. Arzhannikov, I.A. Panin // Forests of Russia and economy in them. – 2021. – N 4. – P. 40–48.
15. Colwell, R.K. The mid-domain effect: Geometric constraints on the geography of species richness / R.K. Colwell, D.C. Lees // Trends Ecol. Evol. – 2000. – N 15. – P. 70–76.
16. Devi, N.M. Climate change evidence in tree growth and stand productivity at the upper treeline ecotone in the Polar Ural Mountains / N.M. Devi, V.V. Kukarskikh, A.A. Galimova, [et al.] // Forest Ecosystems. – 2020. – N 7. – URL: https://doi.org/10.1186/s40663-020-0216-9 (дата обращения: 20.09.2023).
17. Dolezal, J. Altitudinal changes in composition and structure of mountain temperate vegetation: A case study from the Western Carpathians / J. Dolezal, M. Srutek // Plant Ecol. – 2002. – N 158. – P. 201–221.
18. Dwire, K.A. Plant biomass and species composition along an environmental gradient in montane riparian meadows / K.A. Dwire, J.B. Kauffman, E.N.J. Brookshire [et al.] // Oecologia. – 2004. – Vol. 139. – N (2). – P. 309–317.
19. Fan, Y. The biodiversity and stability of alpine meadow plant communities in relation to altitude gradient in three headwater resource regions / Y. Fan, X. Chang, Y. Yang, [et al.] // African Journal of Biotechnology. – 2012/ – Vol. 11 (79). – P. 14422–14427.
20. Flewelling, J.W. Multiplicative regression with lognormal errors / J.W. Flewelling, L.V. Pienaar // Forest Science. – 1981. – N 27. – P. 281–289.
21. Freese, F. Linear regression methods for forest research / F. Freese. – USDA For. Serv. Res. Paper. FPL 17. Madison, 1964. 136 p.
22. Fu, L.Y. 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 / L.Y. Fu, W.S. Zeng, S.Z. Tang, R.P. Sharma, H.K. Li // Journal of Forest Science. – 2012. – Vol. 58 (3). – P. 101–115.
23. Gabeyev, V.N. Biological productivity of Priobie forests / V.N. Gabeyev. – Novosibirsk : Nauka, 1976. – 171 p.
24. Garcia, L.C. Flower and fruit availability along a forest restoration gradient / L.C. Garcia, R.J. Hobbs, F.A. Meaes dos Santos, R.R. Rodrigues // Biotropica. – 2014. – Vol. 46 (1). – P. 114–123.
25. Khamidullin, A. Integrated effect of atmosphere pollution and cutting on seed production of dandelion (*Taraxacum officinale* Wigg.) urban populations / A. Khamidullin, S. Kotov, V. Vorob'ev // International Journal of Pharmacy & Technology. – 2016. – Vol. 8, is. 2. – P. 14634–14642.
26. Li, Y.N. Integrated monitoring of alpine vegetation type and its primary production / Y.N. Li, Q.X. Wang, S. Gu [et al.] //Acta Geogr Sin (in Chinese). – 2004. – N 59. – P. 40–48.
27. Li, Y.N. The comparison of community biomass and environmental condition of five vegetation type in alpine meadow of Haibei, Qinghai Province / Y.N. Li, X.Q. Zhao, Q.X. Wang // J. Mountain Sci. – 2003. – N 21. – P. 257–264.
28. Li, Y. Grazing exclusion, a choice between biomass growth and species diversity maintenance in Beijing–Tianjin Sand Source Control Project / Y. Li, J. Fan, H. Yu // Sustainability. – 2019. – N 11. – P. 1941. – https://doi.org/10.3390/su11071941.
29. Lieberman, D. Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica / D. Lieberman, M. Lieberman, R. Peralta, G.S. Hartshorn // J. Ecol. – 1996. – N 84. – P. 137–152.
30. Liu, Z. Patterns of plant species diversity along an altitudinal gradient and its effect on above-ground biomass in alpine meadows in Qinghai-Tibet Plateau / Z. Liu, Q. Li, D. Chen [et al] // Biodiversity Science. – 2015. – N 23 (4). – pp. 451–462.
31. Ma, W. The relationship between species richness and productivity in four typical grasslands of northern China / W. Ma // Frontiers of Biology in China. – 2006. – N 2. – P. 318–323.
32. Michelsen, O. Why include impacts on biodiversity from land use in LCIA and how to select useful indicators? / O. Michelsen, J.P. Lindner // Sustainability. – 2015. – N 7. – P. 6278–6302.
33. Niu, Y.J. Relationships between soil moisture and temperature, plant species diversity, and primary productivity in an alpine meadow considering topographic factors / Y.J. Niu, J. Zhou, S. Yang [et al.] // Acta Ecol. Sin – 2017. – N 37. – P. 8314–8325.

34. Nord-Larsen, T. Simultaneous estimation of biomass models for 13 tree species: effects of compatible additivity requirements / T. Nord-Larsen, H. Meilby, J.P. Skovsgaard // Can. J. For. Res. – 2017. – N 47, P. 765–776.
35. Pessoa, M.S. Fruit biomass availability along a forest cover gradient / M.S. Pessoa, L. Rocha-Santos, D.C. Talora [et al.] // Biotropica. – 2016. – N 49 (1). – P. 1–11.
36. Pindyck, R.S. Econometric models and econometric forecasts / R.S. Pindyck, D.L. Rubenfeld. 2nd ed. – New York, McGraw-Hill, 1981. – 630 p.
37. Solly, E.F. Treeline advances and associated shifts in the ground vegetation alter fine root dynamics and mycelia production in the South and Polar Urals / E.F. Solly, I. Djukic, P.A. Moiseev // Oecologia. – 2017. – N 183 – P. 571–586.
38. Stavrova, N.I. Influence of atmospheric pollution on coniferous seed production / N.I. Stavrova // Forest ecosystems and atmospheric pollution. V.A. Alekseev (ed.). – Leningrad : Nauka, 1990. – P. 113–121.
39. Usoltsev, V.A. Aboveground biomass carbon in the Alpine and Arctic treeline ecotones in the Ural Region / V.A. Usoltsev, Z. Somogyi, V.P. Chasovskikh, Yu.V. Noritsina // Environment and Natural Resources Research. – 2014. – Vol. 4. – N 4. – P. 1–15.
40. Usoltsev, V.A. Augmentative modelling: A template for *Populus* sp. stand biomass in Eurasia region / V.A. Usoltsev, S.O.R. Shobairi, I.S. Tsepordey, V.P. Chasovskikh // Indian Forester. – 2021. – Vol. 147 (3). – P. 224–229.
41. Usoltsev, V.A. Allometric models to predicate single-tree biomass in the Eurasian *Larix* spp. forest / V.A. Usoltsev, O. Shobairi, I.S. Tsepordey, W. Zukow // Ecological Questions. – 2021. – Vol. 32 (1). – P. 29–36.
42. Usoltsev, V.A. Compatible models for *Quercus* spp. stand biomass and net primary production sensitive to precipitation and winter temperature in Eurasia / V.A. Usoltsev, S.O.R. Shobairi, I.S. Tsepordey // Macedonian Journal of Ecology and Environment. – 2020. – Vol. 22, Is. 1. – P. 59–70.
43. Usoltsev, V.A. Forest stand biomass and NPP models sensitive to winter temperature and annual precipitation for *Betula* spp. in Eurasia / V.A. Usoltsev, W. Zukow, I.S. Tsepordey, V.P. Chasovskikh // Ecological Questions. – 2020. – Vol. 31. – N 3. – P. 15–23.
44. Wang, C.T. Effects of altitude on plant-species diversity and productivity in an alpine meadow, Qinghai-Tibetan plateau / C.T. Wang, R.J. Long, Q.J. Wang [et al.] // Australian Journal of Botany. – 2007. – N 55 (2). – P. 110–117.
45. Whittaker, R.H. Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arisona. V. Biomass, production and diversity along the elevation gradient / R.H. Whittaker, W.A. Niering // Ecology. – 1975. – Vol. 56. – P. 771–790.
46. Xu, M. The mid-domain effect of mountainous plants is determined by community life form and family flora on the Loess Plateau of China / M. Xu, R. Du, X. Li [et al.] // Scientific Reports. – 2021. – N 11. – P. 10974.
47. Yang, Y.H. Plant species richness of alpine grasslands in relation to environmental factors and biomass on the Tibetan Plateau / Y.H. Yang, S. Rao, H.F. Hu [et al.] // Biodiversity Science. – 2004. – N 12 (1). – P. 200-205.
48. Zeng, W.S. Using the dummy variable model approach to construct compatible single-tree biomass equations at different scales – a case study for Masson pine (*Pinus massoniana*) in southern China / W.S. Zeng, H.R. Zhang, S.Z. Tang // Can. J. For. Res. – 2011. – N 41 (7). – P. 1547–1554.
49. Zeng, W.S. Developing tree biomass models for eight major tree species in China // Biomass volume estimation and valorization for energy / W.S. Zeng // Intech Publ. Chapter 1. – 2017. – P. 3–21.
50. Zhang, B. Differences in species diversity, biomass, and soil properties of five types of alpine grasslands in the Northern Tibetan Plateau / B. Zhang, H. Zhang, Q. Jing [et al.] // PLoS ONE. – 2020. – N 15 (2). – P. e0228277.

REFERENCES

1. Bun′kova N.P., Zalesov S.V., Zalesova E.S., Magasumova A.G., Osipenko R.A. Osnovy fitomonitoringa [Basics of phytomonitoring: textbook]. Ed. 3rd, add. and processed. Ekaterinburg, UGFLTU, 2020, 90 p. ISBN 978-5-94984-727-5. URL: https://e.lanbook.com/book/157286 (access date: 20.09.2023). (In Russian).
2. Danilov M.D. Sposoby uchyota urozhajnosti i vyavlenie resursov dikorastushchih plodovo-yagodnyh rastenij i s»edobnyh gribov [Methods for accounting for yield and identifying resources of wild fruit and berry plants and edible mushrooms]. Joshkar-Ola, Mariyskiy politekhnicheskiy institute [Yoshkar-Ola, Mari Polytechnic Institute], 1973, 86 p. (In Russian).

3. Dontsov A.A., Oleshko G.I., Borisova N.A. Zapasy dikorastushchih lekarstvennyh rastenij v yugo-vostochnyh rajonah Sverdlovskoj oblasti [Reserves of wild medicinal plants in the south-eastern regions of the Sverdlovsk region]. *Rastitel›nye resursy* [*Plant resources*], 1984, vol. 20. pp. 177–182. (In Russian).
4. Drejper N., Smit G. Prikladnoj regressionnyj analiz [Applied regression analysis]. Moscow, Statistics, 1973. 392 p. (In Russian).
5. Zalesov S.V., Panin I.A. Resursy yagodnyh kustarnichkov v el›nike mshistom Severoural›skoj srednegornoj lesorastitel›noj provincii [Resources of berry shrubs in the mossy spruce forest of the North Ural mid-mountain forest province]. *Lesnoy vestnik* / *Forestry Bulletin*, 2017, vol. 21, no. 1. pp. 21–27. (In Russian).
6. Zaparanyuk A.E. Povyshenie urozhajnosti dikorastushchih yagodnikov putem primeneniya mineral›nyh udobrenij na Urale [Increasing the yield of wild berries by using mineral fertilizers in the Urals]. Dis. ... kand. s.-kh. nauk [dis. ...cand. agricultural Sciences]. Sverdlovsk, 1984, 27 p. (In Russian).
7. Knorre A.A., Kirdyanov A.V., Fedotova E.V., Naurzbaev M.M. Izmenchivost› vidovogo raznoobraziya i nadzemnoj biomassy vdol› vysotnogo transekta severo-zapadnoj okonechnosti plato Putorana [Variability of species diversity and aboveground biomass along the high-altitude transect of the northwestern tip of the Putorana plateau]. *Geografiya i Prirodnye Resursy* [*Geography and Natural Resources*], 2006, no. 3, pp. 75–81. (In Russian).
8. Luganskij N.A., Zalesov S.V., Shchavrovskij V.A. Povyshenie produktivnosti lesov. Ucheb. posobie [Increasing forest productivity. Textbook allowance]. Ekaterinburg, 1995, 297 p. (In Russian).
9. Petrov N.V. Osobennosti i ocenka resursnogo potenciala lesov v razlichnyh tipah geograficheskogo landshafta severo-zapada taezhnoj zony Rossii na primere Respubliki Kareliya [Features and assessment of the resource potential of forests in various types of geographical landscape in the north-west of the taiga zone of Russia: on the example of the Republic of Karelia]. Avtoreferat dis. … kand. c.-kh. nauk. Lesovedeniye [Candidate's thesis], Saint Petersburg, 2012, 23 p. (In Russian).
10. Tertica T.K. Osobennosti plodonosheniya klyukvy bolotnoj v ravninnom rajone Pnchoro-Ilychskogo zapovednika [Peculiarities of fruiting of swamp cranberries in the flat region of the Pnchoro-Ilychsky Nature Reserve]. *Trudy Mordovskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika imeni P.G. Smidovicha* [*Proceedings of the Mordovian State Nature Reserve named after P.G. Smidovich*], Saransk, Pushta, 2016, vol. 17, pp. 214–218. (In Russian).
11. Chetyrkin E.M. Statisticheskie metody prognozirovaniya [Statistical methods of forecasting]. Moskow, Statistics, 1977, 200 p. (In Russian).
12. Shcherbakov I.M., Belonogova T.V., Voronova T.G., Zajceva N.P., Kuchko A.A., Sakovec V.I. Uchyot i ispol›zovanie rastenij lesov yuzhnoj Karelii [Accounting and use of plants in the forests of southern Karelia], Petrozavodsk, Karelian Branch of the USSR Academy of Sciences, 1982, 38 p. (In Russian).
13. Borders B.E., Bailey R.L. A compatible system of growth and yield equations for slash pine fitted with restricted three-stage least squares. *Forest Science,* 1986, vol. 32 (1), pp. 185–201.
14. Boyarsky A.A., Arzhannikov Y.A., Panin I.A. Resources of undergrowth fruit plants in pine and birch forests of the southern taiga subzone of the Sverdlovsk region. *Forests of Russia and economy in them*, 2021, no. 4. pp. 40–48.
15. Colwell R.K., Lees D.C. The mid-domain effect: Geometric constraints on the geography of species richness. *Trends Ecol. Evol*, 2000, no. 15, pp. 70–76.
16. Devi N.M., Kukarskikh V.V., Galimova A.A., Mazepa V.S., Grigoriev A.A. Climate change evidence in tree growth and stand productivity at the upper treeline ecotone in the Polar Ural Mountains. *Forest Ecosystems*, 2020, no. 7. URL: https://doi.org/10.1186/s40663-020-0216-9 (access date: 20.09.2023.)
17. Dolezal J., Srutek M. Altitudinal changes in composition and structure of mountain temperate vegetation: A case study from the Western Carpathians. *Plant Ecol,* 2002, no. 158, pp. 201–221.
18. Dwire K.A., Kauffman J.B., Brookshire E.N.J, Baham J.E. Plant biomass and species composition along an environmental gradient in montane riparian meadows. *Oecologia*, 2004, vol. 139, no. 2, pp. 309–317.
19. Fan Y., Chang X., Yang Y., Shi H., Hou X. The biodiversity and stability of alpine meadow plant communities in relation to altitude gradient in three headwater resource regions. *African Journal of Biotechnology*, 2012, vol. 11(79), pp. 14422–14427.
20. Flewelling J.W., Pienaar L.V. Multiplicative regression with lognormal errors. *Forest Science*, 1981, no. 27, pp. 281–289.
21. Freese F. Linear regression methods for forest research. USDA For. Serv. Res. Paper. FPL 17. Madison, 1964. 136 p.

22. Fu L.Y., Zeng W.S., Tang S.Z., Sharma R.P., Li H.K. 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). pp. 101–115.
23. Gabeyev V.N. Biological productivity of Priobie forests. Novosibirsk, 1976, 171 p.
24. Garcia L.C., Hobbs R.J., Meaes dos Santos F.A., Rodrigues R.R. *Flower and fruit availability along a forest restoration gradient. Biotropica*, 2014, vol. 46 (1), pp. 114–123.
25. Khamidullin A., Kotov S., Vorob'ev V. Integrated effect of atmosphere pollution and cutting on seed production of dandelion (*Taraxacum officinale* Wigg.) urban populations. *International Journal of Pharmacy & Technology*, 2016, vol. 8, is. 2, pp. 14634–14642.
26. Li Y.N., Wang Q.X., Gu S., Fu Y., Du M., Zhao L., Zhao X., Yu G. Integrated monitoring of alpine vegetation type and its primary production. *Acta Geogr Sin (in Chinese)*, 2004, no. 59, pp. 40–48.
27. Li Y.N., Zhao X.Q., Wang Q.X. The comparison of community biomass and environmental condition of five vegetation type in alpine meadow of Haibei, Qinghai Province. *Journal of Mountain Science*, 2003, no. 21, pp. 257–264.
28. Li Y., Fan J., Yu H. Grazing exclusion, a choice between biomass growth and species diversity maintenance in Beijing–Tianjin Sand Source Control Project. *Sustainability*, 2019, no. 11, p. 1941. https://doi.org/10.3390/su11071941.
29. Lieberman D., Lieberman M., Peralta R., Hartshorn G.S. Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology*, 1996, no. 84, pp. 137–152.
30. Liu Z., Li Q., Chen D., Zhai W., Zhao L., Xu S., Zhao X. Patterns of plant species diversity along an altitudinal gradient and its effect on above-ground biomass in alpine meadows in Qinghai-Tibet Plateau. *Biodiversity Science*, 2015, no. 23 (4), pp. 451–462.
31. Ma W. The relationship between species richness and productivity in four typical grasslands of northern China. *Frontiers of Biology in China*, 2007, no. 2, pp. 318–323.
32. Michelsen O., Lindner J.P. Why include impacts on biodiversity from land use in LCIA and how to select useful indicators? *Sustainability*, 2015, no. 7, pp. 6278–6302.
33. Niu Y.J., Zhou J., Yang S., Wang G., Liu L., Du G., Hua L. Relationships between soil moisture and temperature, plant species diversity, and primary productivity in an alpine meadow considering topographic factors. *Acta Ecol. Sin,* 2017, no. 37, pp. 8314–8325.
34. Nord-Larsen T., Meilby H., Skovsgaard J.P. Simultaneous estimation of biomass models for 13 tree species: effects of compatible additivity requirements. *Canadian Journal of Forest Research*, 2017, no. 47, pp. 765–776.
35. Pessoa M.S., Rocha-Santos L., Talora D.C., Faria D., Mariano-Neto E., Hambuckers A., Cazetta E. Fruit biomass availability along a forest cover gradient. *Biotropica*, 2016, no. 49 (1), pp. 1–11.
36. Pindyck R.S., Rubenfeld D.L. Econometric models and econometric forecasts. 2nd ed. New York, McGraw-Hill, 1981, 630 p.
37. Solly E.F., Djukic I., Moiseev P.A., Andreyashkina N.I., Devi N.M., Göransson H., Mazepa V.S., Shiyatov S.G., Trubina M.R., Schweingruber F.H., Wilmking M., Hagedorn F. Treeline advances and associated shifts in the ground vegetation alter fine root dynamics and mycelia production in the South and Polar Urals. *Oecologia,* 2017, no. 183, pp. 571–586.
38. Stavrova N.I. Influence of atmospheric pollution on coniferous seed production. In: *Forest ecosystems and atmospheric pollution. V.A. Alekseev (ed.).* Leningrad, 1990, pp. 113–121.
39. Usoltsev V.A., Somogyi Z., Chasovskikh V.P., Noritsina Yu.V. Aboveground biomass carbon in the Alpine and Arctic treeline ecotones in the Ural Region. *Environment and Natural Resources Research*, 2014, Vol. 4. no. 4, pp. 1–15.
40. Usoltsev V. A., Shobairi S. O. R., Tsepordey I. S., Chasovskikh V. P. Augmentative modelling: A template for *Populus* sp. stand biomass in Eurasia region. *Indian Forester*, 2021, Vol. 147 (3), pp. 224–229.
41. Usoltsev V.A., Shobairi O., Tsepordey I.S., Zukow W. Allometric models to predicate single-tree biomass in the Eurasian *Larix* spp. forest. *Ecological Questions*, 2021, Vol. 32 (1), pp. 29–36.
42. Usoltsev V.A., Shobairi S.O.R., Tsepordey I.S. Compatible models for *Quercus* spp. stand biomass and net primary production sensitive to precipitation and winter temperature in Eurasia. *Macedonian Journal of Ecology and Environment*, 2020, Vol. 22, Is. 1, pp. 59–70.

43. Usoltsev V.A., Zukow W., Tsepordey I.S., Chasovskikh V.P. Forest stand biomass and NPP models sensitive to winter temperature and annual precipitation for *Betula* spp. in Eurasia. *Ecological Questions*, 2020, Vol. 31, no. 3, pp. 15–23.
44. Wang C.T., Long R.J., Wang Q.J., Ding L.M., Wang M.P. Effects of altitude on plant-species diversity and productivity in an alpine meadow, Qinghai-Tibetan plateau. *Australian Journal of Botany*, 2007, no. 55 (2), p. 110–117.
45. Whittaker R.H., Niering W.A. Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arisona. V. Biomass, production and diversity along the elevation gradient. *Ecology*, 1975, Vol. 56, pp. 771–790.
46. Xu M., Du R. Li X., Yang X., Zhang B., Yu X. The mid-domain effect of mountainous plants is determined by community life form and family flora on the Loess Plateau of China. *Scientific Reports,* 2021, no. 11, pp. 10974.
47. Yang Y.H., Rao S., Hu H.F., Chen A.P., Ji C.J., Zhu B., Zuo W.Y., Li X.R., Shen H.H., Wang Z.H., Tang Y.H., Fang J.Y. Plant species richness of alpine grasslands in relation to environmental factors and biomass on the Tibetan Plateau. *Biodiversity Science*, 2004, no. 12 (1), pp. 200–205.
48. Zeng W.S., Zhang H.R., Tang S.Z. Using the dummy variable model approach to construct compatible single-tree biomass equations at different scales – a case study for Masson pine (*Pinus massoniana*) in southern China. *Canadian Journal of Forest Research*, 2011, no. 41 (7), pp. 1547–1554.
49. Zeng W.S. Developing tree biomass models for eight major tree species in China. Biomass volume estimation and valorization for energy. *Intech Publ.*, Chapter 1, 2017, pp. 3–21.
50. Zhang B., Zhang H., Jing Q., Wu Y., Ma S. Differences in species diversity, biomass, and soil properties of five types of alpine grasslands in the Northern Tibetan Plateau. *PLoS ONE*, 2020, no. 15 (2), e0228277.

Статья поступила в редакцию 6.10.2023