

БИОЛОГИЯ

УДК 630*231

***В.А. Усольцев^{1,2}, С.О.Р. Шубаири¹, Дж.А. Дар³, И.С. Цепордей²,
В.П. Часовских¹, К.В. Колчин¹***

¹ Уральский государственный лесотехнический университет, г. Екатеринбург

² Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург

³ Biodiversity Conservation Lab., Department of Botany, Sagar, M.P., India

**ПРОБЛЕМЫ ОЦЕНКИ БИОПРОДУКТИВНОСТИ ЛЕСОВ В АСПЕКТЕ
БИОГЕОГРАФИИ: 2) МОДЕЛИ СМЕШАННЫХ ЭФФЕКТОВ**



Ключевые слова: *фитомасса деревьев, аллометрические модели, мета-анализ, модели смешанного типа, модели с фиктивными переменными.*

Выполнен анализ особенностей построения смешанных аллометрических моделей фитомассы по опубликованным источникам.

V.A. Usoltsev, S.O.R. Shobairi, J.A. Dar, I.S. Tsepordey, V.P. Chasovskikh, K.V. Kolchin

**PROBLEMS OF ESTIMATING FOREST BIOLOGICAL PRODUCTIVITY IN THE
ASPECT OF BIOGEOGRAPHY: 2) MIXED-EFFECTS MODELS**

Key words: *tree biomass, allometric model, meta-analysis, mixed-type model, dummy variable model.*

Analysis of designing peculiarities of mixed allometric models of tree biomass using published sources is fulfilled.

Усольцев Владимир Андреевич - доктор сельскохозяйственных наук, заслуженный лесовод России, профессор кафедры менеджмента и управления качеством Института экономики и управления Уральского государственного лесотехнического университета, профессор, главный научный сотрудник Ботанического сада УрО РАН (Екатеринбург). Тел.: (343)254-61-59; e-mail: Usoltsev50@mail.ru.

Usoltsev Vladimir Andreyevich - Doctor of agricultural sciences, professor of the Department of quality management, Ural State Forest Engineering University, chief researcher at the Botanical Garden, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (Yekaterinburg). Phone: (343)254-61-59; e-mail: Usoltsev50@mail.ru.

Шубаири Омид – доктор наук PhD, профессор кафедры менеджмента и управления качеством Института экономики и управления Уральского государственного лесотехнического университета (Екатеринбург); e-mail: omidshobeyri214@gmail.com.

Shobairi Seyed Omid Reza - PhD, professor of the Department of quality management, Ural State Forest Engineering University (Yekaterinburg); e-mail: omidshobeyri214@gmail.com.

Dar Javid Ahmad - PhD, Biodiversity Conservation Lab., Department of Botany, Dr. Hari Singh Gour Central University, Madhya Pradesh, India; e-mail: javididar29@gmail.com.

Цепордей Иван Степанович – аспирант 2-го года обучения Ботанического сада УрО РАН (Екатеринбург). Тел.: (343)254-61-59; e-mail: ivan.tsepordey@yandex.ru.

Tsepordey Ivan Sergeevich – postgraduate at Botanical Garden of Ural Branch of RAS (Yekaterinburg). Phone: (343)254-61-59; e-mail: ivan.tsepordey@yandex.ru.

Часовских Виктор Петрович - доктор технических наук, профессор, заслуженный работник высшей школы РФ, член Российской академии инженерных наук им. А.М. Прохорова, член Российской академии естественных наук, Full Member of European Academy of Natural History, директор Института экономики и управления Уральского государственного лесотехнического университета (Екатеринбург). Тел. (343)261-46-44; e-mail: u2007u@yandex.ru.

Chasovskikh Viktor Petrovich - Doctor of technical sciences, Professor, Full Member of European Academy of Natural History, Director of the Institute of Economics and Management, Ural State Forest Engineering University (Yekaterinburg). Phone: (343)261-46-44; e-mail: u2007u@yandex.ru.

Колчин Кирилл Владимирович – аспирант 2-го года обучения при Уральском государственном лесотехническом университете (Екатеринбург). Тел.: 8-999-567-20-33, e-mail: kirill_-92@mail.ru.

Kolchin Kirill Vladimirovich - Postgraduate of the Ural State Forest Engineering University (Yekaterinburg). Phone: 8-999-567-20-33, e-mail: kirill_-92@mail.ru.

Один из способов крупномасштабной оценки фитомассы лесов основан на использовании аллометрических моделей фитомассы деревьев, в отношении которых существуют некоторые неопределённости. В частности, установлено увеличение ошибки при оценке фитомассы дерева как по мере расширения области применения локальной модели, так и по мере локализации (регионализации) всеобщей модели (Усольцев и др., 2006; Case, Hall, 2008). В этой связи возникает потребность в их гармонизации.

При разработке всеобщих (обобщенных) уравнений фитомассы в национальном масштабе должны приниматься во внимание практические потребности в оценках фитомассы лесов на региональном и провинциальном уровнях. Как построить национальные, региональные и провинциальные обобщенные модели и сделать их совместимыми друг с другом – всё это представляет серьезную проблему. Концепция совместимости хорошо известна, но её трактовки в различных ситуациях различаются. Л. Фу с соавторами (Fu et al., 2012) так определяют названную концепцию: «Модели фитомассы различных уровней должны быть совместимы друг с другом, то есть сумма оценок фитомассы, полученных по моделям более низкого уровня обобщения, должна равняться значению, полученному по модели более высокого уровня» (с. 102).

В качестве перспективных гармонизированных моделей в последние годы интенсивно обсуждаются и применяются в разных экосистемах модели смешанных (т.е. фиксированных и случайных) эффектов (mixed-effects models или mixed models). В общем случае модель смешанных эффектов объясняет в своей структуре и дисперсию, и ковариации. Обычно проблема ковариационной структуры модели выявляется в момент ее тестирования. Методология смешанной модели обеспечивает унифицированную структуру, снимающую большую часть обременений, присущих традиционным линейным моделям. Модель смешанных эффектов, или смешанная линейная модель, рассматривается как обобщение стандартной линейной модели (Wolfinger et al., 1991).

Концепция модели смешанных эффектов, показывающей улучшенную процедуру оценки её параметров, применяется в разных областях знаний уже около двадцати лет, но в лесоводственной сфере подобные модели стали использоваться сравнительно недавно. Дж. Лаппи и Р. Бейли (Lappi, Bailey, 1988) показали применение нелинейной смешанной модели на основе функции Ричардса, описывающей рост по высоте господствующих и согосподствующих деревьев как на уровне древостоя, так и на уровне составляющих древостой деревьев. Т. Грегуар с соавторами (Gregoire et al., 1995) описали линейную смешанную модель ковариаций между повторными измерениями на пробных площадях со случайными эффектами последних. Ю. Жанг и Б. Бордерс (Zhang, Borders, 2004) применили метод моделирования смешанных эффектов для оценки фитомассы разных фракций деревьев в культурах сосны ладанной, пройденных интенсивными рубками в США. Л. Ферманн с соавторами (Fehrmann et al., 2008) подобным методом рассчитали уравнения фитомассы деревьев ели и сосны и сравнили полученный результат с результатами «метода ближайшего соседа» (the *k*-nearest neighbour approach).

Подобные подходы были реализованы несколькими китайскими исследователями, в частности, при построении линейной смешанной модели, связывающей ширину кроны, полученную аэрометодом, с диаметром ствола (Lang, 2008), при построении модели хода роста по площади сечений древостоя с использованием многоуровневой смешанной модели и результатов повторных замеров (Lei et al., 2009), а также при построении нелинейной смешанной модели хода роста по верхней высоте в культурах пихты китайской (Li, Zhang, 2010).

В большинстве китайских исследований на основе количественных методов применяется регрессионный анализ с включением фиктивных переменных, характеризующих наличие или отсутствие некоторого качественного эффекта, обозначаемого как 0, 1 или -1 (Li, Hong 1997; Tang, Li, 2002; Li et al., 2006; Tang et al., 2008; Li et al. 2008).

В среде специалистов по биометрии и статистике ведутся интенсивные дискуссии по поводу выбора между двумя видами моделей, а именно, моделей с фиктивными переменными и моделей смешанных эффектов. М. Вангом с соавторами (Wang et al., 2008) выполнено эмпирическое сравнение названных подходов на примере моделей роста по верхней высоте и сделан вывод о возможности применения обоих методов с примерно равными результатами, однако для описания динамики прироста по высоте предпочтителен метод фиктивных переменных, а для прогнозирования высоты древостоя лучший результат дает метод смешанных эффектов.

Особенности построения смешанных аллометрических моделей фитомассы рассмотрим на двух примерах.

Смешанная модель и модель с фиктивными переменными

Л. Фу с соавторами (Fu et al., 2012) поставили целью разработать совместимые модели фитомассы деревьев на уровнях как национальном, так и региональном или провинциальном, и привлечь для её осуществления методы линейных моделей, как смешанных эффектов, так и моделей с фиктивными переменными. Для этого были использованы имевшиеся данные о надземной фитомассе 150 модельных деревьев сосны Массона, произрастающей на юге Китая.

Поскольку для крупномасштабной оценки и мониторинга фитомассы насаждений используется обычно лишь надземная составляющая, не разделяемая по фракционному составу (FAO, 2006; Muukkonen, 2007; Tomppo et al., 2010), а аллометрическая модель с диаметром ствола как единственной независимой переменной обычно даёт приемлемую точность оценок (Ter-Mikaelian, Korzukhin, 1997; Jenkins et al., 2003;

Muukkonen, 2007; Nívar, 2009; Fu et al., 2011), Л. Фу с соавторами приняли за основу модель вида (Fu et al., 2012)

$$P = a \cdot D^b (1 + \zeta), \quad (1)$$

где P – надземная фитомасса; D – диаметр ствола на высоте груди; a и b – регрессионные коэффициенты; ζ – относительная ошибка. Поскольку авторы используют обычный метод наименьших квадратов, модель (1) подлежит трансформированию путем логарифмирования, в связи с чем вводится поправка на логарифмирование $S^2/2$ по Г. Баскервиллю (Baskerville, 1972)

$$\ln P = (\ln a + S^2/2) + b \cdot \ln D, \quad (2)$$

где S – стандартная ошибка уравнения.

Фитомасса дерева зависит не только от величины диаметра ствола, но и от других факторов, таких, как происхождение древостоя и географическое местоположение. Поскольку регрессионный коэффициент b в (2) – приблизительно одна и та же величина, а согласно некоторым теоретическим представлениям является константой (West et al., 1999; Chojnasky, 2002), авторы исследуют влияние локальных или случайных эффектов, обусловленных происхождением древостоя и географическим местоположением, только по величине свободного члена a уравнения. Древостои естественного происхождения (77 модельных деревьев) и культуры (73 модельных дерева) кодируются соответственно как 1 и 2, и три отдельных региона на юге Китая кодируются как 1, 2 и 3, по 50 деревьев в каждом.

Модель с фиктивными переменными имеет вид (Fu et al., 2012)

$$y = a_0 + \sum a_i z_i + bx, \quad (3)$$

где $y = \ln P$; $a_0 = \ln a$; $x = \ln D$; z_i – фиктивные переменные; a_i и b – регрессионные коэффициенты.

Параметры всеобщей модели (1) в качестве модели с фиктивными переменными являются всеобщими для модели популяционного уровня. При условии совместимости моделей различного уровня и при сравнении с моделями смешанных эффектов, сумма коэффициентов при фиктивных переменных $\sum a_i = 0$. Расчету подлежит лишь $i-1$ параметров, а оставшийся выводится из них. Расчет модели с фиктивными переменными (3) выполняется в соответствии с четырьмя ситуациями (табл. 1). Поскольку модель (3) представляет типичное линейное уравнение, для оценки его параметров применен обычный метод наименьших квадратов (OLS) (Fu et al., 2012).

Модель смешанных эффектов имеет вид

$$y = x \beta + z u + e \quad (4)$$

$n \times 1$ $n \times p$ $p \times 1$ $n \times q$ $q \times 1$ $n \times 1$

где β – параметр фиксированного эффекта; u – параметр случайных эффектов; x – матрица фиксированного параметра; z – матрица случайных параметров; e – матрица ошибки (Fu et al., 2012).

Модель смешанных эффектов (4), приведённая в соответствие с моделью с фиктивными переменными (3), имеет вид

$$y = a_0 + \sum u_i z_i + bx, \quad (5)$$

где ожидаемые значения случайных параметров u_i равно нулю, и они независимы один от другого. Тогда $E(u_i) = 0$, и $cov(u_i, u_j) = 0$ для $i \neq j$ (Fu et al., 2012).

В отличие от четырёх ситуаций в моделях с фиктивными переменными (см. табл. 1), в модели смешанных эффектов (5) происхождение деревьев (ситуация 1), принадлежность к региону (ситуация 2), суммарный эффект происхождения и региона (ситуация 3) и взаимодействие эффектов происхождения и региона (ситуация 4) – все они рассмотрены как случайные переменные. Расчет модели (5) выполнен программой For-Stat 2.1 на основе метода ограниченного максимального правдоподобия (Tang et al., 2008).

Таблица 1

Комбинации фиктивных переменных для четырёх различных ситуаций (Fu et al., 2012)

Ситуация	Факторы	Комбинации	z_1	z_2	z_3	z_{11}	z_{12}	z_{13}	z_{21}	z_{22}
1	Происхождение	Естественные древостои (1)	1							
		Культуры (2)	-1							
2	Регион	1		1	0					
		2		0	1					
		3		-1	-1					
3	Происхождение+регион	(1)+1	1	1	0					
		(1)+2	1	0	1					
		(1)+3	1	-1	-1					
		(2)+1	-1	1	0					
		(2)+2	-1	0	1					
		(2)+3	-1	-1	-1					
4	Происхождение×регион	(1)×1				1	0	0	0	0
		(1)×2				0	1	0	0	0
		(1)×3				0	0	1	0	0
		(2)×1				0	0	0	1	0
		(2)×2				0	0	0	0	1
		(2)×3				-1	-1	-1	-1	-1

Выполненный Л. Фу с соавторами (Fu et al., 2012) расчёт моделей (3) и (5) показал, что их параметры в ситуациях 1, 2 и 3 на статистически значимом уровне не отличаются от параметров всеобщей модели (1) и, напротив, в ситуации (4) названное различие статистически значимо. Наиболее полные модели (3) и (5) в ситуации (4) дали возможность привести их к частным видам (т.е. к ситуациям 1 и 2) (табл. 2).

Таблица 2

Сопоставление характеристик моделей (3) и (5) (Fu et al., 2012)

Ситуация	Вариант	Расчётная модель (3)	Расчётная модель (5)
Всеобщая модель (1)		$P = 0,1126D^{2,3653}$	$P = 0,1115D^{2,3683}$
1	Естественные древостои	$P = 0,1160D^{2,3653}$	$P = 0,1135D^{2,3683}$
1	Культуры	$P = 0,1093D^{2,3653}$	$P = 0,1095D^{2,3683}$
2	Регион 1	$P = 0,1168D^{2,3653}$	$P = 0,1140D^{2,3683}$
2	Регион 2	$P = 0,1141D^{2,3653}$	$P = 0,1122D^{2,3683}$
2	Регион 3	$P = 0,1071D^{2,3653}$	$P = 0,1082D^{2,3683}$

Л. Фу с соавторами (Fu et al., 2012) установили, что на статистически значимом уровне различия значений свободного члена между вариантами (например, между естественными древостоями и культурами) в модели (5) меньше, чем в модели (3), что согласуется с выводами других исследователей (Wang et al., 2008). Показано, что если дисперсия случайных эффектов велика по отношению к дисперсии ошибки, то оценки случайных параметров будут близки к тем оценкам, которые могли быть получены как фиксированные параметры; и если случайные эффекты показывают небольшую дисперсию, то оценки случайных параметров будут близки к нулю, т.е. модель смешанных эффектов будет близка к всеобщей (ПА) модели. Таким образом, модель смешанных эффектов можно рассматривать в качестве компромиссного варианта между моделью с фиктивными переменными, параметры которой фиксированы, и всеобщей моделью, фиктивные параметры которой равны нулю (Wang et al., 2008).

В практическом отношении выбор между двумя видами моделей может быть сделан в зависимости от количества вариантов и от количества наблюдений в каждом из них. В общем случае, если количество вариантов менее 10, то предпочтительна модель с фиктивными переменными, но если количество вариантов велико, а число наблюдений в каждом мало, то рекомендуется модель смешанных эффектов, и если число наблюдений в каждом варианте велико, то вид модели не имеет значения (Wang et al., 2008; Fu et al., 2012).

В рассмотренном примере с сосной Массона (Fu et al., 2012) в случае, если варианты взяты в шести комбинациях происхождения и региона, то число наблюдений в варианте меньше 30, и тогда нет потребности в большой выборке. Кроме того, модельные деревья каждой провинции в древостоях сосны Массона охватывали различные условия местопроизрастания, происхождения древостоев, их возраста и густоты, категории леса и даже породного состава. Даже если варианты по происхождению и принадлежности к региону определены, отбор модельных деревьев был случайным, и таким образом трудно установить репрезентативный «средний» уровень каждого варианта - по происхождению и региону.

Хотя характеристики модели с фиктивными переменными, в которой регрессионные коэффициенты являются фиксированными параметрами, несколько лучше, чем в модели смешанных эффектов, при применении их к другим данным фитомассы деревьев результаты оценки могут быть далеко не идеальными. Поэтому для построения совместимых моделей фитомассы деревьев рекомендована модель смешанных эффектов (Fu et al., 2012).

Смешанная модель и мета-анализ

В предыдущей публикации (Усольцев и др., 2017) было дано представление о мета-анализе как способе обобщения результатов независимых исследований, в частности, о процедуре получения обобщённых моделей фитомассы, основанных на ранее опубликованных уравнениях и выведенных из них псевдо-данных или псевдо-наблюдений, что позволяет обойтись без получения и сбора оригинальных данных. Метод позволяет объединить все предыдущие исследования для получения более обобщённой и, в то же время, более детальной информации. Для этого необходимо, чтобы определение фракционного состава фитомассы дерева было согласованным во всех моделях, используемых в мета-анализе (De-Miguel et al., 2014b).

В первых приложениях методики мета-анализа к опубликованным ранее уравнениям фитомассы деревьев данного древесного вида в пределах некоторого региона из их общего количества отбирались локальные уравнения одной и той же структуры. Каждое из них табулировали в пределах некоторого диапазона диаметров ствола (либо непосредственно по ступеням толщины, либо с предварительным делением диапазона

на пять равных интервалов) и полученную совокупность мета-данных использовали для расчета обобщенной аллометрической модели, предназначенной для использования в пределах всего региона (Pastor et al., 1984; Jenkins et al., 2003; Zianis, Mencuccini, 2003; Muukkonen, 2007). Эти исследования основывались на мета-анализе моделей с так называемым фиксированным эффектом (fixed-effects modelling), в которых не учитывалась географическая локализация данных и не анализировалась остаточная дисперсия уравнений. Поэтому при подобном мета-анализе не рассматривалась точность оригинальных (исходных) аллометрических уравнений.

Кроме того, несмотря на то, что уравнения регионального или национального уровня могли иногда давать хорошие результаты на локальном уровне (Case, Hall, 2008), применение их в локальных условиях обычно связано со значительным уровнем неопределенности (Isik et al., 1999; Усольцев и др., 2006; Zianis et al., 2011; Henry et al., 2011; De-Miguel et al., 2014b). Эта неопределенность обусловлена тем, что бывает трудно оценить, в какой степени средний тренд обобщенной мета-модели с фиксированным эффектом отклоняется от истинных показателей в локальных условиях, если там не были взяты дополнительные модельные деревья. Эта проблема актуальна для любой модели, рассчитанной по нескольким источникам в широком географическом диапазоне, независимо от того, представлены эти материалы оригинальными данными или псевдо-данными (De-Miguel et al., 2014a). Причины упомянутых смещений показаны самые разные: изменчивость экологических условий (Crow, 1978; Ketterings et al., 2001; Zianis et al., 2011), генетическая изменчивость (Isik et al., 1999), влияние как экологических, так и антропогенных факторов (Henry et al., 2011), возрастная изменчивость (Porté et al., 2002; António et al., 2007; Peichl, Arain, 2007; Tinker et al., 2010), влияние густоты древостоя и соответствующей конкурентной напряженности (Naidu et al., 1998; Tinker et al., 2010).

Сержо Де-Мигуэль с соавторами (De-Miguel et al., 2014b) при исследовании внутривидовой изменчивости аллометрических уравнений фитомассы поставили две цели: во-первых, получить аллометрические уравнения фитомассы сосны приморской (калабрийской) (*Pinus brutia* Ten.) для одновозрастных и разновозрастных древостоев, произрастающих в Сирии и Ливане и, во-вторых, обсудить влияние хозяйственно-измененной структуры древостоя на распределение фитомассы и углерода. Было установлено, что различия надземной фитомассы между странами незначительные, но при отдельной оценке фитомассы по ее фракциям суммарные значения надземной фитомассы различались в большей степени. В густых одновозрастных древостоях по отношению к разновозрастным и редкостойным деревьям имели большую массу ствола и соответственно меньшую массу кроны.

Моделированию с фиксированным эффектом свойственны неопределенности, поскольку при этом предполагается, что вся необъясняемая дисперсия независима от остаточной дисперсии по уровням исходных данных и поэтому не может объяснять межуровневую изменчивость структурой переменных модели (Sutton, Higgins, 2008). Потенциально более подходящий метод моделирования может быть применен для широкомасштабной оценки фитомассы, который основан тоже на мета-аналитическом подходе, но на уровне *моделирования смешанного эффекта* (mixed-effects modelling). В отличие от уравнений с фиксированными эффектами, в моделях смешанного эффекта локальные наборы данных представляют частичные выборки из общего объема данных (Pinheiro, Bates, 2000; Galecki, Burzykowski, 2013), и это отражает реальную ситуацию применительно ко всем древесным видам и лесным экосистемам.

После иерархического структурирования данных (псевдо-наблюдения, полученные по уравнениям, специфичным для разных местообитаний) случайная дисперсия расчленяется на участки фиксированного и случайного эффектов. Это дает возможность учесть случайную дисперсию, как внутри-, так и межрегиональную. Таким обра-

зом, моделирование смешанного эффекта позволяет справиться с неопределённостью в отношении различий между регионами, включая методологические различия в предыдущих исследованиях, результаты которых вовлечены в мета-анализ (Wirth et al., 2004), или влияние лесного менеджмента и структуры насаждений на закономерности распределения фитомассы (Repola, 2009). Использование фиксированной части в моделях смешанного эффекта обеспечивает общую оценку фитомассы согласно базе данных, тогда как локальные оценки фитомассы обеспечиваются учетом случайных эффектов. Более того, ранее разработанная модель может быть откалибрована для локальных условий с использованием для этого лишь небольшого количества фактических измерений (Larri, 1991).

Ранее моделирование смешанного эффекта было применено к оценке фитомассы деревьев (Wirth et al., 2004; Repola, 2008, 2009; Moore, 2010; Pearce et al., 2010). Все результирующие модели основывались либо на данных первичных измерений на пробных площадях, либо на вторичном использовании ранее уже анализируемых данных, но ни одна из них не может быть отнесена к категории формального мета-анализа (Glass, 1976; Hedges, Olkin, 1985). Таким образом, потенциал аллометрических мета-моделей смешанного эффекта для широкомасштабных оценок фитомассы остаётся пока неиспользованным. Систематическая оценка прогностической процедуры и влияния различных стратегий выборочного учёта в отношении калибровки моделей фитомассы смешанного эффекта в предыдущих исследованиях также отсутствует (De-Miguel et al., 2014a). Алгоритмы мета-анализа в приложении к оценке фитомассы деревьев развиваются особенно интенсивно в последнее десятилетие (Muukkonen, 2007; Zolkos et al., 2013; De-Miguel et al., 2014a; Liu et al., 2016).

Сержо Де-Мигуэль с соавторами (De-Miguel et al., 2014a) предложили подход, обеспечивающий прогнозирование фитомассы на больших территориальных пространствах с помощью обобщенных калибруемых мета-моделей. Метод представляет комбинацию моделирования смешанных эффектов и мета-анализа (Glass, 1976; Iyengar, 1991) на основе имеющихся аллометрических уравнений для наземной фитомассы. Опубликованные аллометрические модели фитомассы сосны приморской (*Pinus brutia*) - естественно произрастающего вида в районе Восточного Средиземноморья - были получены в пределах её ареала и охватывали Грецию, Турцию, Сирию и Ливан (Durkaya et al., 2009; Zianis et al., 2011; De-Miguel et al., 2014b), однако для значительных пространств ареала подобная информация отсутствовала (рис. 1).

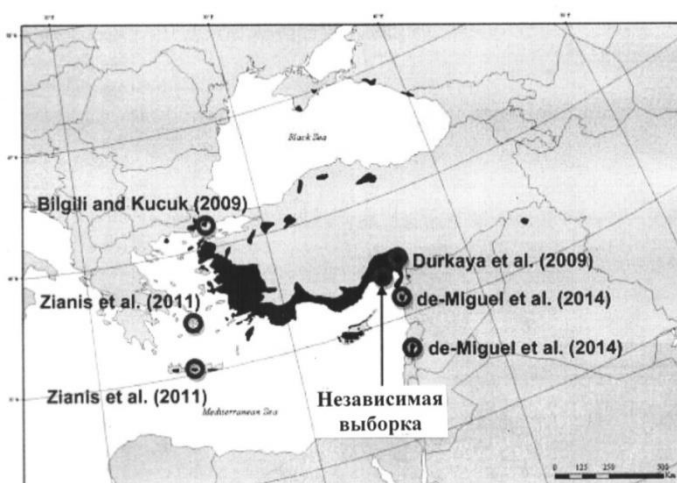


Рис. 1. Естественный ареал распространения сосны приморской, положение районов предшествующих исследований, из результатов которых взяты псевдоданные, и место взятия независимой выборки фактических данных фитомассы (De-Miguel et al., 2014a).

С. Де-Мигуэль с соавторами (De-Miguel et al., 2014a) выполнили анализ мета-моделей смешанных эффектов с целью заполнить имеющиеся пробелы и корректно экстраполировать имеющиеся модели фитомассы сосны приморской на все регионы в пределах ареала. Были поставлены три цели: во-первых, на основе моделирования смешанных эффектов построить обобщенные аллометрические

ские мета-модели фитомассы деревьев для различных фракций, используя ее псевдо-данные; во-вторых, предложить методологию калибровки мета-моделей в локальных условиях с использованием случайных эффектов и, в-третьих, исследовать и продемонстрировать преимущества калибровки мета-модели с использованием различных стратегий выборочного учета и разных объемов выборки при локальных измерениях. Предполагаемая мета-модель должна давать корректную оценку надземной фитомассы в пределах всего ареала и обеспечивать возможность повышения точности локальных оценок путем её калибровки. Цель исследования состояла не в оценке общей эффективности «средней» модели при отсутствии калибровки путём перекрестной проверки, как это предлагалось в работе Кэйза и Холла (Case, Hall, 2008), а в тестировании потенциального вклада модели в повышение точности локальных оценок путём калибровки, что освобождает от необходимости разработки множества местных уравнений на основе больших наборов вновь получаемых данных о фитомассе деревьев.

Взятые из публикаций (Durkaya et al., 2009; Zianis et al., 2011; De-Miguel et al., 2014b) пять уравнений для массы ствола и кроны и четыре уравнения для массы хвои протабулированы по 2-сантиметровым ступеням толщины (рис. 2).

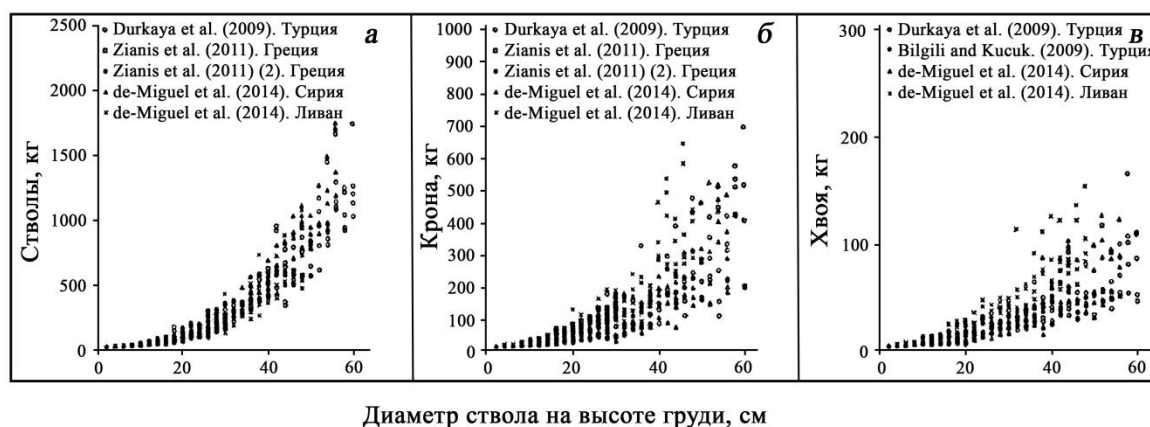


Рис. 2. Псевдо-данные фитомассы ствола (а), кроны (б) и хвои (в), полученные табулированием аллометрических уравнений, включенных в мета-анализ (De-Miguel et al., 2014a).

Полученные псевдо-данные в количестве 500 для массы ствола и кроны и 410 для массы хвои включали в себя систематическую составляющую модели и нормально распределённые остатки с нулевым средним значением и остаточной стандартной ошибкой RSE. Их предназначение – выявить внутри- и межрегиональную изменчивость исходных фактических данных фитомассы (De-Miguel et al., 2014a).

Для мета-анализа выбрана простая аллометрическая зависимость фитомассы от диаметра ствола на высоте груди. Иерархическая структура данных моделирования, основанная на псевдо-наблюдениях, специфичных по местоположению или сводкам данных, учтена методологией моделирования смешанных эффектов. Таким образом, выбранная модель имеет вид (De-Miguel et al., 2014a):

$$\ln Y_{ij} = (\beta_0 + b_{0j}) + (\beta_1 + b_{1j}) \cdot \ln(D_{ij}) + e_{ij}, \quad (6)$$

где Y_{ij} – абсолютно сухая фитомасса соответствующей фракции (ствол, крона или хвоя) j -го дерева в i -м местоположении (кг); D_{ij} – диаметр на высоте груди (см); β_0 и β_1 – коэффициенты фиксированной части регрессии; b_{0j} и b_{1j} – случайные эффекты разных местоположений и e_{ij} – остаточная дисперсия. Предполагается, что как случайные эффекты, так и остатки, являются независимыми, нормально распределёнными случайными

переменными с $(b_{0i}, b_{1i})' = \mathbf{b}_i \sim N(0, \mathbf{D})$ и $e_{ij} \sim N(0, \sigma^2)$. Предполагается также, что остаточные дисперсии являются постоянными во всех сводках данных, даже если имеются некоторые различия в оценках; при наличии отдельных остаточных дисперсий для каждой сводки данных локальная калибровка модели была бы невозможна. Параметры $\beta_0, \beta_1, \mathbf{D}$ и σ^2 были оценены с использованием процедуры ограниченного максимального правдоподобия, реализованной в пакете *nlme* (Pinheiro, Bates, 2000) в R-среде (R Core Team, 2013).

Вид уравнения (6) был выбран, исходя из следующих соображений: 1) он традиционно наиболее широко используется для описания аллометрических отношений для оценки фитомассы дерева и 2) отсутствие локально-специфичных моделей, связывающих диаметр ствола с другими характеристиками дерева (например, с его высотой) является препятствием для использования дополнительных предикторов в оценке фитомассы, так как они могут привести к искаженному представлению о морфологии дерева в разных местоположениях. Было отдано предпочтение линейаризованной версии степенной функции вместо нелинейной формы с целью применения процедуры простой калибровки. Для коррекции смещения при антилогарифмировании оценок использован поправочный коэффициент Баскервилля (Baskerville, 1972).

Процедура калибровки основана на определении случайных эффектов посредством наилучшего линейного несмещенного предиктора (best linear unbiased predictor - BLUP) (Lappi, 1991). Определение случайных эффектов требует деструктивной выборки, т. е. результатов фактических измерений фитомассы фракций, по крайней мере, одного дерева из интересующего региона. Таким образом, основываясь на уравнении (6), логарифмированные значения надземной фитомассы деревьев, измеренной в регионе i , объединяются в вектор y_i в соответствии с моделью (De-Miguel et al., 2014a)

$$y_i = \mu + \mathbf{Z}\mathbf{b}_i + e_i, \quad (7)$$

где μ – фиксированная составляющая уравнения (1); \mathbf{b}_i – вектор случайных эффектов, учитывающих различия по регионам; \mathbf{Z} – расчетная матрица и e_i – вектор случайных остатков. Определяется вариационная–ковариационная матрица случайных эффектов $\text{var}(\mathbf{b}_i) = \mathbf{D}$ и $\text{var}(e_i) = \mathbf{R}$, где $\mathbf{R} = \sigma^2\mathbf{I}$. \mathbf{D} – квадратная $p \times p$ матрица и расчетная матрица \mathbf{Z} – это $n \times p$ матрица, где n – количество деревьев, используемых для калибровки, и p – количество случайных параметров. Первая колонка \mathbf{Z} заполняется числами 1, а вторая включает в себя измеренные значения предиктора, предположительно имеющие случайный эффект (в данном случае D). Среднее значение и дисперсия вектора, включающего как случайные эффекты, так и данные измерений, следующие (McCulloch, Searle, 2001):

$$\begin{bmatrix} \mathbf{b}_i \\ y_i \end{bmatrix} \sim \begin{bmatrix} 0 \\ \mu \end{bmatrix}, \begin{bmatrix} \mathbf{D} & \mathbf{D}\mathbf{Z}' \\ \mathbf{Z}\mathbf{D} & \mathbf{Z}\mathbf{D}\mathbf{Z}' + \mathbf{R} \end{bmatrix} \quad (8)$$

Соответственно, разместив значения соответствующей переменной и выше указанных матриц, наилучший линейный несмещенный предиктор BLUP случайных эффектов для интересующего местоположения \mathbf{b}_i , можно рассчитать следующим образом:

$$\text{BLUP}(\mathbf{b}_i) = \hat{\mathbf{b}}_i = \mathbf{D}\mathbf{Z}'(\mathbf{Z}\mathbf{D}\mathbf{Z}' + \mathbf{R})^{-1}(y_i - \mu) \quad (9)$$

с дисперсией оценки, равной

$$\text{var}(\hat{\mathbf{b}}_i - \mathbf{b}_i) = \mathbf{D} - \mathbf{D}\mathbf{Z}'(\mathbf{Z}\mathbf{D}\mathbf{Z}' + \mathbf{R})^{-1}\mathbf{Z}\mathbf{D} \quad (10)$$

BLUP является несмещенным предиктором лишь незначительных отклонений от распределения случайных эффектов. Однако относительно истинной, неизвестной величины эффектов для данного региона, BLUP дает оценки, смещенные для определенного региона (Robinson 1991). Величина этого смещения снижается по мере увеличения количества наблюдений, использованных для калибровки.

Имеется несколько стратегий выборочного учета при реализации мета-модели. Для оценивания эффективности рассчитанных мета-моделей в прогнозе фитомассы в новом местообитании (регионе) была использована независимая проверочная сводка данных. Проверочный набор данных включал фитомассу ствола, кроны и хвои, измеренную в полевых условиях на 39 деревьях сосны приморской в Турции (De-Miguel et al., 2014a).

При сравнении линий исходных регрессионных уравнений с линиями, представленными моделью смешанных эффектов, рассчитанной с использованием независимой выборки, видно, что деревья в проверочной выборке имеют значительно большую массу стволов по отношению к линиям исходных регрессий, тогда как значения фитомассы кроны и хвои были в пределах диапазона варьирования данных, полученных табулированием исходных уравнений (рис. 3).

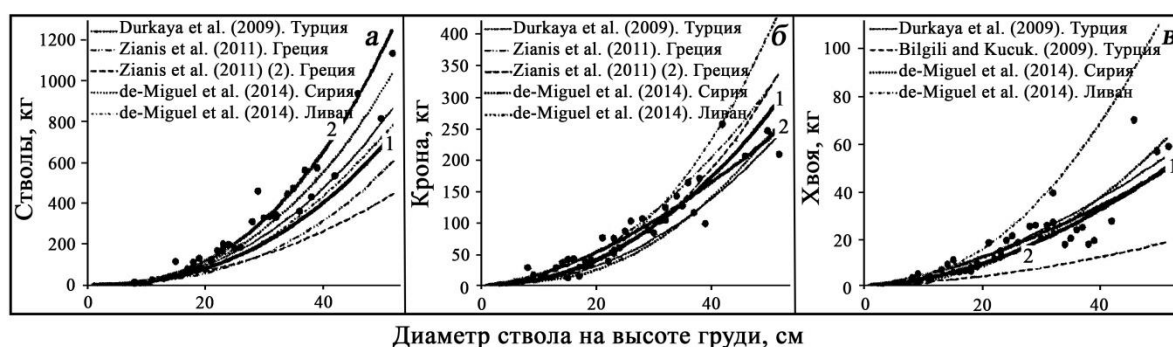


Рис. 3. Фактические данные независимой выборки фитомассы ствола (а), кроны (б) и хвои (в), использованные при калибровке и проверке модели (показаны точками), и расчетные значения фитомассы, полученные по аллометрическим уравнениям исходных исследований; показаны линиями: 1) фиксированная составляющая мета-модели смешанных эффектов, и 2) OLS-модель, полученная расчетом по всей независимой выборке данных (De-Miguel et al., 2014a).

Для проверки мета-модели посредством калибровки на основе BLUP был использован независимый набор данных. Для этой цели для различных размеров деревьев и выборок были оценены разные стратегии выборочного учета путём имитаций по методу Монте-Карло (Metropolis, Ulam, 1949) по 10 000 реализаций выборки на каждую стратегию выборочного учёта. Были протестированы следующие стратегии выборочного учёта: (1) полностью случайный выборочный учёт из 1, 2, 3, ..., n деревьев, (2) стратифицированный выборочный учёт из 2, 4, 6, ..., n деревьев на основе случайной выборки в пределах двух групп деревьев разной толщины $D \leq 23$, $D \geq 23$ и (3) стратифицированный выборочный учёт из 3, 6, 9, ..., n деревьев на основе случайной выборки в пределах трех групп ($D \leq 18$, $18 < D \leq 30$, $D > 30$). Деление независимой выборки на две и три группы выполнялось с таким расчетом, чтобы каждая группа содержала одно и то же количество деревьев (De-Miguel et al., 2014a).

При каждой итерации независимую выборку данных делили на две суб-выборки. Первая из них включала 19 модельных деревьев, случайным образом отобранных для проверки модели. Из оставшихся 20 деревьев для калибровки модели с помощью BLUP отбирали деревья в количестве от 1 до 20 согласно той или иной стратегии выборочного учёта. При каждой итерации для калибровки модели OLS-методом рассчитывали

модель по данным суб-выборки. Цель процедуры - сравнить различия с точки зрения прогностической эффективности между калиброванной линейной мета-моделью смешанных эффектов и локальной OLS-моделью, рассчитанной по той же выборке деревьев (De-Miguel et al., 2014a).

Эффективность мета-модели и OLS-модели оценивалась путём сравнения фактических и расчетных значений фитомассы по величине среднеквадратического отклонения (RMSD). Кроме того, среднеквадратичное отклонение было разделено на три различных аддитивных компонента, а именно на квадратичное смещение, на отсутствие корреляции и на отсутствие сходства углового коэффициента, с целью лучшего понимания основных причин отклонения от идеальной модели (Gauch et al., 2003). Получены 95-процентные доверительные интервалы по RMSD из эмпирических квантилей 0,025-й и 0,975-й всех 10 000 реализованных значений RMSD на основе имитаций по методу Монте-Карло. Далее выполнен расчёт мета-моделей для наземной фитомассы (De-Miguel et al., 2014a).

Расчитанные параметры мета-моделей смешанных эффектов для оценки массы стволов, крон и хвои приведены в табл. 3. Величина отклонений случайных эффектов как для свободного члена, так и для углового коэффициента в уравнении (6) оказалась незначительной, и поэтому оба случайных эффекта были в модели сохранены. Фиксированная составляющая мета-модели обеспечивает прогноз для типичного или среднего местоположения. Таким образом, расчётные значения массы стволов, полученные на основе фиксированной составляющей мета-модели смешанных эффектов, были явно завышены относительно исходных аллометрических уравнений, ранее полученных для Греции, и явно занижены по отношению к исходным уравнениям для Южной Турции и Сирии (De-Miguel et al., 2014a).

Таблица 3

Оценки коэффициентов фиксированной регрессии и случайных параметров мета-модели смешанных эффектов согласно уравнению (6) для различных фракций наземной фитомассы дерева (De-Miguel et al., 2014a)

Фракция фитомассы	Фиксированные параметры		Случайные параметры			Остатки var(e_{ij})
	β_0	β_1	var(β_0)	var(β_1)	corr(β_0, β_1)	
Ствол	-2,697	2,345	0,345	0,031	-0,925	0,058
Крона	-2,612	2,076	0,195	0,002	-0,858	0,170
Хвоя	-3,127	1,757	0,515	0,022	-0,513	0,148

Аналогично, фиксированная часть мета-модели для фитомассы кроны явно завышает фактические значения для Сирии и южной Турции и занижает значения исходных моделей, опубликованных для Ливана и, по крайней мере, для одного из местобитаний в Греции. Что касается фитомассы хвои, расчётные значения модели для северо-западной Турции явно завышены фиксированной составляющей мета-модели смешанных эффектов, тогда как прогнозы для Ливана и южной Турции были занижены (см. рис. 3). Альтернативные OLS-модели, рассчитанные по всем псевдо-данным, дали несколько иные прогнозы усреднённых показателей фитомассы по сравнению с некалиброванными показателями моделей смешанных эффектов. Тем не менее, описанные выше тенденции для некалиброванных мета-моделей смешанных эффектов по отношению к исходным уравнениям сохранились и для OLS-мета-моделей (De-Miguel et al., 2014a).

Следующий этап в исследовании С. Де-Мигуэля с соавторами (De-Miguel et al., 2014a) – проверка и оценка результативности мета-модели. Влияние стратегии выборочного учёта (случайные или стратифицированные выборки) на точность прогнозов фитомассы, полученных с калибровкой мета-модели смешанных эффектов, было незначительным для всех фракций наземной фитомассы. Только для самых малых выбо-

рок (в количестве 1-3 деревьев) были обнаружены незначительные различия RMSD между названными стратегиями выборки. Напротив, соответствующие локальные OLS-модели были более чувствительны к стратегии отбора проб, так что при стратифицированной выборке на основе трех категорий размеров дерева обеспечиваются наиболее точные оценки надземной фитомассы, за ней следует стратифицированная выборка двух категорий, и наихудший результат получен при случайной выборке (рис. 4).

На практике при калибровке используют единичную выборку, что может дать плохой результат, если выборка не является репрезентативной. Поэтому в качестве критерия точности был использован верхний 95-процентный доверительный интервал RMSD. Точка, в которой верхние 95-процентные доверительные интервалы мета-модели смешанных эффектов и соответствующей локальной OLS-модели пересекаются, представляет пороговое значение, определяющее, какая модель является более точной. Для всех стратегий выборочного учёта условные оценки фитомассы стволов и хвои, основанные на калиброванных мета-моделях смешанных эффектов (то есть, когда предполагается, что случайные эффекты отличаются от нуля) всегда были лучше по значению RMSD, чем на локальной OLS-модели независимо от количества и размера деревьев, участвующих в расчёте и калибровке модели. Эти различия по RMSD постепенно снижаются по мере того, как увеличивается количество деревьев, участвующих в калибровке мета-модели и в расчёте OLS-модели (De-Miguel et al., 2014a).

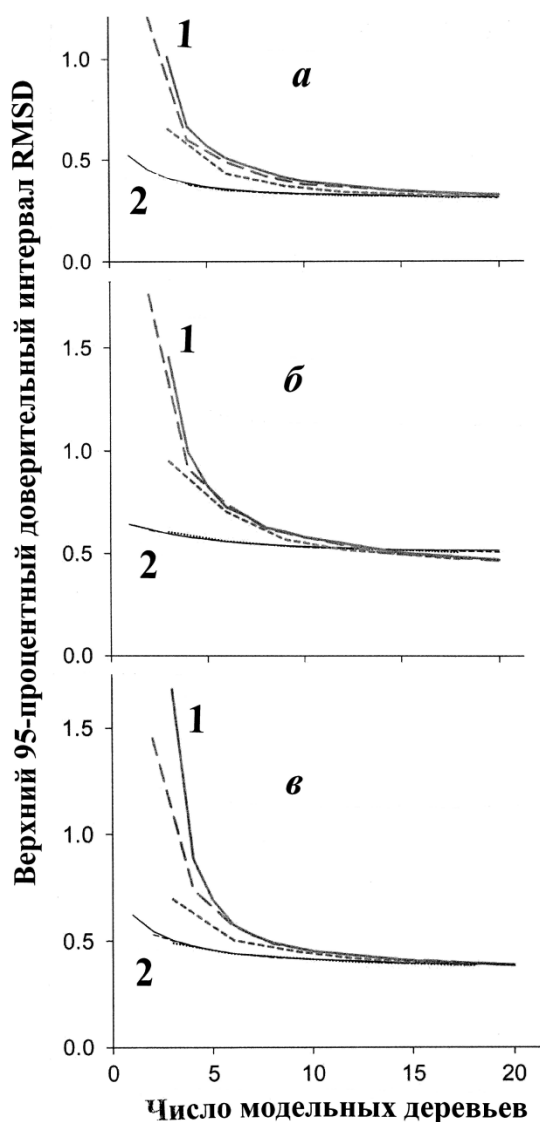


Рис. 4. Зависимость верхнего 95-процентного доверительного интервала RMSD от числа модельных деревьев для стволов (а), кроны (б) и хвои (в).

1- пучок из трёх кривых, соответствующий трём стратегиям выборочного учёта согласно OLS-моделям; 2 – практически слившийся пучок кривых, соответствующих трём стратегиям выборочного учёта согласно калиброванным мета-моделям смешанных эффектов (De-Miguel et al., 2014a).

Таким образом, С. Де-Мигуэлем с соавторами (De-Miguel et al., 2014a) предложен новый методологический подход, обеспечивающий надежные оценки надземной фитомассы (стволов, крон и хвои) деревьев на всем естественном ареале сосны приморской. Полученные результаты показывают, что при небольших затратах на получение дополнительных фактических данных, калибровка обобщенных мета-моделей смешанных эффектов может обеспечить аналогичные или более точные локальные оценки фитомассы, чем локальные аллометрические уравнения того же вида, полученные по аналогичному или большему набору данных (см. рис. 4).

В среднем, для калибровки мета-модели отбор лишь одного модельного дерева оказывается достаточным, чтобы резко

снизить ошибку предсказания фитомассы дерева для данного местообитания или региона. Калибровка мета-модели по трём или четырём модельным деревьям даёт оценки такой же или более высокой точности по сравнению с аллометрическими уравнениями, рассчитанными по гораздо более крупным наборам данных. Соответственно затраты на получение фактических данных для расчета аллометрических моделей могут быть значительно снижены, если учесть, что для получения надежных оценок на основе полностью деструктивного метода необходимо не менее 100 модельных деревьев (Chave et al., 2004). Повышение точности локальных оценок фитомассы калиброванными мета-моделями происходит главным образом в результате снижения систематических ошибок. Поскольку систематическая ошибка оценки фитомассы снижается по мере повышения локальности аллометрического уравнения (Case, Hall, 2008), калибровка мета-моделей смешанных эффектов может представлять надежный подход для локализации оценки фитомассы в широких масштабах.

Полученные С. Де-Мигуэлем с соавторами (De-Miguel et al., 2014a) результаты показывают, что для получения более точных и надежных прогнозов наземной фитомассы при данной выборке деревьев намного рациональнее калибровать мета-модель смешанных эффектов вместо того, чтобы создавать новую локальную аллометрическую модель. Тем самым, мета-моделирование и калибровка мета-модели имеют очевидные преимущества, поскольку это значительно сокращает трудозатраты и стоимость выборочного учёта, при сохранении или даже повышении точности прогнозирования, что согласуется с генерализуемым характером мета-моделей.

Мета-модели смешанных эффектов надежны в отношении стратегий различных выборок и мало чувствительны к размеру выборки (см. рис. 4). Это означает, что в среднем калибровка мета-модели, основанная на деревьях, отобранных с помощью простой или стратифицированной случайной выборки, будет иметь один и тот же результат по точности оценок. Напротив, прогностическая эффективность локальных аллометрических OLS-уравнений более чувствительна к стратегии выборочного учёта. Так, стратифицированный выборочный учёт эффективнее по сравнению с полностью случайным, а учёт на основе трёх градаций по диаметру эффективнее, чем при двух градациях. Как и ожидалось, различия между стратегиями выборочного учёта с точки зрения точности прогнозирования снижаются с увеличением размера выборки (De-Miguel et al., 2014a).

Калибровка мета-моделей смешанных эффектов позволяет успешно преодолеть высокую естественную изменчивость аллометрии дерева. Калиброванные мета-модели достаточно гибки для объяснения подобной изменчивости и дают точную оценку фитомассы. Они характеризуются отличной эффективностью, и несмотря на ограниченное количество предшествующих исследований по древесному виду, четыре или пять доступных аллометрических уравнений фитомассы, охватывающих широкий спектр лесорастительных условий, размеров дерева и географического распределения, могут быть достаточны для надежных оценок фитомассы на больших территориях (De-Miguel et al., 2014a).

Исследование С. Де-Мигуэля с соавторами (De-Miguel et al., 2014a) открывает широкое поле в направлении дальнейших подобных анализов для других древесных видов и лесных экосистем. Основываясь на их методологии, дальнейшие исследования могут быть направлены на развитие многоуровневых мета-моделей с более сложной иерархической структурой, в которой, например, древесный вид или лесная экосистема также может рассматриваться как фактор группировки. Это дает возможность объединения видовой и территориальной изменчивости фитомассы в одной мета-модели, применимой в больших пространственных масштабах, и благодаря калибровке обеспечивающей высокую точность оценок. Следующим шагом в развитии предложенного подхода может стать разработка процедуры калибровки нелинейных моделей смешан-

ных эффектов, что позволяет использовать мета-аналитический подход применительно к нелинеаризуемым уравнениям, рассчитывать и калибровать мета-модели непосредственно в исходном масштабе принятых переменных без их преобразования.

Список использованной литературы

Усольцев В.А., Канунникова О.В., Платонов И.В. Исследование ошибок при оценке углеродного пула лесов посредством аллометрических моделей // Современные проблемы устойчивого управления лесами, инвентаризации и мониторинга лесов. Матер. международной конфер. С.-Петербург: С.-ПбГЛТА, 2006. С. 363-370.

Усольцев В.А., Шубаири С.О.Р., Дар Дж.А., Часовских В.П., Марковская Е.В. Проблемы оценки биопродуктивности лесов в аспекте биогеографии: 1. Мета-анализ как способ обобщения результатов независимых исследований // Эко-потенциал. 2017. № 4 (20). С. 10-34.

António N., Tomé M., Tomé J., Soares P., Fontes L. Effect of tree, stand and site variables on the allometry of *Eucalyptus globulus* tree biomass // Canadian Journal of Forest Research. 2007. Vol. 37. P. 895–906.

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

Case B. S., Hall R. J. Assessing prediction errors of generalized tree biomass and volume equations for the boreal forest region of west-central Canada // Canadian Journal of Forest Research. 2008. Vol. 38. P. 878-889.

Chave J., Condit R., Aguilar S., Hernandez A., Lao S., Perez R. Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences. 2004. Vol. 359. P. 409–420.

Chojnacky D.C. Allometric scaling theory applied to FIA biomass estimation // McRoberts R.E., Reams G.A., Van Deusen P.C., Moser J.W. (eds): Proceedings of 3rd Annual Forest Inventory and Analysis Symposium. Traverse City, 17.–19. October 2001. St. Paul, North Central Research Station, Forest Service USDA, General Technical Report NC-230. 2002. P. 96–102.

Crow T.R. Common regressions to estimate tree biomass in tropical stands // Forest Science. 1978. Vol. 24. P. 110–114.

De-Miguel S., Mehtätalo L., Durkaya A. Developing generalized, calibratable, mixed-effects meta-models for large-scale biomass prediction // Canadian Journal of Forest Research. 2014a. Vol. 44. P. 648-656.

De-Miguel S., Pukkala T., Assaf N., Shater Z. Intra-specific differences in allometric equations for aboveground biomass of eastern Mediterranean *Pinus brutia* // Annals of Forest Science. 2014b. Vol. 71. P. 101–112 (doi:10.1007/s13595-013-0334-4).

Durkaya A., Durkaya B., Ünsal A. Predicting the above-ground biomass of calabrian pine (*Pinus brutia* Ten.) stands in Turkey // African Journal of Biotechnology. 2009. Vol. 8. P. 2483–2488.

Fang Z., Bailey R.L., Shiver B.D. A multivariate simultaneous prediction system for stand growth and yield with fixed and random effects // Forest Science. 2001. Vol. 47. No 4. P. 550-562.

FAO: Global Forest Resources Assessment 2005: Progress Towards Sustainable Forest Management // FAO Forestry Paper 147. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations. 2006.

Fehrmann L., Lehtonen A., Kleinn C., Tomppo R. Comparison of linear and mixed-effect regression models and a *k*-nearest neighbor approach for estimation of single tree biomass // Canadian Journal of Forest Research. 2008. Vol. 38. P. 1–9.

Fu L.Y., Zeng W.S., Tang S.Z. Analysis the effect of region impacting on the biomass of domestic Masson pine using mixed model // *Acta Ecologica Sinica*. 2011. Vol. 31. P. 5797–5808 (in Chinese).

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. No. 3. P. 101–115.

Galecki A., Burzykowski T. Linear mixed-effects models using R: A step-by-step approach. Springer, 2013. 556 pp.

Gauch H.G., Hwang J.T.G., Fick G.W. Model evaluation by comparison of model-based predictions and measured values // *Agronomy Journal*. 2003. Vol. 95. P. 1442–1446.

Glass G.V. Primary, secondary and meta-analysis of research // *Educational Researcher*. 1976. Vol. 5. No. 10. P. 3-8 (<http://www.jstor.org/stable/1174772>).

Gregoire T.G., Schabenberger O., Barrett J.P. Linear modeling of irregularly spaced, unbalanced, longitudinal data from permanent-plot measurements // *Canadian Journal of Forest Research*. 1995. Vol. 25. P. 137–156.

Hedges L.V., Olkin I. Statistical methods for meta-analysis. Academic Press, 1985. 369 pp.

Henry M., Picard N., Trotta C., Manlay R. J., Valentini R., Bernoux M., Saint-André L. Estimating tree biomass of Sub-Saharan African forests: a review of available allometric equations // *Silva Fennica*. 2011. Vol. 45. P. 477–569.

Iyengar S. Much ado about meta-analysis // *Chance: New Directions for Statistics and Computers*. 1991. Vol. 4. P. 33-40.

Isik F., Isik K., Lee S. J. Genetic variation in *Pinus brutia* Ten. in Turkey: I. Growth, biomass and stem quality traits // *Forest Genetics*. 1999. Vol. 6. P. 89–99.

Jenkins J.C., Chojnacky D.C., Heath L.S., Birdsey R.A. National-scale biomass estimators for United States tree species // *Forest Science*. 2003. Vol. 49. P. 12–35.

Ketterings Q.M., Coe R., van Noordwijk M., Ambagau Y., Palm C.A. Reducing uncertainty in the use of allometric biomass equations for predicting aboveground tree biomass in mixed secondary forests // *Forest Ecology and Management*. 2001. Vol. 146. P. 199–209.

Lang P.M. Linear mixed model of aerial photo crown width and ground diameter // *Scientia Silvae Sinicae*. 2008. Vol. 44. P. 41–44 (in Chinese).

Lappi J. Calibration of height and volume equations with random parameters // *Forest Science*. 1991. Vol. 37. P. 781–801.

Lappi J., Bailey R.L. A height prediction model with random stand and tree parameters: an alternative to traditional site index methods // *Forest Science*. 1988. Vol. 38. P. 409–429.

Lei X.D., Li Y.C., Xiang W. Individual basal area growth model using multi-level linear mixed model with repeated measurements // *Scientia Silvae Sinicae*. 2009. Vol. 45. P. 74–80 (in Chinese).

Li X.H., Hong L.X. Research on the use of dummy variables method to calculate the family of site index curves // *Forest Research*. 1997. Vol. 10. P. 215–219 (in Chinese).

Li C.M., Zhang H.R. Modeling dominant height for Chinese fir plantation using a non-linear mixed-effects modeling approach // *Scientia Silvae Sinicae*. 2010. Vol. 46. P. 89–95 (in Chinese).

Li L.X., Hao Y.H., Zhang Y. The application of dummy variable in statistic analysis // *The Journal of Mathematical Medicine*. 2006. Vol. 19. P. 51–52 (in Chinese).

Li H., Mai J.Z., Xiao M. Application of dummy variable in logistic regression models // *The Journal of Evidence-Based Medicine*. 2008. Vol. 8. P. 42–45 (in Chinese).

Liu L.B., Yang H.M., Xu Y., Guo Y.M., Ni J. Forest biomass and net primary productivity in Southwestern China: A meta-analysis focusing on environmental driving factors // *For-ests*. 2016. Vol. 7 (8). P. 173.

McCulloch C.E., Searle S.R. Generalized, linear, and mixed models. John Wiley & Sons, 2001. 325 pp.

Metropolis N., Ulam S. The Monte Carlo method // *Journal of the American Statistical Association*. 1949. Vol. 44. No 247. P. 335–341.

Moore J.R. Allometric equations to predict the total above-ground biomass of radiata pine trees // *Annals of Forest Science*. 2010. Vol. 67. P. 806.

Muukkonen P. Generalized allometric volumen and biomass equations for some tree species in Europe // *European Journal of Forest Research*. 2007. Vol. 126. P. 157–166.

Návar J. Allometric equations for tree species and carbon stocks for forests of north-western Mexico // *Forest Ecology and Management*. 2009. Vol. 257. P. 427–434.

Naidu S.L., DeLucia E.H., Thomas R.B. Contrasting patterns of biomass allocation in dominant and suppressed loblolly pine // *Canadian Journal of Forest Research*. 1998. Vol. 28. P. 1116–1124.

Pastor J., Aber J.D., Melillo J.M. Biomass prediction using generalized allometric regressions for some northeast tree species // *Forest Ecology and Management*. 1984. Vol. 7. P. 265–274 (DOI:10.1016/0378-1127(84)90003-3).

Pearce H.G., Anderson W.R., Fogarty L.G., Todoroki C.L., Anderson S.A.J. Linear mixed-effects models for estimating biomass and fuel loads in shrublands // *Canadian Journal of Forest Research*. 2010. Vol. 4. No 10. P. 2015–2026.

Peichl M., Arain M.A. Allometry and partitioning of above- and belowground tree biomass in an age-sequence of white pine forests // *Forest Ecology and Management*. 2007. Vol. 253. P. 68–80.

Pinheiro J.C., Bates D.M. Mixed-effects models in S and S-PLUS. Springer, New York, 2000. 538 pp.

Porté A., Trichet P., Bert D., Loustau D. Allometric relationships for branch and tree woody biomass of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) // *Forest Ecology and Management*. 2002. Vol. 158. P. 71–83.

R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria, 2011 (<http://www.R-project.org/>).

Repola J. Biomass equations for birch in Finland // *Silva Fennica*. 2008. Vol. 42. No 4. P. 605–624.

Repola J. Biomass equations for Scots pine and Norway spruce in Finland // *Silva Fennica*. 2009. Vol. 43. No 4. P. 625–647.

Robinson G.K. That BLUP is a good thing: the estimation of random effects // *Statistical Science*. 1991. Vol. 6. No 1. P. 15–51.

Sutton A.J., Higgins J.P.T. Recent developments in meta-analysis // *Statistics in Medicine*. 2008. Vol. 27. P. 625–650 (DOI:10.1002/sim.2934).

Tang S.Z., Li Y. Statistical Foundation for Biomathematical Models. Beijing: Science Press, 2002. P. 168–194 (in Chinese).

Tang S.Z., Lang K.J., Li H.K. Statistics and Computation of Biomathematical Models (ForStat Course). Beijing: Science Press, 2008. P. 115–261 (in Chinese).

Ter-Mikaelian M.T., Korzukhin M.D. Biomass equations for sixty-five North American tree species // *Forest Ecology and Management*. 1997. Vol. 97. P. 1–24.

Tinker D., Stakes G.K., Arcano R.M. Allometric equation development, biomass, and aboveground productivity in Ponderosa pine forests, Black Hills, Wyoming // *Western Journal of Applied Forestry* 2010. Vol. 25. P. 112–119.

Tomppo E., Gschwantner T., Lawrence M., McRoberts R.E. National Forest Inventories: Pathways for Common Reporting. New York: Springer, 2010. 610 p.

Wang M., Borders B.E., Zhao D. An empirical comparison of two subject-specific approaches to dominant heights modeling the dummy variable method and the mixed model method // *Forest Ecology and Management*. 2008. Vol. 255. P. 2659–2669.

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

Wirth C., Schumacher J., Schulze E.-D. Generic biomass functions for Norway spruce in Central Europe — a meta-analysis approach toward prediction and uncertainty estimation // *Tree Physiology*. 2004. Vol. 24. P. 121–139.

Wolfinger R., Tobias R., Sall J. Mixed Models: A Future Direction // *SUGI 16 Proceedings (SAS User Group International, 16th Annual Conference, New Orleans, Louisiana)*. 1991. P. 1380-1388.

Zhang Y.J., Borders B.E. Using a system mixed effects modeling method to estimate tree compartment biomass for intensively managed loblolly pines - an allometric approach // *Forest Ecology and Management*. 2004. Vol. 194. P. 145–157.

Zianis D., Mencuccini M. Aboveground biomass relationships for beech (*Fagus moesiaca* Cz.) trees in Vermio Mountain, Northern Greece, and generalized equations for *Fagus* sp. // *Annals of Forest Science*. 2003. Vol. 60. P. 439–448 (DOI:10.1051/forest:2003036).

Zianis D., Xanthopoulos G., Kalabodikis K., Kazakis G., Ghosn D., Roussou O. Allometric equations for aboveground biomass estimation by size class for *Pinus brutia* Ten. trees growing in North and South Aegean Islands, Greece // *European Journal of Forest Research*. 2011. Vol. 130. P. 145–160.

Zolkos S.G., Goetz S.J., Dubayah R. A meta-analysis of terrestrial aboveground biomass estimation using lidar remote sensing // *Remote Sensing of Environment*. 2013. Vol. 128. P. 289–298 (<http://dx.doi.org/10.1016/j.rse.2012.10.017>).

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