

УДК 581.526

ИМИТАЦИОННАЯ МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ ФИТОМАССЫ ДЕРЕВЬЕВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

А. И. Старцев

Нижегородская государственная сельскохозяйственная академия,
603107, Российская Федерация, Нижний Новгород, пр. Гагарина, 97
E-mail: astartsev2005@rambler.ru

Разработана имитационная модель роста деревьев сосны обыкновенной. Модель имеет девять фазовых переменных: масса (объём) ствола, фитомасса ветвей, хвои, тонких, толстых корней, коры, валовый годичный фотосинтез, фонд запасных углеводов и высота. Скорость роста дерева зависит от общего количества углеводов, синтезируемых растением в течение вегетационного периода. Разработанная модель позволяет вычислять биометрические показатели и фитомассу отдельных компонентов деревьев в возрасте от двух до 120–150 лет.

Ключевые слова: модель роста дерева; фитомасса ствола, хвои, ветвей, корней; валовый годичный фотосинтез; фонд запасных углеводов.

Введение. Разработка моделей роста и динамики фитомассы древостоев является актуальной задачей для решения проблемы оценки биологической продуктивности лесных экосистем. Для её решения широко используются различные математические модели, наиболее перспективными из которых являются имитационные модели роста древостоев и отдельных деревьев.

Модель О. Г. Чертова [1] предназначена для описания экосистемы одного растения (ЭОР). Под ней понимается пространство, занимаемое надземной частью высшего растения, и объём почвы, занятый его корневой системой. Лимитирующими факторами модели приняты фотосинтетически активная радиация (ФАР), вода и элементы питания.

В модели В. В. Бугровского и др. [2, 3] прирост биомассы определяется разностью между фотосинтезом и расходами на дыхание с учётом опада. В отличие от других моделей полог леса разбит на пять равных по массе слоёв листьев. Каждый слой характеризуется своей кривой фотосинтеза, наклон, высота плато и точка

компенсации которой зависят от условий освещённости. Модель предназначена для расчёта годичной продуктивности насаждений дуба черешчатого.

Наиболее полной экофизиологической моделью является модель РУУ-1 К. Кулля и др. [4] для свободно растущего дерева ели. Она содержит девять фазовых переменных (масса хвои, ствола, тонких и толстых корней, фонды углеводов в листьях, стволе и корнях, фонд азота и высота дерева). Модель позволяет рассчитывать сезонную (по декадам) и многолетнюю динамику прироста, однако не учитывает процессы конкуренции в древостое за свет и элементы питания.

Для деревьев дуба черешчатого, растущих в чистых одновозрастных древостоях, разработана модель роста с учётом взаимозатенения деревьев, влияния половодий, осадков, испарения и транспирации на содержание влаги в почве, влияние температур, влажности воздуха, продолжительности солнечного сияния и давления влаги в почве на интенсивность фотосинтеза [5]. Модель содержит 15 фазовых переменных и описывает динамику при-

© Старцев А. И., 2016.

Для цитирования: Старцев А. И. Имитационная модель динамики фитомассы деревьев сосны обыкновенной // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. 2016. № 1 (29). С. 30-41.

роста биомассы ствола, листьев, ветвей, толстых и тонких корней, фонда азота и углеводов, фонда запасаемых углеводов.

Модели для распространения осино-вых древостоев составлялись с использованием коэффициентов расселения и плотности популяции [6].

В работе Ю.П. Демакова и др. [7] использовались аллометрические зависимости для оценки фитомассы различных фракций деревьев и моделирования их динамики.

Статистические модели также разрабатывались для изучения закономерностей накопления углерода всеми компонентами древостоев в процессе роста и для составления таблиц биологической продуктивности насаждений различных классов бонитета [8–10]. Подробные обзоры моделей роста приведены в ряде монографий [4, 11, 12].

Все перечисленные модели имеют преимущественно теоретический характер. В лучшем случае они применяются для описания динамики роста в высоту или по объёму стволов, поэтому разработка моделей, описывающих динамику компонентов фитомассы деревьев и древостоев, продолжает оставаться актуальной. Одному из подходов к решению этой задачи и посвящена данная работа.

Целью работы являлась разработка модели, отражающей фактический ход роста деревьев сосны по массе и объёму, а также динамику фитомассы хвои (листьев), ветвей, тонких и толстых корней.

Для достижения поставленной цели необходимо было создать математическую модель роста дерева, описывающую основные процессы роста отдельных структурных элементов фитомассы деревьев.

Математическое моделирование. Разработанная модель предназначена для имитации роста деревьев сосны обыкновенной. Основу модели составляет система уравнений, часто используемая в теории катастроф для описания систем

«хищник–жертва» [13]. Однако эти уравнения можно использовать и для систем «ресурс–потребитель», что вполне приемлемо для моделирования роста растительных организмов. В этом случае ресурсом выступает продукция фотосинтеза, а потребителем – прирост биомассы растений с учётом дыхания. Общий вид использованных уравнений следующий:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \alpha(x)x - V(x)y \\ \frac{dy}{dt} = k_1V(x)y - my, \end{cases} \quad (1)$$

где $\alpha(x)$ – можно интерпретировать как скорость продуцирования ассимилятов при фотосинтезе единицы массы хвои (листьев); $V(x)$ – скорость потребления ассимилятов на рост единицей поверхности флоэмы ствола, ветвей и толстых корней; k_1 – КПД переработки биомассы ассимилятов в биомассу ствола, корней и ветвей; m – коэффициент естественной гибели клеток тканей растения, определяемый продолжительностью жизни клеток заболони древесины; dx/dt – скорость изменения величины фонда углеводов в растении; dy/dt – скорость роста биомассы.

Обычно $\alpha(x)$ задают наиболее простым логистическим уравнением (рост с самоограничением)

$$\alpha(x) = \alpha_0(1 - x/x_k), \quad (2)$$

где α_0 – максимальная скорость продуцирования; x_k – максимально возможная масса ассимилирующего аппарата. Однако проведённые численные эксперименты показали, что в молодом возрасте при быстром нарастании массы хвои соотношение (2) не обеспечивает стабильности решения, поэтому в качестве функции, саморегулирующей продукцию фотосинтеза (и как следствие рост хвои), было использовано уравнение, применяемое для описания эффектов взаимозатенения в GAP-моделях для светолюбивых видов [12]:

$$K_p = \exp[-1,136(M_L/M_{\max}) - 0,08], \quad (3)$$

где K_p – относительная (в долях единицы от максимальной) интенсивность фотосинтеза единицы массы хвои с учётом эффектов взаимозатенения; M_L – фактическая масса хвои, кг; M_{\max} – максимально возможная масса хвои для данного вида в заданных условиях произрастания, кг. Такая замена вполне правомерна, так как в данной системе важно только то, чтобы эти функции были качественно похожими [13].

Скорость роста, пропорциональную скорости потребления ассимилятов $V(x)$, в моделях растений часто задают S-образной функцией. С учётом того, что скорость роста зависит от концентрации углеводов в тканях, её можно записать следующим образом:

$$V(C) = \frac{A_{\max}[C]^n}{(k^n + [C]^n)}, \quad (4)$$

где $[C]$ – концентрация углеводов в растущих тканях; k и n – параметры; A_{\max} – максимальная скорость прироста биомассы, приходящаяся на 1 дм² поверхности флоэмы ствола, ветвей и толстых корней [14].

Концентрацию углеводов в растущих тканях можно принять равной их концентрации во флоэме, т. е. обратно пропорциональной площади поверхности

$$[C]_i = \frac{C}{S_i}, \quad (5)$$

где C – общее количество углеводов в растении, кг; S – площадь поверхности, дм²; $i=1...3$ – ветви, ствол и толстые корни соответственно. Тогда, подставляя соотношение (5) в (4) и умножая его на соответствующие площади, после преобразования получим уравнения для расчёта годового прироста ветвей (dM_{cy}/dt), ствола (dM_{st}/dt) и толстых корней (dM_A/dt) соответственно:

$$\frac{dM_{cy}}{dt} = \frac{A_{\max} C_1^n S_{cy}}{k^n S_{cy}^n + C_1^n}, \quad (6)$$

$$\frac{dM_{st}}{dt} = \frac{A_{\max} C_1^n S_{st}}{k^n S_{st}^n + C_1^n}, \quad (7)$$

$$\frac{dM_A}{dt} = \frac{A_{\max} C_1^n S_A}{k^n S_A^n + C_1^n}, \quad (8)$$

где C_1 – количество углеводов в растении, образованное за вегетационный период, за исключением расходов на дыхание и формирование тонких корней в весенне-летний период, кг. Общая продукция фотосинтеза в вегетационном периоде и количество углеводов, которое может быть израсходовано на рост ствола, ветвей и толстых корней (C_1), рассчитывается по формулам

$$C = k_{ph} K_p M_L + C_{Last}, \quad (9)$$

$$C_1 = (C - R_p(M_V + M_R) - (1 + R_r)dM_r/dt), \quad (10)$$

где C – общее количество углеводов, образованное в течение вегетационного периода, кг; C_{Last} – остаток углеводов из прошлого вегетационного периода, расходуемый на рост в текущем вегетационном периоде, кг; dM_r/dt – весенний прирост тонких корней, кг; R_p – коэффициент дыхания поддержания; R_r – коэффициент дыхания роста; M_V – общая живая биомасса ветвей, ствола и толстых корней, кг; M_R – масса тонких корней, кг; k_{ph} – максимально возможная величина годичной продукции фотосинтеза единицы массы хвои, зависящая от условий произрастания (класса бонитета) и густоты древостоя, определяющей интенсивность конкуренции за свет, кг кг⁻¹ г.⁻¹

Интегрирование системы (1) проводилось в следующей последовательности. Сначала по формуле (9) определялась общая продукция фотосинтеза в предстоящем вегетационном периоде. Затем, учитывая приоритеты расхода растения на дыхание живых тканей и рост тонких корней, по уравнению (10) определялось начальное количество углеводов (C_1), которое расходуется на рост ствола, ветвей и толстых корней, рассчитываемых по уравнениям (6)–(8). Расчёты ведутся по

годам. При этом год разбивается на пять шагов интегрирования. В процессе расчёта на каждом шаге величина C_1 корректируется с учётом снижения количества углеводов вследствие роста биомассы дерева (dC). Такая корректировка осуществляется по формулам:

$$dC = -R_p(M_v + M_R) - (1 + R_R) \frac{dM_r}{dt} - (1 + R_R) \left(\frac{dM_{st}}{dt} + \frac{dM_{cy}}{dt} + \frac{dM_A}{dt} \right), \quad (11)$$

$$C_1 = C_1 + dC. \quad (12)$$

Общая масса тонких корней зависит от влажности почвы, обеспеченности её минеральными элементами (от условий произрастания), климата, интенсивности корневой конкуренции и др. Для сходных местообитаний можно предположить, что масса корней пропорциональна массе хвои:

$$M_r = k_r M_L, \quad (13)$$

где k_r – коэффициент, зависящий от региона, лесорастительных условий и др.

Это предположение можно обосновать и тем, что при недостатке влаги в почве и недостаточном количестве корней рост всех частей растения замедляется или прекращается, а корни начинают интенсивно расти, пока не будет достигнут баланс между системой «корни – листья», обеспечивающий устойчивое функционирование растения в создавшихся условиях [15]. В данной модели коэффициент k_r принят равным единице.

Продолжительность жизни тонких корней довольно изменчива и составляет от нескольких недель до одного года, а иногда и более. В модели она принята равной одному году. Рост тонких корней проходит в два этапа. Первый начинается осенью в конце вегетационного периода и осуществляется за счёт фонда запасных питательных веществ и оттока углеводов из отмирающей хвои

$$\frac{dM_{Ro}}{dt} = k_1 k_R M_{f2}, \quad (14)$$

где dM_{Ro} – осенний прирост корней за счёт фонда запасных питательных веществ, кг; k_1 – коэффициент эффективности переработки углеводов в биомассу; M_{f2} – часть фонда запасных питательных веществ, расходуемая на рост, кг; k_R – доля фонда запасных углеводов, идущая на рост тонких корней. Принято, что за счёт фонда запасных веществ осенью формируется 50 % всей массы тонких корней. Остальная часть образуется весной – летом следующего года в течение вегетационного периода. В этом случае массу корней, которую растению необходимо сформировать весной – летом текущего вегетационного периода (dM_r/dt), можно определить по формуле:

$$\frac{dM_r}{dt} = M_r - \frac{dM_{Ro}}{dt}. \quad (15)$$

Изменение величины фонда запасных углеводов определяется как остаток неизрасходованных на рост и дыхание углеводов к концу вегетационного периода и оттока части углеводов из отмирающих органов растения (хвоя и тонкие корни)

$$dM_f = C_1 + k_{om} M_{on}, \quad (16)$$

где k_{om} – коэффициент оттока подвижных углеводов из листьев, принятый равным 0,3 [15]; M_{on} – масса опада хвои, кг; C_1 – остаток неизрасходованных углеводов к концу вегетационного периода, кг; dM_f – увеличение фонда запасных углеводов к концу текущего вегетационного периода, кг.

Общая фитомасса дерева к концу вегетационного периода составит

$$M_A = M_{A-1} + \sum_{i=1}^5 \frac{dM_i}{dt}, \quad (17)$$

где $i=1...5$ обозначает прирост ветвей, ствола, толстых, тонких корней и генеративных органов; A – возраст, лет.

В осенний период после прекращения роста идёт накопление запасных питательных веществ, из которых весной формируются хвоя и часть раннего (весеннего) прироста. При этом углеводы откладываются в клетках в виде зёрен крахмала и других сложных неподвижных форм угле-

водов. При избытке питательных веществ предположено, что они идут на осенний рост корней. Используя это предположение, потенциальную «ёмкость» тканей для запасных питательных веществ можно определить из соотношения:

$$F_p = k_f(M_v - M_r) - M_{f1}, \quad (18)$$

где M_{f1} – величина фонда запасных веществ в живых тканях на середину вегетационного периода, кг; k_f – коэффициент «ёмкости» живой биомассы для запасных питательных веществ; M_v – масса живых тканей к концу вегетационного периода с учётом прироста, кг.

Общее количество запасных веществ, которое может отложиться в клетках тканей их запасяющих, составляет:

$$F_2 = k_p dM_f, \quad (19)$$

где k_p – коэффициент трансформации из подвижных углеводов в запасаемые, а dM_f определяется по (16).

Если потенциальная «ёмкость» тканей (F_p) больше общего количества запасаемых углеводов (F_2), то масса фонда к концу вегетационного периода составит:

$$M_f = M_{f1} + F_2. \quad (20)$$

В случае, когда количество запасаемых углеводов больше потенциальной «ёмкости», фонд запасных питательных веществ полностью заполняется до его максимальной величины, а их избыток добавляется к остатку углеводов (C_{Last1}), переходящих на следующий вегетационный период:

$$M_f = M_{f1} + F_p, \quad (21)$$

$$C_{Last1} = k_p (dM_f - F_p), \quad (22)$$

где k_p – коэффициент трансформации подвижных углеводов в тканях растений.

Динамика фонда запасных углеводов с конца вегетационного периода текущего года к началу следующего описывается следующим образом. Часть запасных веществ остаётся в виде резерва, а часть переходит в подвижные углеводы и расходуется осенью текущего года на рост тон-

ких корней и весной следующего года на рост хвои

$$dF_2 = k_f M_f, \quad (23)$$

$$M_f = M_{f2} - dF_2, \quad (24)$$

$$M_{f2} = k_p dF_2, \quad (25)$$

где dF_2 – расходуемая часть запасных веществ, кг; M_{f2} – масса углеводов с учётом затрат на их трансформацию из запасных в подвижные, которая расходуется на рост тонких корней осенью, рассчитываемый по (14), и новой хвои весной следующего года, кг; k_f – доля от общего фонда запасных веществ, трансформирующаяся в подвижные углеводы. Коэффициент k_f введён ввиду того, что часть запасного фонда остаётся в «законсервированном» виде как резерв для компенсации потерь и повреждений живых тканей дерева в результате воздействия различных факторов, а также расходуемый при плодоношении.

Из работ по физиологии древесных растений известно, что в весенний период формирование листьев до достижения ими примерно 50–60 % конечной массы идёт за счёт запасных питательных веществ [15], поэтому в модели масса новой хвои следующего года полностью определяется величиной фонда запасных углеводов предыдущего года

$$M_{L1} = k_p k_L M_{f2} / k_2, \quad (26)$$

где k_L – доля подвижных углеводов, расходуемая на рост новой хвои; M_{L1} – масса хвои будущего года, формируемой за счёт запасного фонда, кг; k_2 – доля роста хвои за счёт запасных веществ.

Для сосны в зоне хвойно-широколиственных лесов средняя продолжительность жизни хвои составляет три года, поэтому масса хвои в следующем году составит:

$$M_L(A+1) = \sum_{i=1}^n M_{L1(i)} - M_{on} + M_{L1}, \quad (27)$$

$$M_{on} = M_{L1}(A+1-n), \quad (28)$$

где A – возраст дерева, лет; n – максимальный возраст хвои, лет; M_{on} – масса хвои в возрасте трёх лет, кг. Таким обра-

зом, к началу следующего года хвоя в возрасте трёх лет опадает, а общая масса увеличивается за счёт образования новой хвои. Для сосны на территории России n может изменяться от одного–двух лет в загрязнённых районах до шести лет в зоне лесостепи.

Остаток подвижных запасных углеводов, переходящий на рост дерева в следующий вегетационный период, определяется из соотношения

$$C_{Last} = (1 - k_L - k_R)M_{f2} + C_{Last1}. \quad (29)$$

Полученный остаток прибавляется к общей продукции фотосинтеза следующего года, определяемого по (6), и весь цикл расчётов повторяется для следующего вегетационного периода.

В качестве факторов, регулирующих количество живой биомассы в растении на начало следующего вегетационного периода, выступают продолжительность жизни клеток в древесине ствола, ветвей, толстых корней и обеспеченность их запасными углеводами в осенне-зимний период. Баланс живых тканей рассчитывается по следующей схеме. Сначала определяется общий вес живой биомассы, где может разместиться накопленный к концу вегетационного периода фонд запасных углеводов (MF_{liv})

$$MF_{liv} = \frac{M_f}{k_f}, \quad (30)$$

где k_f – коэффициент «ёмкости» живых тканей для запасаемых углеводов. После этого рассчитывается ежегодно отмирающая биомасса (M_{md}) на основании предположения, что с заданной вероятностью погибнут живые ткани, которым не хватит запасных углеводов на зимний период

$$M_{md} = (M_{liv} - MF_{liv})k_y, \quad (31)$$

где M_{liv} – масса живых тканей в древесине ствола, ветвей и толстых корней, кг; k_y – вероятность гибели тканей, оставшихся без запасных углеводов.

Если за период, равный продолжительности жизни клеток (t_k), общая погибшая масса, рассчитанная по (31), меньше прироста древесины t_k лет назад,

то масса погибших клеток в текущем году принимается равной приросту живых тканей t_k лет назад

$$M_{death} = \left(\sum_{i=1}^3 \frac{dM_i}{dt} \right)_{(A-tk)}, \quad (32)$$

где dM_i/dt ($i=1,3$) – приросты ствола, ветвей и толстых корней t_k лет назад, кг.

Если же за этот период общая погибшая масса больше прироста древесины t_k лет назад (т. е. гибель из-за недостатка запасных углеводов превышала гибель в результате старения), масса погибших тканей в осенне-зимний период принималась равной массе, рассчитанной по (31).

Таким образом, количество живой биомассы в растении на конец вегетационного периода текущего года или на начало следующего ($M_{V(A+1)}$) рассчитывается по балансовому уравнению

$$M_{liv} = M_{liv} - M_{death} + \sum_{i=1}^3 \frac{dM_i}{dt}, \quad (33)$$

где $\sum dM_i/dt$ – сумма приростов сучьев, ствола и толстых корней в текущем году, кг.

Масса ствола (M_{st}) и его объём (V_{st}) к концу вегетационного периода составят:

$$M_{st} = M_{st} + \frac{dM_{st}}{dt}, \quad (34)$$

$$V_{st} = M_{st} / \rho, \quad (35)$$

где ρ – плотность древесины, принятая для сосны в расчётах равной $0,52 \text{ кг м}^{-3}$.

Масса сучьев определяется из соотношения:

$$M_{cy} = M_{cy} + \frac{dM_{cy}}{dt} - M_{opad}, \quad (36)$$

где M_{opad} – масса отмерших сучьев за вегетационный период, принятая пропорциональной общей их массе

$$M_{opad} = k_{opad}M_{cy}, \quad (37)$$

где k_{opad} – скорость отмирания ветвей, зависящая от густоты древостоя, его потенциальной производительности (класса бонитета) и генетических особенностей популяции, $\text{кг} \cdot \text{г}^{-1}$. Для толстых корней опад не рассчитывался ввиду большой неопределённости его величины.

Таким образом, общая величина ежегодного опада определялась как сумма биомассы хвои в возрасте трёх лет, общей массы годового прироста тонких корней и опада ветвей.

Диаметр ствола и площадь его поверхности рассчитываются по эмпирическим формулам, коэффициенты которых установлены на основании обмеров модельных деревьев

$$d_{\text{ок}} = \exp(0,5255 \ln V_{\text{ст}} - 0,5354 \ln h + 1,5431), \quad (38)$$

$$d_{\text{ок}} = \exp(-0,3573 \ln A - 0,07749 \ln h + 0,4045 \ln V_{\text{ст}} - 0,2622) + d_{\text{ок}}, \quad (39)$$

$$S_{\text{ст}} = \exp(0,5596 \ln V_{\text{ст}} + 0,3612 \ln h + 2,4026), \quad (40)$$

где $d_{\text{ок}}$ и $d_{\text{ок}}$ – диаметры в коре и без коры на высоте 1,3 м соответственно, см; A – возраст дерева, лет; h – его высота, м; $V_{\text{ст}}$ – объём ствола без коры, дм^3 ; $S_{\text{ст}}$ – площадь поверхности ствола, дм^2 .

Площадь поверхности ветвей (S_{cy}) рассчитывалась по эмпирической формуле

$$S_{\text{cy}} = \frac{77M_{\text{cy}}}{0,027A + 0,33}. \quad (41)$$

Контрольные расчёты по модели показали, что использование уравнения (6) для расчётов приростов массы ветвей с площадью поверхности, вычисляемой по (41), даёт завышенные значения, поэтому для концентраций был введён поправочный коэффициент k_{cy} , изменяющийся в пределах 0,25...0,35, и уравнение (6) было заменено уравнением

$$\frac{dM_{\text{cy}}}{dt} = \frac{A_{\text{max}} (k_{\text{cy}} C_1)^n S_{\text{cy}}}{k^n S_{\text{cy}}^n + (k_{\text{cy}} C_1)^n}. \quad (42)$$

Для описания прироста в высоту в имитационной модели используется уравнение, в котором скорость роста зависит от концентрации углеводов в стволе дерева в начале вегетационного периода (C_2)

$$\frac{dH}{dt} = k_h \frac{C_2^b}{k_2^b + C_2^b}, \quad (43)$$

где k_h – коэффициент скорости роста, соответствующий максимально возможному годичному приросту в высоту, м г^{-1} ; k_2 – концентрация, при которой скорость роста достигает 1/2 её максимальной величины, кг дм^{-3} ; b – эмпирический коэффициент.

Концентрация в начале вегетационного периода зависит от величины остатка фонда углеводов, сформированного в предыдущем периоде (C_{last}), и объёма ствола без коры ($V_{\text{ст}}$)

$$C_2 = \frac{C_{\text{last}}}{V_{\text{ст}}}, \quad (44)$$

где k_r – количество углеводов, расходуемых на весенний рост корней, кг. Расчёт прироста проводится одновременно с вычислением динамики концентрации и биомассы дерева в основном блоке модели.

Техника эксперимента и методы обработки результатов. Проверка модели роста показала, что для растений в возрасте до 4–10 лет формула (43) даёт завышенные результаты. Связано это с тем, что в этом возрасте объём ствола в зависимости от условий роста составляет всего 0,1...0,7 дм^3 , поэтому удельный объём ветвей в общем объёме биомассы растения достаточно высок и игнорирование их массы при расчётах концентрации углеводов на единицу объёма может существенно завышать оценки концентраций, а значит и приростов в высоту. В связи с этим введён ограничитель предельного прироста в высоту в этом возрасте на основе предположения, что в молодых растениях с объёмом ствола до 0,7 дм^3 на прирост в высоту расходуется около 40 % общего прироста ствола ($dM_{\text{ст}}/dt$). Тогда объём прироста верхушечного побега можно определить делением этой части биомассы на плотность его древесины. Разделив объём прироста на площадь сечения побега, можно установить его длину. В этом случае в молодом возрасте дополнительно рассчитывается максимально возможный прирост в высоту по формуле

$$\frac{dH_m}{dt} = \frac{0,4dM_{st}/dt}{\rho_1\pi R^2}, \quad (45)$$

где ρ_1 – плотность древесины верхушечного побега, принятая в модели равной $0,4 \text{ кг}\cdot\text{дм}^{-3}$; R – его радиус, дм. Если прирост в высоту, вычисленный по (43), превышает максимальный по (45), то его величина принимается равной dH_m/dt . А если прирост dH/dt по (43) меньше максимально возможного, то он принимается за истинный.

Таким образом, рост дерева зависит от общего количества углеводов, синтезируемых растением в течение вегетационного периода с учётом остатка углеводов, расходуемых из запасного фонда, созданного в прошедшие годы. В свою очередь эта величина определяется потенциальным плодородием почв, густотой древостоя и положением дерева в пологе, от которого зависит степень затенения кроны, а значит и интенсивность фотосинтеза. Кроме того, использование такой схемы позволяет учитывать при моделировании роста влияние на величину валовой продукции фотосинтеза количество осадков и температуры, т. е. учитывать и влияние климата.

Для расчётов по модели, помимо общих для всех деревьев одной породы постоянных коэффициентов, необходимо для каждого растения установить всего шесть параметров. Это коэффициент скорости роста в высоту k_h и коэффициент k_2 , представляющий собой концентрацию, при которой скорость роста достигает 1/2 его максимальной величины из уравнения (43), концентрация углеводов во флоэме (k), при которой скорость прироста древесины ствола составляет 1/2 её максимальной величины (4), интенсивность опада сучьев и ветвей ($k_{опад}$) в формуле (37), радиус верхушечного побега молодых деревьев (R) объёмом до $0,7 \text{ дм}^{-3}$, поправочный коэффициент k_{cy} для корректировки концентрации углеводов во флоэме ветвей при расчётах прироста их массы (42).

Основным параметром, определяющим скорость роста дерева, является ко-

эффициент k_{ph} . По своей сути он представляет годичный нетто-фотосинтез единицы массы хвои данного дерева, зависящий от интенсивности солнечной радиации, доходящей до дерева с учётом её поглощения в пологе древостоя, доступности влаги и обеспеченности элементами питания. Таким образом, при имитации роста дерева в древостое достаточно задать шесть индивидуальных параметров, перечисленных выше, а основным управляющим параметром будет коэффициент фотосинтеза, изменяющийся в онтогенезе дерева и зависящий от динамики густоты древостоя вследствие самоизреживания и проведения различных видов рубок. Средняя величина его для древостоя зависит от типа леса, почвы и условий увлажнения. Другими словами, рассматриваемая модель позволяет учитывать различия в типах леса и потенциальной производительности древостоев (классах бонитета).

При расчётах прироста ветвей по (42) используется поправочный коэффициент k_{cy} к концентрации углеводов во флоэме ветвей. Его величина довольно тесно связана с параметрами роста массы ствола

$$k_{cy} = -1,2503k + 16,1978k^2 - 0,6005k_{cp} + 0,2997, \quad (46)$$

где k_{cp} – среднее значение коэффициента k для данного древостоя, которое рассчитывается по формуле

$$k_{cp} = 0,2117 \exp[0,3077(bon + 2)]. \quad (47)$$

При расчёте динамики массы ветвей по (36) – (37) используется коэффициент, характеризующий скорость их отмирания ($k_{опад}$), который устанавливается по уравнению

$$k_{опад} = 1,3604 \exp(-19,716k - 2,106) - 0,0041. \quad (48)$$

Для расчёта прироста в высоту в молодом возрасте до 5–10 лет по формулам (43) – (45) используется радиус верхушечного побега (R), который зависит от скорости роста в высоту, интенсивности солнечной радиации и густоты молодняка,

т. е. напряжённости конкурентных отношений. Учитывая, что такие данные часто отсутствуют, его величина определяется по формуле

$$R=0,0341k_h+0,0462p-0,0068 \quad (49)$$

где p – полнота, устанавливаемая по таксационному описанию прежнего лесоустройства или других архивных источников. При отсутствии таких данных можно использовать современную полноту древостоя, хотя такое решение будет приблизительным.

Таким образом, после определения шести индивидуальных коэффициентов для каждого отдельного дерева выполняется цикл расчётов биомассы и размеров (диаметра и высоты) ствола, биомассы хвои, ветвей, толстых и тонких корней в возрасте от двух до 120–150 лет, что вполне достаточно для практических целей.

Использование рассмотренной модели роста деревьев сосны возможно в нескольких вариантах. Первый вариант предполагает использование данных перечёта на пробной площади и рубку моделей с полным анализом ствола, определением компонентов надземной фитомассы и годичной продукции деревьев. В этом случае для каждого такого дерева рассчитываются шесть индивидуальных коэффициентов (k_h , k , k_2 , k_{cy} , $k_{опад}$, R) по приведённым выше формулам.

После этого выполняются расчёты по модели. Полученные результаты сравниваются с фактическими данными. Эта процедура используется для проверки адекватности модели, её настройки, а также при уточнении значений используемых параметров и формул для расчётов индивидуальных коэффициентов.

При втором варианте модель используется в качестве имитационной системы для расчётов таксационных и биометрических характеристик отдельных деревьев и древостоев. В этом случае по формулам (46)–(49) рассчитываются параметры для 30 или более деревьев в зависимости от

моделируемой площади древостоя и его полноты. К полученным значениям коэффициентов добавляют нормально распределённые случайные величины, умноженные на среднеквадратические отклонения ($\pm\epsilon\sigma$). Аналогично рассчитываются коэффициенты интенсивности фотосинтеза. Нормально распределённые случайные величины получают с использованием метода Монте-Карло, встроенных датчиков случайных чисел или иными способами. После обработки результатов расчётов статистическими методами получают средние таксационные характеристики моделируемого древостоя, его надземную и общую фитомассу, массу опада и другие характеристики.

Результаты. Для проверки адекватности модели были использованы данные измерений стволов 48 деревьев сосны, срубленных на семи пробных площадях. Пробные площади были заложены в Богородском, Сосновском лесничествах Нижегородской области и в Костромском лесничестве Костромской области. Возраст древостоев составлял 45–120 лет, класс бонитета насаждений изменялся от Ia до III. У каждого срубленного модельного дерева измерялись объём ствола, текущий прирост объёма по десятилетиям, масса хвои и ветвей. Масса стволов рассчитывалась через их объём и удельную плотность абсолютно сухой древесины.

С использованием разработанной модели для каждого дерева вычислялись объём ствола, масса хвои, ветвей и другие показатели по приведённым выше формулам. Расчёты проводились с возраста один год до возраста, в котором эти модели были срублены. Полученные результаты для объёмов стволов достаточно близки к фактическим, а коэффициент детерминации модели составляет 0,849.

Для массы хвои разброс фактических и расчётных значений несколько выше. Объясняется это значительным варьированием фитомассы ассимиляционного аппарата даже у деревьев одного возраста и

размера. Связано это с тем, что масса хвои и ветвей существенно зависит от истории роста и развития древостоя, его густоты, интенсивности изреживаний в прошлые годы. Тем не менее, результаты расчётов имеют хорошую точность (за исключением двух модельных деревьев), а коэффициент детерминации составляет 0,714.

Для ветвей точность модели аналогична точности расчётов для фитомассы хвои. Коэффициент детерминации здесь равен 0,72.

В процессе расчётов для древостоев каждой пробной площади вычислялась средняя высота как среднее арифметическое по моделируемым деревьям. Отклонения от фактических средних высот колебались от +3,6 до -9,0 %, что находится в пределах ошибок измерений при инвентаризации насаждений.

Таким образом, модель вполне адекватно описывает динамику роста деревьев сосны в разных условиях произрастания, начиная с возраста два года и заканчивая возрастом 145 лет.

Выводы. Предлагаемая модель при наличии данных измерений модельных деревьев позволяет реконструировать их ход роста с получением расчётных данных о фитомассе хвои и ветвей в различных возрастных периодах. Кроме того, имеется возможность прогнозирования роста отдельных деревьев и древостоя на ближайшие десять лет. Если дополнительно привлечь модель, имитирующую динамику густоты насаждения, то продолжительность такого прогноза можно увеличить до возраста 100–150 лет, т. е. до возраста спелости сосновых древостоев.

Достоинством рассмотренной модели является то, что она имеет не только тео-

ретический характер, но и описывает фактический рост деревьев по объёму ствола, динамику фитомассы хвои, ветвей с момента появления всходов и до предельного возраста их жизни. При этом учитывается разнообразие условий местопроизрастания, индивидуальные (наследственные) особенности деревьев, а также внутривидовые отношения. Точность расчётов для отдельных деревьев будет значительно выше, если объединить модель отдельных деревьев в модель древостоя. В такой системе взаимодействие и взаимовлияние деревьев друг на друга в процессе роста и развития определяются также густотой насаждений в разных возрастах. Кроме того, ход роста зависит от интенсивности и повторяемости различных видов рубок, выполняемых в лесу.

При отсутствии данных измерений модельных деревьев можно, задавая тип леса и соответствующий ему класс бонитета, начальную густоту, возраст смыкания крон (A_{\min}), распределение количества деревьев по относительным высотам и диаметрам, рассчитывать биометрические показатели деревьев в различных возрастах. Однако для получения информации о параметрах всего древостоя необходимо дополнительно использовать модели самоизреживания, аналогичные применяемым в GАР-моделях или других моделях динамики роста и густоты древостоев.

Рассмотренная модель достаточно универсальна и при наличии данных полевых измерений может быть легко адаптирована для описания роста и динамики фитомассы отдельных компонентов деревьев как хвойных, так и лиственных пород.

Список литературы

1. Чертов О. Г. Математическая модель экологии одного растения // Журнал общей биологии. 1983. Т. 44, № 3. С. 406-414.
2. Бугровский В. В., Дудин Е. Б., Меллина Е. Г., Цельникер Ю. Л. Моделирование продукционных процессов в чистых древостоях // Журнал общей биологии. 1982. Т. 43, № 4. С. 480-488.
3. Бугровский В. В., Лютов Л. И., Меллина Е. Г. Моделирование развития древостоев с учетом климатических условий // Журнал общей биологии. 1987. Т. 48, № 1. С. 84-91.
4. Куллер К., Куллер О. Динамическое моделирование роста деревьев. Таллинн: Валгус, 1989. 232 с.

5. Старцев А. И., Корепанов А.А. Анализ причин усыхания пойменных дубрав р. Урал с использованием динамической модели роста // Дуб – порода третьего тысячелетия: сб. науч. тр. – Гомель: ИЛ НАН Беларуси, 1998. Вып. 48. С. 384-391.
6. Демаков Ю. П., Смыков А.Е., Гавришкова Н.Н. Структура, продуктивность и динамика осинников Республики Марий Эл // Вестник Марийского государственного технического университета. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. 2011. № 2 (12). С. 24–38.
7. Демаков Ю. П., Пуряев А.С., Черных В.Л., Черных Л.В. Использование аллометрических зависимостей для оценки фитомассы различных фракций деревьев и моделирования их динамики // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. 2015. № 2 (26). С. 19-36.
8. Усольцев В. А. Фитомасса лесов Северной Евразии: нормативы и элементы географии. Екатеринбург: УрО РАН, 2002. 762 с.
9. Курбанов Э.А. Бюджет углерода сосновых экосистем Волго-Вятского района. Йошкар-Ола: МарГТУ, 2002. 298 с
10. Курбанов Э.А. Углероддепонирующие насаждения Киотского протокола. Йошкар-Ола: МарГТУ, 2007. 184 с.
11. Chertov O. G., Komarov A. S., Karev G. P. Modern Approaches in Forest Ecosystem Modelling: EFI Research Report 8. Brill// Leiden, Boston, Köln., 1999. 130 p.
12. Shugart H. H. A theory of forest dynamics. New York: Springer-Verlag, 1984. 278 p.
13. Свирежнев Ю. М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. М.: Наука. Гл. ред. физ.-мат. лит., 1987. 369 с.
14. Сиротенко О. Д., Варчева С. Е. Прикладная авторегуляционная модель роста растений // Математическое моделирование в агрометеорологии. Тр. ВНИИСМ. Вып. 26 Л.: Гидрометеоздат, 1990. С. 45-52.
15. Крамер П. Д., Козловски Т. Т. Физиология лесных растений. М.: Лесная промышленность, 1983. 464 с.

Статья поступила в редакцию 24.10.15.

Информация об авторе

СТАРЦЕВ Алексей Иванович – кандидат сельскохозяйственных наук, доцент кафедры лесной таксации и лесоустройства, Нижегородская государственная сельскохозяйственная академия. Область научных интересов – фитомасса деревьев и древостоев, математическое моделирование роста деревьев и древостоев, информационные технологии в лесном хозяйстве. Автор 50 публикаций.

UDC 581.526

SIMULATION MODEL FOR DYNAMICS ESTIMATION OF SCOTS PINE BIOMASS

A. I. Startsev

Nizhny Novgorod State Agricultural Academy,
97, Gagarin St., Nizhny Novgorod, 603107, Russian Federation
E-mail: astartsev2005@rambler.ru

Key words: tree growth model; stem biomass; needles; branches; roots; gross annual photosynthesis; carbohydrate reserve.

ABSTRACT

The paper is **aimed at** the development of a simulation model for estimation of Scots Pine growth. The model features nine phase variables: stem mass (volume), biomass of branches, needles, tender and thick roots, bark, gross annual photosynthesis, carbohydrate reserve and increment. The growth rate of a woody plant depends on the total amount of carbohydrates synthesized by the tree throughout the vegetation period. This value is based on the level of soil fertility and humidity, density of the wood stand, tree position in the canopy which defines the level of crown shading. Individual characteristics of the growth rate arising as a result of hereditary properties are taken into consideration. These include height growth rate, biomass increment rate, etc. **Conclusion.** The model developed allows calculating biometric indicators and biomass of certain tree components aged from 2 to 120-150 years. Model verification was carried out using the data from 48 cut down pine trees aged from 37 to 145 years. The determination coefficient (R^2) amounted 0.849 for stems, 0.714 for needles and 0.72 for branches. The model is well adaptable for other tree species.

REFERENCES

1. Chertov O. G. Matematicheskaya model ekosistemy odnogo rasteniya [Mathematical model of a plant ecosystem]. *Zhurnal obshchej biologii* [General biology journal]. 1983. Vol. 44, No 3. Pp. 406-414.
2. Bugrovskiy V. V., Dudin E. B., Mellina E. G., Celniker Yu. L. Modelirovanie produkcionnyh processov v chistyyh drevostoyah [Production processes modeling in pure sands]. *Zhurnal obshchej biologii* [General biology journal]. 1982. Vol. 43, No 4. Pp. 480-488.
3. Bugrovskiy V. V., Lyutov L. I., Mellina E. G. Modelirovanie razvitiya drevostoev s uchedom klimaticheskikh usloviy [Modelling of stand development based on the climatic region]. *Zhurnal obshchej biologii* [General biology journal]. 1987. Vol. 48. No 1. Pp. 84-91.
4. Kull K., Kull O. *Dinamicheskoe modelirovanie rosta derev'ev* [Dynamic modeling of tree growth]. Tallinn: Valgus, 1989. 232 p.
5. Startsev A. I., Korepanov A.A. *Analiz prichin usyhaniya pojmenykh dubrav r. Ural s ispolzovaniem dinamicheskoy modeli rosta. Dub-poroda tret'ego tysyacheletiya: sb. nauch. tr. – Gomel* [Analysis of reasons of floodplain forest drying out by River Ural using the dynamic growth model]: IL NAN Belarus, 1998. Iss. 48. Pp. 384-391.
6. Demakov Yu. P., Smykov A.E., Gavritskova N.N. Struktura, produktivnost i dinamika osinnikov Respubliki Mari El [Structure, productivity and dynamics of aspen forest in Mari El]. *Vestnik Marijskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta. Seriya: Les. Ekologiya. Prirodopolzovanie* [Vestnik of Mari State Technical University. Series: Forest, Ecology, Nature Management]. 2011. No 2 (12). Pp. 24–38.
7. Demakov Yu. P., Puryaev A.S., Chernyh V.L., Chernyh L.V. Ispolzovanie allometricheskikh zavisimostej dlya otsenki fitomassy razlichnykh fraktsiy dereviev i modelirovaniya ih dinamiki [Application of allometric dependencies for the purpose of biomass estimation of different tree fractions and modeling their dynamics]. *Vestnik Povolzhskogo gosudarstvennogo tekhnologicheskogo universiteta. Seriya: Les. Ekologiya. Prirodopolzovanie* [Vestnik of Volga State University of Technology. Series: Forest Ecology, Nature Management]. 2015. No 2 (26). Pp. 19-36.
8. Usoltsev V. A. *Fitomassa lesov Severnoj Evrazii: normativy i ehlementy geografii* [Biomass of forests in North Eurasia: regulatory standard and geography elements]. Yekaterinburg: UrO RAN, 2002. 762 p.
9. Kurbanov E.A. *Byudzhet ugleroda osnovnykh ehkosistem Volgo-Vyatskogo raiona* [Carbon budget of pine ecosystem in Volga-Vyatka regions]. Yoshkar-Ola: MarGTU, 2002. 298 p.
10. Kurbanov E.A. *Uglerododeponiruyushchie nasazhdeniya Kiotskogo protokola* [Carbon sequestration forest plantation of the Kyoto protocol]. Yoshkar-Ola: MarGTU. 2007. 184 p.
11. Chertov O. G., Komarov A. S., Karev G. P. *Modern Approaches in Forest Ecosystem Modelling: EFI Research Report 8*. Brill// Leiden, Boston, KÜn., 1999. 130 p.
12. Shugart H. H. *A theory of forest dynamics*. New York: Springer-Verlag, 1984. 278 p.
13. Svirezhev Yu. M. *Nelinejnye volny, dissipativnye struktury i katastrofy v ehkologii* [Nonlinear waves, dissipative constructions and catastrophes in ecology]. Moscow: Nauka. Gl. red. fiz.-mat. lit., 1987. 369 p.
14. Sirotenko O. D., Varcheva S. E. *Prikladnaya avtoregulyatsionnaya model rosta rastenij* [Applied autoregulating model of plant growth]. *Matematicheskoe modelirovanie v agrometeorologii* [Mathematic modeling in agricultural metrology] Tr. VNIISM. Iss. 26. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1990. p. 45-52.
15. Kramer P. D., Kozlovski T. T. *Fiziologiya lesnykh rastenij* [Physiology of forest plants]. Moscow: Lesnaya promyshlennost, 1983. 464 p.

The article was received 24.10.15.

Citation for an article: Startsev A. I. Simulation Model for Dynamics Estimation of Scots Pine Biomass. *Vestnik of Volga State University of Technology. Ser.: Forest. Ecology. Nature Management*. 2016. No 1(29). Pp. 30-41.

Information about the author

STARTSEV *Aleksey Ivanovich* – Candidate of Agricultural Sciences, Associate Professor of the Department of Forest Inventory and Forest Management at Nizhny Novgorod State Academy of Agriculture. Research interests – tree and stand biomass, mathematical modeling and tree and stand growth, information technology in forestry. Author of 50 publications.