

УДК 57.037+57.087.1+574.34

РОСТ ЛЕСНЫХ НАСАЖДЕНИЙ КАК АНАЛОГ ПРОЦЕССА ПРОИЗВОДСТВА В ЭКОНОМИЧЕСКИХ СИСТЕМАХ: E2E-МОДЕЛЬ

© 2015 г. В. Г. Суховольский¹, Ю. Д. Иванова²

¹ Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28

² Институт биофизики СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50/50

E-mail: soukhovolsky@yandex.ru, lulichkja@rambler.ru

Поступила в редакцию 01.03.2015 г.

Предложена экономико-экологическая модель (E2E-модель), в которой процесс роста фитомассы в лесном насаждении рассматривается как аналог производственного процесса. В E2E-модели в качестве капитала K рассматриваются нефотосинтезирующие составляющие фитомассы – ствол, корни и ветви, а роль рабочей силы L выполняют листья (или хвоя), в которых идет процесс фотосинтеза. Произведенная в процессе фотосинтеза энергия частично расходуется на текущее «потребление» растения, а частично «инвестируется» и трансформируется в новую фитомассу, которая распределяется между нефотосинтезирующими компонентами деревьев и их фотосинтетическим аппаратом. Отпад части деревьев в насаждении в процессе роста в E2E-модели рассматривается как аналог амортизации капитала (старения оборудования и т. п.) в производственном процессе. Для полного описания процесса производства энергии и фитомассы в ходе фотосинтеза введены уравнения, характеризующие процесс синтеза фитомассы, описаны принципы распределения полученного ресурса на удовлетворение текущих энергетических нужд растения и на инвестиции в новую фитомассу, определены принципы распределения инвестиций на воспроизводство «капитала» – фитомассы стволов, корней и ветвей и воспроизводства «рабочей силы» – листьев или хвои деревьев. Предложенный подход к описанию процессов роста в лесных насаждениях как аналога производства продукции можно рассматривать как конкурентный по отношению к автокаталитическим моделям роста – различным клонам базового уравнения Ферхюльста. По сравнению с автокаталитическими моделями роста E2E-модели позволяют описать целый ряд явлений, наблюдаемых в лесу (таких как гибель деревьев и насаждений) и не объясняемых с точки зрения автокаталитических моделей. Расчет величины отпада фитомассы в насаждении открывает возможность использования E2E-модели для описания процесса трансформации мертвой древесины редуцентами (грибами, бактериями, насекомыми), а также для определения объема лесных горючих материалов и риска лесных пожаров.

Ключевые слова: *лесные насаждения, рост, чистая первичная продукция, динамика, моделирование.*

DOI: 10.15372/SJFS20150303

ВВЕДЕНИЕ

Анализ и моделирование процессов роста фитомассы лесных насаждений важны как теоретически при изучении экологических процессов в лесу, так и в прикладном отношении при прогнозах запасов древесины в насаждении (Burger et al., 2009; Foley et al., 2005; Oxbrough et al., 2014; Breugel et al., 2011). Ана-

лизу и моделированию процессов роста деревьев и насаждений посвящено значительное число работ. При этом в большинстве из них исходят из общих представлений о процессах роста организмов и популяций (Ризниченко, 2003; Уильямсон, 1975; Bertalanffi, 1950) и проводят анализ временных рядов, характеризующих изменения во времени высоты и диаметра деревьев, фитомассу отдельных фрак-

ций дерева (ствола, ветвей, корней, листьев), фитомассу и густоту насаждения, изучают регрессионные или теоретические модели роста деревьев и насаждений (Куллль К., Куллль О., 1989; Лиена, 1980; Оя, 1985; Рачко, 1978; Хильми, 1955; Cannell, 1989; Shvidenko et al., 1996). «Стандартным» подходом при моделировании роста деревьев и лесных насаждений является использование автокаталитических моделей: базовой модели Ферхюльста и производных от нее моделей – функций Гомпертца, Митчерлиха, Ричардса–Чепмена и др. (Verhulst, 1838; Khamanis et al., 2005; Tjørve E., Tjørve K., 2010; Tsoularis, Wallace, 2002).

Однако свойства автокаталитических моделей не вполне согласуются с теми, которые наблюдаются в лесных насаждениях. Так, гибель насаждения – это столь же естественный процесс, как и его рост, и процессы гибели также должны описываться в модели. В частности, к гибели дерева приводит однократное изъятие хвои пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb. гусеницами сибирского шелкопряда *Dendrolimus sibiricus* Tschetv. (фитомасса хвои составляет около 3 % общей фитомассы дерева в возрасте 100 лет) (Усольцев, 2001, 2010). Однако в модели Ферхюльста изъятие в произвольный момент времени t любого количества фитомассы, меньшего его текущего значения $M(t)$, никогда не приводит к гибели насаждения.

В корректной модели роста насаждения должно быть как минимум два устойчивых состояния, в одном из которых фитомасса $M = 0$. Такое состояние будет описывать часто наблюдающуюся ситуацию, когда лес погиб или вырублен, но на его месте ничего не возобновляется. Однако в модели Ферхюльста существует лишь одно устойчивое состояние с фитомассой $M = A > 0$, а состояние $M = 0$ неустойчиво.

Так как переменная фитомассы в автокаталитических моделях включает как живые ткани деревьев (камбий, фотосинтетический аппарат), так и мертвую древесину стволов, ветвей и корней, выполняющую только механические функции, то согласно этим моделям рост деревьев обеспечивается как живыми, так и неживыми компонентами фитомассы, что некорректно с биологической точки зрения. В уточненных автокаталитических моделях принцип «живое – только от живого»

приходится учитывать с помощью дополнительных произвольных феноменологических коэффициентов (Wramneby et al., 2008).

Важнейшими биологическими показателями процессов роста фитомассы в лесных насаждениях являются общая первичная продукция (GPP) и чистая первичная продукция (NPP), характеризующие работу «фотосинтетической фабрики» древесных растений. Однако в рамках модели Ферхюльста и ее клонов оценивается только скорость роста фитомассы, и из этих моделей невозможно вычислить GPP , NPP и такой важный экологический показатель, как отпад фитомассы в насаждении (Карманова, 1976; Кофман, 1986). Наконец, в автокаталитических моделях не учитывается прямо влияние модифицирующих факторов (стационарных климатических факторов и быстро изменяющихся погодных показателей) на рост насаждения.

Сложность расчетов динамики с использованием автокаталитических моделей вызвала поток работ, посвященных построению имитационных моделей роста деревьев и насаждений (Botkin et al., 1972; Huston et al., 1988; Shugart, 1984; Chertov et al., 2003; Komarov et al., 2003; Adams et al., 2004; Keane et al., 2004; Моделирование динамики..., 2007; Lu et al., 2011; Strandgard et al., 2013). Однако такие модели характеризуются значительной субъективностью принципов, использованных при их построении, необходимостью верификации большого числа свободных параметров модели и возможностью подгонки модели под любые натурные данные с помощью этих свободных параметров.

В качестве альтернативы автокаталитическим и имитационным моделям роста рассмотрим модель роста фитомассы лесного насаждения как аналога производства некоторого продукта в экономических системах.

В моделях производства продукции предполагается, что возможности ее производства зависят от наличия таких факторов, как капитал K (совокупность стоимости оборудования, производственных помещений, транспорта, оборотных средств и т. п.), рабочая сила L и технологические характеристики производства. При этом для описания процесса производства вводятся так называемые производственные функции, характеризующие объем производства в зависимости от значений K и L

(Solow, 1956; Houthakker, 1955). Далее часть доходов, полученных от реализации произведенной продукции, потребляется, а часть инвестируется в производственную систему, увеличивая размеры капитала и компенсируя его потери в ходе амортизации оборудования и производственных помещений. Объем производства в ходе следующего производственного цикла зависит от новых значений величин K и L .

В данной работе предложена экономико-экологическая модель (E2E-модель), в которой процесс роста фитомассы в лесном насаждении рассматривается как аналог производственного процесса. В E2E-модели в качестве капитала K рассматриваются нефотосинтезирующие составляющие фитомассы – ствол, корни и ветви, а роль рабочей силы L выполняют листья (или хвоя), в которых идет процесс фотосинтеза. Произведенная в процессе фотосинтеза энергия GPP частично расходуется на текущее «потребление» растения, а частично «инвестируется» и трансформируется в новую фитомассу, которая распределяется между нефотосинтезирующими компонентами деревьев и их фотосинтетическим аппаратом. Отпад части деревьев в насаждении в процессе роста в E2E-модели рассматривается как аналог амортизации капитала (старения оборудования и т. п.) в производственном процессе.

Для полного описания процесса производства энергии и фитомассы в ходе фотосинтеза необходимо:

- ввести уравнение, характеризующее процесс синтеза фитомассы;
- описать принципы распределения полученного ресурса на удовлетворение текущих энергетических нужд растения и на инвестиции в новую фитомассу;
- определить принципы распределения инвестиций на воспроизводство «капитала» – фитомассы стволов, корней и ветвей и воспроизводства «рабочей силы» – листьев или хвои деревьев.

Далее детально рассмотрены принципы построения E2E-модели.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Для моделирования роста фитомассы насаждений и расчетов NPP использовали таксационные данные по чистопородным одновозрастным сосновым, еловым, пихтовым, березовым насаждениям на территории Сибири, собранные в сводках В. А. Усольцева (Усольцев, 2001, 2010). Для каждого насаждения приведены данные по густоте и фитомассам надземных компонентов насаждения. В табл. 1 в качестве примера приведены таксационные данные для чистых одновозрастных сосновых насаждений в зоне южной тайги.

Таблица 1. Фитомасса надземных компонентов сосновых насаждений разного возраста в зоне южной тайги (Усольцев, 2010)

Возраст T насаждения	Число стволов на 1 га	Фитомасса, т га ⁻¹			
		ствола	хвои	ветвей	вся надземная
10	13522	7.4	3.1	2.5	13.0
20	7528	25.7	3.6	4.2	33.5
40	3604	61.2	3.8	6.2	71.2
60	2167	85.4	3.7	7.4	96.5
80	1477	100.2	3.6	8.1	111.9
100	1075	108.3	3.4	8.6	120.3
120	827	113.1	3.3	8.9	125.3
140	656	114.4	3.1	9.1	126.6
160	542	113.8	3.0	9.2	126.0
180	453	112.6	2.9	9.3	124.8
200	382	110.7	2.8	9.4	122.9
220	331	107.7	2.7	9.4	119.8
240	289	104.5	2.6	9.4	116.5
260	255	101.5	2.5	9.4	113.4
280	226	97.8	2.4	9.3	109.5
300	202	94.7	2.4	9.3	106.4

Дальнейшие расчеты производили на основе описанной далее модели роста насаждений.

E2E-модель роста насаждения. Пусть $K(T)$ – нефотосинтезирующая фитомасса однородного одновозрастного насаждения (сумма фитомасс стволов, ветвей и корней), $L(T)$ – масса листьев (хвой), T – возраст насаждения. Производство GPP энергии деревьями в возрасте T опишем с помощью производственной функции Кобба–Дугласа (Cobb, Douglas, 1928; Jesus, Gerard, 2005):

$$GPP(T) = AK^\alpha(T)L^{1-\alpha}(T), \quad (1)$$

где A – так называемый технологический коэффициент, $\alpha = \text{const}$ – коэффициент эластичности по капиталу, $0 < \alpha < 1$.

Из (1) следует, что для эффективного производства деревом фитомассы необходима система, включающая как фотосинтезирующие, так и нефотосинтезирующие компоненты, и производство невозможно, если значение хотя бы одного из факторов производства равно нулю. С экологической точки зрения это означает, что гибель листового аппарата деревьев в момент времени t по каким-то причинам (воздействие насекомых, пожар, химический ожог при воздействии поллютантов и т. п.) ведет к остановке «производства» и гибели дерева независимо от величины K нефотосинтезирующей части фитомассы (в отличие от экологически некорректного решения для автоталитических моделей в такой ситуации). Условие, следующее из (1), вполне экологично и дает возможность описать процессы гибели деревьев в результате критических природных или техногенных воздействий, что невозможно при использовании любых клонов автоталитических моделей.

Часть энергии, полученной в процессе фотосинтеза, тратится на обеспечение текущих функций деревьев (фактически – на дыхание). Эти затраты Z примем зависящими от общей фитомассы насаждения $M(T) = K(T) + L(T)$:

$$Z(T) = f(T) \cdot M(T), \quad (2)$$

где $f(T)$ – функция текущих затрат.

В простейшем случае можно принять, что текущие затраты прямо пропорциональны фитомассе насаждения, т. е. $Z(T) = sM(T)$. Коэффициент s можно рассматривать как затраты на функционирование единицы фитомассы

(энергетическую «цену» существования деревьев).

Разность между производством $GPP(T)$ и текущими затратами $Z(T)$ энергии будет характеризовать чистую первичную продукцию NPP :

$$\begin{aligned} NPP(T) &= GPP(T) - Z(T) = \\ &= AK^\alpha(T)L^{1-\alpha}(T) - sM(T). \end{aligned} \quad (3)$$

Так как для древесных растений обычно $K(T) \gg L(T)$ (кроме деревьев в возрасте не более 10–15 лет (Усольцев, 2001)), то для растущего насаждения должно выполняться условие

$$NPP(T) \approx AK^\alpha(T)L^{1-\alpha}(T) - sK(T) > 0 \quad (4)$$

или

$$A \left(\frac{1}{\psi(T)} \right)^{1-\alpha} > s, \quad (5)$$

где $\psi = \frac{K}{L}$, $\psi > 1$.

Если $\frac{d\psi}{dt} > 0$, то с некоторого значения ψ_c

условие (5) перестанет выполняться и рост фитомассы насаждения прекратится. Эта ситуация в лесной экологии известна как достижение климаксового состояния лесного насаждения (Odum, 1983).

Если чистая первичная продукция насаждения в возрасте T полностью «инвестируется» в прирост фитомассы насаждения, то балансовое уравнение для фитомассы $M(T + \Delta T)$ насаждения к возрасту $(T + \Delta T)$ будет иметь вид:

$$\begin{aligned} M(T + \Delta T) &= M(T) + NPP(\Delta T) - \\ &- R(\Delta T) - W(\Delta T), \end{aligned} \quad (6)$$

где $R(\Delta T)$ – потери фитомассы за время ΔT в связи с отпадом части деревьев в насаждении; $W(\Delta T)$ – опад листьев (хвой) деревьев за время ΔT .

Отпад части деревьев в процессе роста насаждения запишем следующим образом:

$$N(\Delta T) = \frac{(\rho_0 - \rho_{\min})}{B + T^\gamma}, \quad (7)$$

где ρ_0 – начальная плотность деревьев в насаждении; ρ_{\min} – плотность деревьев в спелом насаждении (формально плотность при $T \rightarrow \infty$), B и γ – некоторые постоянные.

Если $\lim_{T \rightarrow \infty} N(\Delta T) = 0$, то отпад деревьев в насаждениях старших возрастов будет минимальным, но фитомасса отпадающих деревьев будет увеличиваться с возрастом T насаждения, в котором происходит отпад. Учитывая это, запишем:

$$M(\Delta T) = M_{\max} \frac{T^\gamma}{U + T^\gamma}, \quad (8)$$

где M_{\max} – фитомасса спелого дерева при $T \rightarrow \infty$, U – некоторая постоянная.

Фитомасса совокупности деревьев, отпадающих в возрасте T , есть произведение числа отпадающих деревьев на их фитомассу:

$$R(T) = (\rho_0 - \rho_{\min}) \frac{1}{B + T^\gamma} \cdot M_{\max} \frac{T^\gamma}{U + T^\gamma}. \quad (9)$$

Можно упростить выражение для $R(T)$, разложив (9) в ряд Тейлора по переменной T . Тогда приближенно для старших возрастов ($T > 40$ лет) получим

$$R(\Delta T) = M(T)T^{-\mu}, \quad (10)$$

где μ – некоторая константа.

Размер опада листьев (хвои) $W(\Delta T) = \frac{L(T)}{\theta}$

за период времени ΔT зависит от продолжительности θ жизни фотосинтетического аппарата. Для деревьев лиственных пород и лиственницы сибирской $\theta = 1$ год. Для хвойных пород θ изменяется от 2 до 6–8 лет в зависимости от породы (Крамер, Козловский, 1983).

Зная фитомассу компонентов насаждения в возрасте T , можно по уравнениям (1), (3), (6), (9) и (10) оценить фитомассу насаждения в возрасте $(T + \Delta T)$. На следующем этапе моделирования необходимо вычислить фитомассу $Y(T + \Delta T)$, произведенную в насаждении в возрасте $(T + \Delta T)$. Однако для расчета производства фотосинтетической продукции в возрасте $(T + \Delta T)$ необходимо знать не общую фитомассу насаждения в этом возрасте – она известна из (6), а отдельно величины $K(T + \Delta T)$ и $L(T + \Delta T)$. Но эти величины не определяются в (6), и возникает задача описания распределения к возрасту $(T + \Delta T)$ синтезированной фитомассы насаждения по компонентам – стволам, ветвям, корням, листьям (хвое).

Распределение фитомассы по компонентам дерева ранее было предложено описывать с

помощью уравнения Ципфа–Парето в ранговой форме (Суховольский, 1997, 2004):

$$M_i(T) = M_1(T)i^{-b(T)}, \quad (11)$$

где i – ранг компонента фитомассы (начиная с компонента с наибольшей фитомассой M_1 , M_i – фитомасса компонента с рангом i ; $b(T)$ – функция, характеризующая отношение в возрасте T фитомасс с различными рангами; если $b(T) \rightarrow 0$, то фитомассы всех компонентов примерно равны; при увеличении $b(T)$ фитомасса компонента ранга 1 (обычно это стволы деревьев) существенно превосходит фитомассы остальных компонентов деревьев в насаждении).

Заметим, что, если известны фитомассы наземных компонентов деревьев и ранг фитомассы корней, модель (11) позволяет определить фитомассу корней деревьев в насаждении, большей частью неизвестную в связи со сложностями прямых раскопок.

Выражение (11) характеризует конкуренцию между компонентами деревьев в насаждении за фотосинтетический ресурс (Суховольский, 2004). Заметим, что, зная фитомассы надземных компонентов (стволов, ветвей, листьев (хвои)) и предполагая, что ранг корней равен 2 (это условие может нарушаться только для насаждений в возрасте, меньшем 10–15 лет), можно рассчитать фитомассу корней. Такая оценка очень важна при расчете суммарной фитомассы и NPP насаждения (Суховольский, Иванова, 2013).

Из (11) легко получить выражение для суммарной фитомассы $M(T)$ насаждения:

$$\begin{aligned} M(T) &= \sum_{i=1}^4 M_i(T) = M_1 \sum_{i=1}^4 i^{-b(T)} = \\ &= M_1(T)G(b(T)), \end{aligned} \quad (12)$$

где

$$G(b(T)) = \sum_{i=1}^4 i^{-b(T)} = \frac{1}{1^{b(T)}} + \frac{1}{2^{b(T)}} + \frac{1}{3^{b(T)}} + \frac{1}{4^{b(T)}}.$$

Функция $G(b(T))$ не зависит от текущих значений фитомассы насаждения и характеризует соотношение компонентов фитомассы в возрасте T . Из (12) следует, что

$$M_1(T) = M(T) \cdot G^{-1}(b(T)). \quad (13)$$

Так как ранг фитомассы листьев (хвои) всегда равен 4 (Исаев и др., 2007; Суховоль-

ский, Иванова, 2013), то, учитывая (11) и (13), получим:

$$L(T) = M_4(T) = M_1(T) \cdot 4^{-b(T)}, \quad (14)$$

$$K(T) = M(T) - L(T). \quad (15)$$

Таким образом, из уравнения Ципфа–Парето для распределения фитомассы, зная функцию $b(T)$, через цепочку уравнений (11)–(15) можно получить значения «фитокапитала» $K(T + \Delta T)$ и массы фотосинтетического аппарата $L(T + \Delta T)$ для древостоя в возрасте $(T + \Delta T)$. Подставив эти значения в уравнение (1), можно по цепочке уравнений (3), (6), (10) вычислить суммарную фитомассу, фитомассы компонентов и NPP насаждения в возрасте $(T + 2\Delta T)$ и т. д.

Для верификации модели необходимо знать функции $b(T)$, $R(T)$, $W(T)$. Тогда коэффициенты A , α и s уравнений (1) и (3) можно найти как коэффициенты нелинейного регрессионного уравнения для ряда таксационных данных $\{M(T)\}$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На рис. 1 приведена типичная функция рангового распределения компонентов фитомассы елового насаждения.

Обычно в распоряжении исследователей имеются данные по фитомассе стволов, ветвей и листьев (хвои) деревьев в насаждениях. Ранг фитомассы корней равен 2 для деревьев

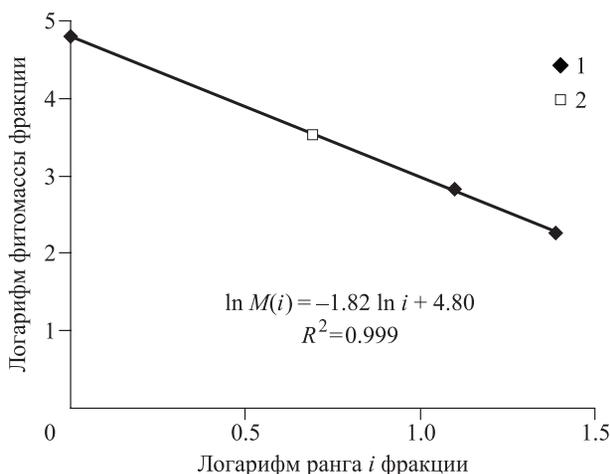


Рис. 1. Типичный вид функции распределения фитомассы насаждения ели сибирской (Западный Саян, верховья р. Кебеж, 52° с. ш., 89° в. д.) в возрасте 100 лет по компонентам: 1 — надземная фитомасса деревьев в насаждении; 2 — фитомасса корней. По работе (Усольцев, 2010).

хвойных пород и 3 для деревьев лиственных пород (Суховольский, Иванова, 2013). Оценка параметров уравнения (10) по трем точкам позволяет вычислить и фитомассу компонента с рангом 2 для хвойных или 3 для лиственных деревьев. Таким образом, используя (14), возможно оценить общую фитомассу насаждения.

Значение функции $b(T)$ уравнения (11) изменяется с увеличением возраста насаждения (рис. 2).

Уравнение, описывающее изменение с возрастом T насаждения значения $b(T)$ в уравнении Ципфа–Парето, имеет следующий вид:

$$b(T) = b_m \frac{T}{T_0 + T}, \quad (16)$$

где b_m и T_0 — коэффициенты; $b(T) \rightarrow b_m$, когда $T \gg T_0$; T_0 — возраст, в котором $b(T_0) = b_m/2$.

Как видно из табл. 2, для древесных пород, ежегодно сбрасывающих листья или хвою (лиственницы и березы), значения b_m значимо больше величины b_m для пород с долгоживущей хвоей (пихта, сосна).

Для определенных древесных пород, зная общую фитомассу насаждения в возрасте T , можно вычислить фитомассу нефотосинтезирующих компонентов насаждения и фитомассу листьев (хвои) по уравнениям (13)–(15), используя значения b_m и T_0 из табл. 2.

Далее, зная величины «капитала» K и «труда» L в некотором возрасте T насаждения, а

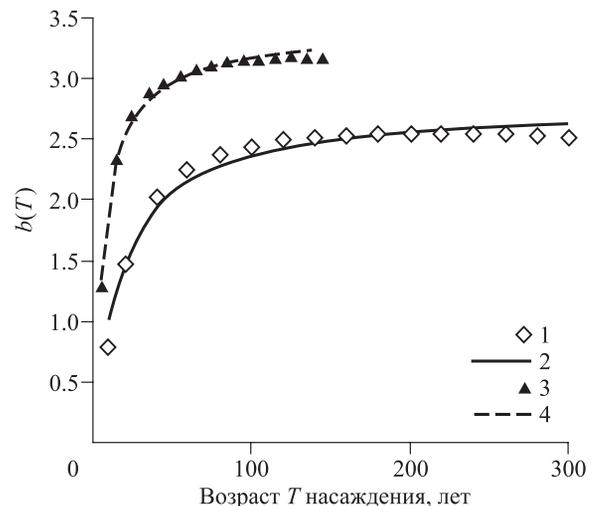


Рис. 2. Изменение с возрастом насаждения значения $b(T)$ уравнения (11). Кедр сибирский *Pinus sibirica* Du Tour: 1 — данные учетов, 2 — модель (16); береза *Betula pendula* Roth.: 3 — данные учетов, 4 — модель (16). По работам (Усольцев, 2001, 2010).

Таблица 2. Значения параметров b_m и T_0 уравнения (16)

Параметры и доверительные интервалы уравнения (16)	Древесные породы		
	Лиственница сибирская <i>Larix sibirica</i> Ledeb.	Береза повислая <i>Betula pendula</i> Roth.	Пихта <i>Abies sibirica</i> Ledeb., сосна <i>Pinus sylvestris</i> L.
b_m	3.11	3.29	2.22
Ошибка $s(b_m)$	0.13	0.14	0.09
Значения критерия Стьюдента для b_m	24.70	23.65	25.03
T_0	9.42	11.77	11.86
Ошибка $s(T_0)$	3.62	2.22	3.47
Значение критерия Стьюдента для (T_0)	2.60	5.31	3.42
R^2	0.84	0.97	0.85

также параметры уравнений (1) и (6), можно вычислить $NPP(T)$. Затем следует использовать выражения (12)–(16) для расчета распределения синтезированной фитомассы между величинами «капитала» и «труда» к возрасту $(T + \Delta T)$. Исходя из новых значений $K(T + \Delta T)$ и $L(T + \Delta T)$, возможно выполнить следующий цикл вычислений для возраста $(T + 2\Delta T)$ и т. д.

Коэффициенты A , α , s , μ являются свободными параметрами модели, и их оценка производится в пакете Excel 10 с помощью опции «поиск решения нелинейного регрессионного уравнения».

На рис. 3 показаны таксационные данные и данные расчетов динамики роста насаждения по E2E-модели для сосновых насаждений на территории Сибири. Для расчетов использованы данные, приведенные в работе (Усольцев, 2010).

Как видно, в данном случае имеет место очень хорошее согласие таксационных данных и модельных расчетов. При этом E2E-модель

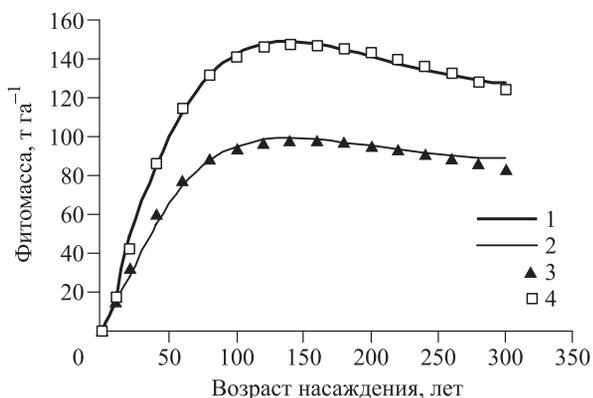


Рис. 3. Фитомасса сосновых насаждений в лесах Сибири: 1 — таксационные данные, юг Сибири; 2 — расчет по E2E-модели для юга Сибири; 3 — таксационные данные, север Сибири; 4 — расчет по E2E-модели для севера Сибири.

в отличие от автокаталитических моделей позволяет описывать наблюдаемое в лесных экосистемах немонотонное изменение фитомассы насаждения, когда после достижения в определенном возрасте максимальной величины ее значение начинает уменьшаться. В табл. 3 приведены значения параметров E2E-модели для ряда насаждений в таежных лесах Сибири.

Максимальные значения коэффициентов A и μ характерны для такой листопадной и недолго живущей породы, как береза. Для насаждений сосны обыкновенной в Северной и Средней Сибири значение коэффициента α существенно меньше значений α для сосновых насаждений на юге Сибири.

На рис. 4 отражена динамика NPP для однопородных одновозрастных лесов на территории Средней Сибири.

Как следует из рис. 4, минимальные значения NPP характерны для насаждений таких пород, как ель сибирская и сосна обыкновенная, тогда как для такой листопадной породы,

Таблица 3. Параметры E2E-модели для насаждений различных древесных пород на территории Сибири. По работам (Усольцев, 2001, 2010)

Порода	Параметры E2E-модели			
	A	α	s	μ
Сосна обыкновенная, Южная Сибирь	1.046	0.424	1.095	1.010
Сосна обыкновенная, север Сибири	0.789	0.047	0.623	0.743
Сосна обыкновенная, Средняя Сибирь	1.049	0.089	0.70	0.576
Ель сибирская	0.60	0.10	0.55	0.7
Пихта сибирская	0.85	0.15	0.40	0.30
Береза повислая	4.41	0.03	0.34	1.04

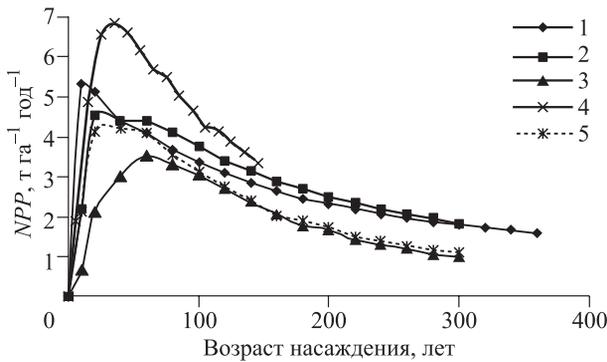


Рис. 4. *NPP* насаждений в таежной зоне: 1 – лиственница сибирская, 2 – пихта сибирская, 3 – ель сибирская *Picea obovata* Ledeb., 4 – береза повислая, 5 – сосна обыкновенная. Для расчетов использовали данные различных авторов, систематизированные в работе (Усольцев, 2010).

как береза, характерны максимальные значения *NPP* для всех возрастов. Значения *NPP* для основных лесобразующих пород в таежных лесах Сибири – пихты и лиственницы во всех возрастах близки, хотя сроки жизни хвой лиственницы и пихты сильно различаются.

Для одной и той же породы величины *NPP* зависят от местоположения насаждения (рис. 5). Наибольшие значения *NPP* характерны для сосновых насаждений в южной тайге. Величины *NPP* сосновых насаждений в северной и средней тайге практически одинаковы. Зная из (1) и (3) величины *GPP* и *NPP*, в качестве характеристики эффективности фотосинтетического процесса можно ввести величину $\eta(T) = \frac{NPP(T)}{GPP(T)}$. Очевидно, что $0 \leq \eta(T) < 1$ и, чем ближе значение $\eta(T)$ к единице, тем эф-

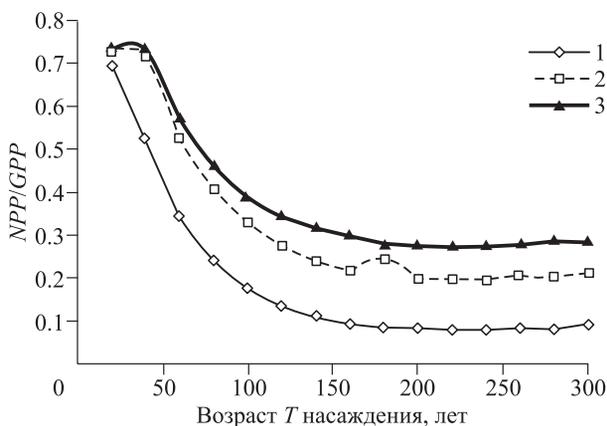


Рис. 6. Изменение эффективности процессов фотосинтеза у сосны обыкновенной в зависимости от возраста насаждений. Тайга: 1 – южная; 2 – средняя; 3 – северная.

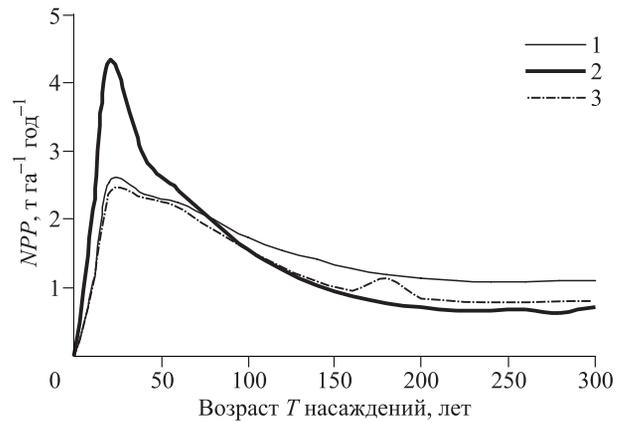


Рис. 5. *NPP* сосновых насаждений в разных географических зонах в таежных лесах: 1 – север Сибири, 2 – юг Сибири, 3 – Средняя Сибирь.

фективнее производство энергии при фотосинтезе.

Величины эффективности фотосинтеза монотонно уменьшаются с увеличением возраста насаждений (рис. 6). При этом эффективность процессов фотосинтеза максимальна для насаждений в северной тайге и минимальна для сосновых насаждений на юге Сибири.

Насколько согласуются оценки *NPP*, полученные при использовании E2E-модели, с оценками, выполненными с помощью других методов? Сопоставление для одного насаждения расчетов *NPP* по E2E-модели и по балансовой модели, выполненное авторами настоящей работы (Суховольский, Иванова, 2013), указывает на близость оценок *NPP*, выполненных для одного насаждения с помощью разных методов (рис. 7).

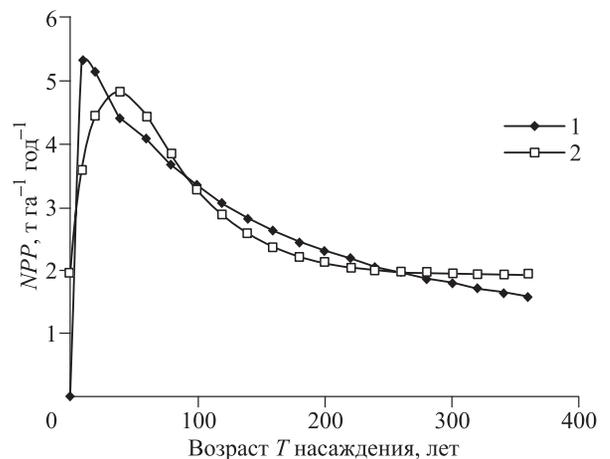


Рис. 7. Оценки *NPP*, выполненные с помощью балансового метода (1) и по E2E-модели (2).

Однако при оценке NPP с помощью балансового подхода какие-либо теоретические представления не вводятся, поэтому балансовый подход не позволяет описать влияние различных факторов на процессы роста насаждений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предложенный подход к описанию процессов роста в лесных насаждениях как аналога производства продукции можно рассматривать как конкурентный по отношению к автокаталитическим моделям роста – различным клонам базового уравнения Ферхюльста. По сравнению с автокаталитическими моделями роста E2E-модели роста позволяют описать целый ряд явлений, наблюдаемых в лесу (таких как гибель деревьев и насаждений) и не объясняемых с точки зрения автокаталитических моделей. Расчет величины отпада фитомассы в насаждении открывает возможность использования E2E-модели для описания процесса трансформации мертвой древесины редуцентами (грибами, бактериями, насекомыми), а также для определения объема лесных горючих материалов и риска лесных пожаров.

Значительный интерес представляет пока еще не решенная задача построения E2E-модели, пригодной для описания процессов роста в смешанных насаждениях. Аддитивная модель, в которой независимо рассматриваются процессы роста в каждой из пород, составляющих насаждение, по всей видимости, не позволит учесть взаимодействия разного типа (конкуренцию, кооперацию, коммен- и аменсализм) между деревьями разных пород. Возможно, модели роста с учетом взаимодействия между породами будут похожи на модели, описывающие взаимодействия между отраслями экономики.

Можно ли рассматривать процессы роста в экосистемах как точные копии экономических процессов? Безусловно, нет. В экономических моделях доказывалось существование устойчивой траектории стационарного роста, тогда как в рассмотренной экологической описывается финитный ограниченный рост фитомассы. Однако в экологической версии модели производства возможно описать климаксовое состояние леса с устойчивым значением NPP и низкой эффективностью производства.

В экономических моделях производства количество рабочей силы задается экзогенно. В частности, в модели Р. Солоу объем доступной рабочей силы растет экспоненциально со временем и не зависит от текущих размеров капитала (Solow, 1956). В E2E-модели «рабочая сила» (объем фотосинтетического аппарата) задается эндогенно и зависит от размеров «капитала», величины NPP фотосинтеза и коэффициента уравнения Ципфа–Парето конкурентного распределения фитомассы насаждения по структурным компонентам. В этом случае обеспечивается согласование процессов, происходящих в моделируемой системе.

Климатический фактор в E2E-модели можно рассматривать по аналогии с фактором технического прогресса в экономических моделях, но в этих моделях нет аналога существующему в лесных насаждениях влиянию погодных условий, приводящему к высокочастотным (с характерным временем в несколько лет) колебаниям радиального прироста стволов деревьев и прироста в высоту. Влияние климатических условий в E2E-модели можно учесть, задавая экзогенно функции влияния климата на коэффициенты A и α модели, а влияние текущих погодных условий можно учесть, введя уравнение, связывающее с погодными условиям «цену» фотосинтеза. Однако использование экзогенных уравнений связано с определенным произволом в описании изучаемых процессов, и хотелось бы этого избежать при построении моделей.

Тем не менее, несмотря на различия между экономическими и экологическими моделями производства, представляется, что экономические принципы, заложенные в экологические модели, в большей степени подходят для описания процессов, происходящих в лесных экосистемах, по сравнению с базовыми принципами автокаталитических моделей. Кроме того, экологические модели производства легко модифицируются, что открывает возможности для детального моделирования процессов роста лесных насаждений в зависимости от древесной породы, ландшафтных и климатических характеристик местообитаний древесных растений.

Работа выполнена при поддержке РФФИ и ККФН (грант № 15-45-04034p_сибирь_a).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Исаев А. С., Овчинникова Т. М., Суховольский В. Г. Распределение фитомассы деревьев и насаждений по фракциям: модель конкуренции // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. 21. СПб.: Гидрометеиздат, 2007. С. 232–250.
- Карманова И. В. Математические методы изучения роста и продуктивности растений. М.: Наука, 1976. 222 с.
- Кофман Г. Б. Рост и форма деревьев. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1986. 211 с.
- Крамер П., Козловский Т. Физиология древесных растений. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 464 с.
- Куль К., Куль О. Динамическое моделирование роста деревьев. Таллин: Валгус, 1989. 232 с.
- Лиена И. Я. Динамика древесных запасов: прогнозирование и экология. Рига: Зинатне, 1980. 170 с.
- Моделирование динамики органического вещества в лесных экосистемах / Под ред. В. Н. Кудярова. М.: Наука, 2007. 380 с.
- Оя Т. Модели развития древостоя. Таллин: АН ЭстССР, 1985. 60 с.
- Рачко П. Имитационная модель роста дерева. Построение модели // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39. № 4. С. 563–571.
- Ризниченко Г. Ю. Математические модели в биофизике и экологии. Москва; Ижевск: ИКИ, 2003. 184 с.
- Суховольский В. Г. Свободная конкуренция фракций дерева за ресурсы и аллометрические соотношения // Журн. общ. биол. 1997. № 5. С. 80–88.
- Суховольский В. Г. Экономика живого. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2004. 140 с.
- Суховольский В. Г., Иванова Ю. Д. Оценка чистой первичной продукции лесных насаждений с использованием модели распределения фитомассы по фракциям // Лесоведение. 2013. № 5. С. 20–28.
- Уильямсон М. Анализ биологических популяций. М.: Мир, 1975. 271 с.
- Усольцев В. А. Фитомасса лесов Северной Евразии: база данных и география. Екатеринбург: УрО РАН, 2001. 707 с.
- Усольцев В. А. Фитомасса и первичная продукция лесов Евразии. Екатеринбург: УрО РАН, 2010. 570 с.
- Хильми Г. Ф. Биогеофизическая теория и прогноз самоизреживания леса. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 87 с.
- Adams B., Withe A., Lenton T. M. An analysis of some diverse approaches to modeling terrestrial net prime productivity // Ecol. Model. 2004. V. 177. P. 353–391.
- Bertalanffi L. An outline of general system theory // Brit. J. Philos. Sci. 1950. V. 1. P. 134–165.
- Botkin D. B., Junak J. F., Wallis J. R. Some ecological consequences of a computer model of plant growth // Ecology. 1972. V. 60. P. 849–871.
- Breugel M., Ransijn J., Craven D., Bongers F., Hall J. S. Estimating carbon stock in secondary forests: decisions and uncertainties associated with allometric biomass models // For. Ecol. Manag. 2011. V. 262. P. 1648–1657.
- Burger M. J., van Oort F. G., Frenken K., van der Knaap B. Networks and economic agglomerations // Tijdschrift voor Economische en Sociale Geografie. 2009. V. 100 (2). P. 139–144.
- Cannell M. G. R. Physiological basis of wood production: a review // Scand. J. For. Res. 1989. V. 4. N. 4. P. 459–490.
- Chertov O., Komarov A., Kolstrom M. Modelling the long-term dynamics of population and communities of trees in boreal forest based on competition on light and nitrogen // For. Ecol. Manag. 2003. V. 176. N. 1/3. P. 355–369.
- Cobb C. W., Douglas P. H. A theory of production // Amer. Econ. Rev. 1928. V. 18 (Suppl.). P. 139–165.
- Foley J. A., DeFries R., Asner G. P., Barford C., Bonan G., Carpenter S. R., Chapin F. S., Coe M. T., Daily G. C., Gibbs H. K., Helkowski J. H., Holloway T., Howard E. A., Kucharik C. J., Monfreda C., Patz J. A., Prentice I. C., Ramankutty N., Snyder P. K. Global consequences of land use // Science. 2005. V. 309 (5734). P. 570–574.
- Houthakker H. S. The Pareto distribution and the Cobb–Douglas production function in activity analysis // Rev. Econ. Stud. 1955. V. 23. N. 1. P. 27–31.

- Huston M. A., De Angelis D. L., Post W. M.* New computer models unify ecological theory // *Bioscience*. 1988. V. 38. P. 682–691.
- Jesus F., Gerard A. F.* The estimation of the Cobb-Douglas function: a retrospective view // *East. Econ. J.* 2005. V. 31. N. 3. P. 427–445.
- Keane R. E., Gary G. J., Davis I. D.* A classification of landscape fire succession models: spatial simulations of fire and vegetation dynamics // *Ecol. Model.* 2004. V. 179. P. 3–27.
- Khamanis A., Ismail Z., Haron K., Mohamed A. T.* Nonlinear growth models for modeling oil palm yield growth // *J. Math. Stat.* 2005. V. 1. P. 225–233.
- Komarov A. S., Chertov O. G., Zudin S. L.* EFIMOD 2 – a model of growth and cycling of elements in boreal forest ecosystems // *Ecol. Model.* 2003. V. 170. N. 2/3. P. 373–392.
- Lu M., Nygren P., Perttunen J., Pallardy S. G., Larsen D. R.* Application of the functional-structural tree model LIGNUM to growth simulation of short-rotation eastern cottonwood // *Silva Fenn.* 2011. V. 45. N. 3. P. 431–474.
- Odum H. T.* *Systems ecology: an introduction*. N.Y.: Wiley, 1983. 644 p.
- Oxbrough A., Irwin S., Wilson M., O'Halloran J.* Mechanisms and predictors of ecological change in managed forests: a selection of papers from the second international conference on biodiversity in forest ecosystems and landscapes // *For. Ecol. Manag.* 2014. V. 321. P. 1–4.
- Shugart H. H.* *A theory of forest dynamics*. N.Y.: Springer, 1984. 278 p.
- Shvidenko A., Sanarakaia E., Venevsky S., Nilsson S.* Models for growth of pine stands in territories of Northern Eurasia // Working Paper WP-96-164. Laxenburg: IIASA, 1996. 99 p.
- Solow R. M.* A Contribution to the theory of economic growth // *Quart. J. Econ.* 1956. V. 70. N. 1. P. 65–94.
- Strandgard M., Walsh D., Acuna M.* Estimating harvester productivity in *Pinus radiata* plantations using StanForD stem files // *Scand. J. For. Res.* 2013. V. 28. P. 73–80.
- Tjørve E., Tjørve K. M. C.* A unified approach to the Richards-model family for use in growth analyses: why we need only two model forms // *J. Theor. Biol.* 2010. V. 267 (3). P. 417–425.
- Tsoularis A., Wallace J.* Analysis of logistic growth models // *Math. Biosci.* 2002. V. 179. P. 21–55.
- Verhulst P. F.* Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement // *Correspondences Mathematiques et Physiques*. 1838. V. 10. P. 113–121.
- Wramneby A., Smith B., Zaehle S., Sykes M. T.* Parameter uncertainties in the modelling of vegetation dynamics – effects on tree community structure and ecosystem functioning in European forest biomes // *Ecol. Model.* 2008. V. 216. P. 277–290.

Growth of Forest Stands as Analogue of Production Process in Economic Systems: E2E-Model

V. G. Soukhovolsky¹, Yu. D. Ivanova²

¹ V. N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation

² Institute of Biophysics, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Akademgorodok, 50/50, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation

E-mail: soukhovolsky@yandex.ru, lulichkja@rambler.ru

An economic-ecological model (E2E-model) is proposed to describe the growth of plants. The process of growth of forest stand phytomass is considered within the E2E model as an analogue of the production process in economics. As a capital K in E2E models are considered non-photosynthetic phytomass components – stem, roots and branches. The role of labor L satisfies leaves (or needles), in which the process of photosynthesis occurs. Produced by the process of photosynthesis, energy is partially consumed for the current «consumption» of plants and partly «invested» and is transformed into a new phytomass, which is distributed between non-photosynthetic components of trees and their photosynthetic apparatus. The death of the trees in the stand during growth in the E2E model is considered as an analogue of capital depreciation (aging equipment, etc.) in the production process. For a complete description of the process of energy production and phytomass during photosynthesis entered the equation describing the synthesis of phytomass, describes the principles of distribution obtaining resources to meet the current energy needs of plants and for investments in new phytomass, the principles of investment allocation to reproduction «capital» – phytomass trunks roots and branches, and reproduction of «labor» – leaves or needles of trees. The proposed approach to the description of the growth in forest stand as an analogue of production may be regarded as competitive in relation to the autocatalytic growth models – different clones of Verhulst equation. In comparison with the autocatalytic growth models, E2E-growth models allow description of a number of phenomena observed in the forest (such as the death of trees) and not be explained in terms of autocatalytic models. Calculation of biomass of dead wood in the plantation opens the possibility of using the E2E model to describe the process of transformation of dead wood decomposers (fungi, bacteria, insects), as well as to determine the amount of forest fuel and the risk of forest fires.

Keywords: *forest stands, growth, NPP, dynamics, modeling.*

How to cite: *Soukhovolsky V. G., Ivanova Yu. D. Growth of forest stands as analogue of production process in economic systems: E2E-model // Sibirskij Lesnoj Zurnal (Siberian Journal of Forest Science). 2015. N. 3: 20–31 (in Russian with English abstract).*