

УДК 630*652.1

**ОЦЕНКА ЧИСТОЙ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ
ЛЕСНЫХ НАСАЖДЕНИЙ
С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МОДЕЛИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ
ФИТОМАССЫ ПО ФРАКЦИЯМ***

© 2013 г. В. Г. Суховольский¹, Ю. Д. Иванова²

¹Институт леса им. В.Н.Сукачева СО РАН
60036, Красноярск, Академгородок, 50/28
E-mail: soukhovolsky@yandex.ru

²Институт биофизики СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50/50
E-mail: lulja@yandex.ru

Поступила в редакцию 22.01.2013 г.

Рассмотрены методы оценки первичной продуктивности лесных насаждений разных пород в различных экологических условиях. Предложены методы оценки первичной продуктивности с использованием данных по фитомассам фракций и запасу древесины в насаждении. Показано, что для расчета первичной продуктивности по запасу возможно использовать уравнение Ципфа – Парето, связывающее фитомассы отдельных фракций деревьев в насаждении. Для описания процессов роста фитомассы насаждений предложена модель – аналог макроэкономической модели производства Р. Солоу.

Лесные насаждения, фитомасса, рост, продуктивность, моделирование.

ВВЕДЕНИЕ

Чистая первичная продукция (NPP) является интегральной величиной, характеризующей эффективность усвоения солнечной энергии растительным ценозом в процессе фотосинтеза за определенный период времени (например, месяц, год) и на определенной площади [16]. NPP зависит как от условий среды, в которой существуют растения (температуры, солнечной радиации, влажности, характеристик почвы и др.), так и от их видовых особенностей и типа взаимодействий между ними. Показатели NPP крайне важны для понимания механизмов продукционных процессов в растительных ценозах, мониторинга состояния растительных ценозов и прогноза продукционной динамики в стабильных и изменяющихся условиях природной среды. Измерение NPP позволяет сравнивать между собой по продуктивности различные растительные сообщества (например, рассматривать NPP растительных сообществ

тундры и тропического леса) и оценивать роль отдельных биомов и сообществ в общем круговороте энергии и вещества на планете.

В настоящее время предложены методы оценки NPP на различных уровнях организации растительных сообществ – от описания физиологических процессов в листовых пластинках [24], лесном пологом [23], на участке, ландшафтном уровне [19], регионе [25, 27] до описания процессов глобальной динамики роста растений [20, 26].

Наиболее распространенным способом оценки биологической продуктивности лесных насаждений, в том числе запасов фитомассы древостоя и содержания углерода в ней является оценка по приросту фитомассы, опад и отпад за определенный период [18, 21]. Однако, несмотря на кажущуюся концептуальную простоту такого подхода, NPP древесных ценозов трудно измерить точно. Для оценок NPP нужны данные о динамике фитомасс всех фракций дерева (включая фитомассу корней). Если данные о фитомассе надземной части деревьев достаточно надежны, то

* Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты №№ 12-05-00494 и 10-04-00256).

данные о фитомассе корневой системы, отмирании части корней, ветвей и коры, по опад у листьев или хвои крайне неопределенны [17, 28, 31]. Если же данные о динамике фитомассы вовсе отсутствуют, восстановление недостающих сведений обычно выполняется с использованием регрессионных уравнений, характеризующих связи фитомасс древесных фракций с запасом древесины или диаметром и высотой деревьев [1, 2, 4, 12, 13, 14, 22, 29]. При этом расчеты запасов и фракционной структуры фитомассы древесного яруса базируются на использовании данных о породно-возрастной структуре лесов, средних запасах древесины на корню в каждом типе леса и ступени возраста древостоев. Они осуществляются с помощью конверсионных коэффициентов фитомасса/запас древесины для следующих фракций фитомассы: стволы в коре, ветви, хвоя (листья), пни и корни.

Однако оценки NPP, выполненные с использованием этого подхода, могут достаточно сильно варьировать [15]. Для надежного расчета NPP необходимо, во-первых, знать, насколько точно измерены величины фитомасс фракций и запаса древесины в насаждении, и, во-вторых, оценить изменчивость оценок NPP в зависимости от использованного метода расчета. В связи с этим в настоящей работе рассмотрена задача развития таких методов оценки NPP, которые были бы более надежными по сравнению с существующими, позволяли бы оценить NPP для конкретных деревьев и древостоев и сравнивать между собой оценки NPP, выполненные по различным наборам данных наземных измерений.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Объекты исследования. Для анализа была использована база данных по динамике лесов в Вологодской области, переданная Г.Н.Коровиным одному из авторов настоящей статьи. На основе полученных материалов проведена апробация предложенных методов оценки продукционных процессов в лесных экосистемах. В базе данных содержатся количественные оценки основных параметров сукцессионных процессов в лесах этого региона, запасов и фракционной структуры наземной и подземной фитомассы древесного яруса, фитомассы подроста и напочвенного покрова в коренных и производных типах леса, а также массы и фракционной структуры естественного опада.

К нашему глубокому сожалению, Георгий Николаевич не успел ознакомиться с результатами,

полученными в настоящей работе на основе собранных им и его коллегами натуральных сведений.

Для расчетов NPP в настоящей работе использовались данные по возрастной динамике запаса древесины и фракционного состава фитомассы насаждений, произрастающих в семи типах условий местопроизрастания (ТУМ): черничном, брусничном, кисличном, травяноболотном, долгомошном, сфагновом и лишайниковом. В кисличном и черничном ТУМ произрастают две коренных породы – ель и сосна, однако доминируют ельники, на долю которых приходится 90% площади спелых и перестойных насаждений. В травяноболотном ТУМ древостои коренных хвойных пород представлены почти равными площадями, а среди лиственных пород доминируют береза и ольха. В долгомошном ТУМ при наличии двух коренных пород доминирующей является сосна, а лиственные древостои представлены только березняками. Расчеты NPP с использованием предоставленной базы данных проводились для сосняков и ельников всех типов ТУМ.

Методика расчетов NPP

Простейшее уравнение динамики производства фитомассы древостоя запишем следующим образом:

$$M(T + \Delta T) = M(T) + NPP(\Delta T) - R(\Delta T), \quad (1)$$

где $M(T)$ и $M(T + \Delta T)$ – фитомассы древостоев в возрасте T и $T + \Delta T$; $NPP(\Delta T)$ и $R(\Delta T)$ – соответственно, NPP и отпад фитомассы в ценозе за период времени ΔT .

Из (1) получим величину $NPP(\Delta T)$:

$$NPP(\Delta T) = M(T + \Delta T) - M(T) + R(\Delta T). \quad (2)$$

Так как характерная продолжительность жизни составляет годы у фитомассы ML листьев или хвои, десятки и сотни лет – у фитомассы MS ствола с корой, MR корней и MB ветвей, для оценки $NPP(T, T + \Delta T)$ насаждения в возрастном интервале от T до $T + \Delta T$ можно использовать следующее выражение:

$$NPP(T, T + \Delta T) = MQ(T + \Delta T) - MQ(T) + \frac{\Delta T}{2\theta} [ML(T) + ML(T + \Delta T)], \quad (3)$$

где ΔT – возрастной интервал между двумя смежными учетами динамики фитомассы; $MQ(T) = MS(T) + MB(T) + MR(T)$; θ – характерное время жизни листьев или хвои.

В (3) принимается во внимание изменение фитомассы ствола, корней и ветвей и опад фотосин-

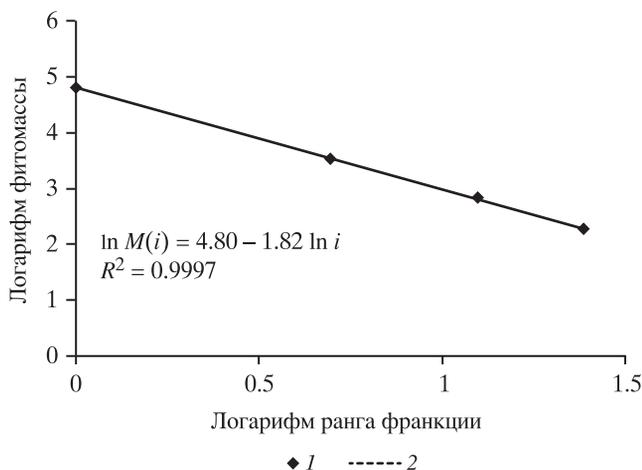


Рис. 1. Типичный вид рангового распределения фитомассы насаждения по фракциям в ельнике-черничнике возрастом 220 лет: 1 – фитомассы фракций по натурным данным; 2 – расчет по уравнению (7).

тетического аппарата за период ΔT между двумя смежными учетами фитомассы насаждения. При этом ежегодный опад оценивается как среднее фитомасс листьев (хвои) в возрастах T и $T + \Delta T$ с учетом характерного времени θ жизни листьев (хвои) изучаемой древесной породы. Для деревьев листопадных пород и лиственницы $\theta = 1$; для других хвойные пород – от 4 до 8 лет [5]. Так как опад коры, корней и ветвей в (3) не учитывается, эти выражения дают оценку NPP снизу.

Можно также записать среднюю величину $NPP(T, \Delta T)$ в пределах возрастного интервала от T до $T + \Delta T$:

$$NPP(T, \Delta T) = \frac{NPP(T, T + \Delta T)}{\Delta T}. \quad (4)$$

Если известны фитомассы только надземных фракций деревьев или же только запас древесины, то расчеты по (3) и (4) невозможны. Для восстановления недостающих данных в настоящей работе используется теоретическая модель распределения ресурса по фракциям дерева, предложенная ранее [3, 10, 11]. В этой модели дерево (или древостой) рассматривается как система, состоящая из n компонентов – фракций, между которыми распределяется поступающий энергетический ресурс E . Для такой системы выполняются следующие условия:

$$\sum_{i=1}^n M(i) = M; \quad p(i) = M(i)/M; \quad (5)$$

$$\sum_{i=1}^n p(i) = 1; \quad \sum_{i=1}^n E(i) \cdot x(i) = E,$$

где i – ранг фракции фитомассы; $M(i)$ – фитомасса i -й фракции; M – фитомасса дерева (насаждения); $p(i)$ – относительная масса i -й фракции; n – число фракций дерева (насаждения).

Величину $E(i)$ в (5) можно трактовать как “цену” синтеза единицы фитомассы для i -го компонента системы. Будем предполагать, что дерево или насаждение распределяют получаемые энергетические ресурсы так, чтобы полезность такого распределения для их успешного функционирования была максимальной при имеющихся ограничениях на ресурсы. При этих условиях оптимальное распределение фитомассы между фракциями дерева в возрасте T описывается уравнением Ципфа – Парето [3, 10]:

$$M(i, T) = M(1, T) \cdot i^{-b(T)}, \quad (6)$$

где i – ранг фракции дерева в возрасте T (то есть его номер в ряде, начинающемся с фракции ранга 1, сосредоточившей наибольший объем ресурса); $M(i, T)$ – объем ресурса у i -й фракции; $b(T)$ – параметр, характеризующий соотношение распределяемого ресурса деревьев в возрасте T .

Если провести логарифмирование (6), получим линеаризованное уравнение

$$\ln M(i, T) = \ln M(1, T) - b(T) \ln i. \quad (7)$$

При $b(T) \rightarrow 0$ фитомасса равномерно распределяется по фракциям, при $b(T) \rightarrow \infty$ подавляющая доля фитомассы сосредоточена в первой по рангу фракции.

На рис. 1 приведен типичный вид рангового распределения фитомасс древесных фракций. Как видно, с очень высокой точностью оно описывается в двойных логарифмических координатах уравнением (7). Если известны величины фитомасс всех фракций насаждения, параметры (7) можно оценить, рассматривая его как регрессионное уравнение, в котором логарифмы рангов фитомасс фракций выступают как независимые переменные, а логарифмы фитомасс фракций – как зависимые переменные. Для оценки степени согласия натуральных данных с уравнением (7) использовалась величина коэффициента детерминации R^2 . При числе степеней свободы (в расчетах использовались четыре переменных), равном 4, регрессионное уравнение (7) достоверно (на уровне значимости $p = 0.95$) описывает ранговое распределение фитомассы по фракциям, если $R^2 \geq 0.98$ [7].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

**Оценка NPP с использованием фитомасс
всех древесных фракций в насаждении**

Используя данные о фитомассах всех фракций насаждений (ствол с корой, корни, ветви, листья (хвоя) в соответствии с уравнением (4) вычислялись значения $NPP(T, T + \Delta T)$. На рис. 2 приведена типичная кривая возрастной динамики NPP. Как видно из рис. 2, на начальных этапах роста насаждения величина NPP растет, в определенном возрасте достигает максимума, а затем уменьшается до некоторого асимптотического значения, характерного для климаксовых ценозов. Кривую $NPP(T)$ можно охарактеризовать с помощью четырех параметров: максимального NPP_{max} и асимптотического NPP_{∞} значений чистой первичной продуктивности, возрастов T_{max} и T_{∞} достижения максимального и асимптотического значений NPP (рис. 2).

В табл. 1 приведены характеристики возрастных кривых NPP для еловых и сосновых насаждений в разных ТУМ. Анализ данных, приведенных в табл. 2, показывает, что между величинами NPP_{max} и NPP_{∞} для сосновых и еловых насаждений имеет место значимая на уровне $p = 0,95$ положительная линейная связь (коэффициент корреляции $r = 0,66$), и чем больше значение NPP_{max} , тем больше и NPP_{∞} . Из сравнения максимальной NPP еловых и сосновых насаждений в одних и тех же ТУМ следует, что во всех ТУМ максимальная NPP_{max} и асимптотическая NPP_{∞} у еловых насаж-

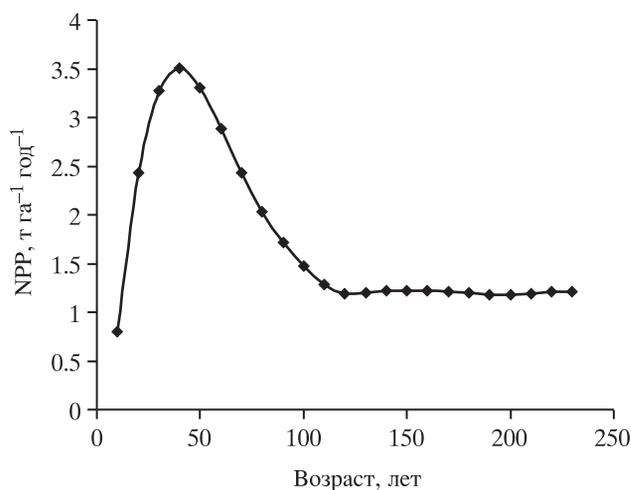


Рис. 2. Возрастная динамика чистой первичной продукции в ельнике-черничнике.

дений выше, чем у сосновых. Значимых же различий между возрастными достижениями этих значений чистой первичной продуктивности не отмечено.

По величине NPP_{max} можно выделить три группы лесов: высокопродуктивную группу типов леса ($NPP_{max} > 3$); группу типов леса с пониженной продуктивностью ($2 < NPP_{max} < 3$), и, наконец, группу низкопродуктивных типов леса ($NPP_{max} < 2$). Классификация ТУМ по продуктивности еловых и сосновых насаждений в них приведена в табл. 2. Как видно из табл. 2, классификации ТУМ по продуктивности практически совпадают для еловых и сосновых насаждений.

Таблица 1. Возрастная динамика NPP еловых и сосновых насаждений в разных типах леса

Порода	Параметры	ТУМ						
		1	2	3	4	5	6	7
Ель	NPP_{max}	1.85	1.85	2.43	2.64	3.51	3.74	5.05
	T_{max}	30	40	50	30	40	30	40
	NPP_{∞}	0.38	0.69	1.06	0.87	1.18	0.82	1.35
	T_{∞}	140	150	130	110	120	130	100
Сосна	NPP_{max}	1.85	1.12	2.43	1.44	3.29	3.31	4.04
	T_{max}	30	40	50	40	30	20	20
	NPP_{∞}	0.38	0.31	1.01	0.46	0.61	0.56	0.66
	T_{∞}	140	150	130	140	110	140	100

Примечание: ТУМ: 1 – лишайник; 2 – сфагновый; 3 – долгомошный; 4 – травоболотный; 5 – черничник; 6 – брусничник; 7 – кисличник; NPP_{max} и NPP_{∞} – максимальное и асимптотическое значения чистой первичной продуктивности, T_{max} и T_{∞} – возрасты достижения максимального и асимптотического значений NPP.

Таблица 2. Классификация ТУМ по продуктивности еловых и сосновых насаждений

Господствующая порода	Группа насаждений по продуктивности		
	высокопродуктивные	пониженно продуктивные	низкопродуктивные
Ель	Черничники, брусничники, кисличники	Долгомошники, травоболотные	Лишайники, сфагновые
Сосна	Черничники, брусничники, кисличники	Долгомошники	Травоболотные, лишайники, сфагновые

Таблица 3. Результаты расчета параметров уравнения (6) для всех возможных значений рангов фитомассы корней насаждения.

Параметры уравнения (6)	Возможный ранг фракции корней			
	1	2	3	4
M_f , т га ⁻¹	585.8	58.2	46.64	53.36
b	3.52	1.71	1.723	2.22
R^2	0.96	0.99	0.91	0.98
Расчетное значение MR , т га ⁻¹	585.80	17.80	7.03	2.44

Оценки с использованием данных о фитомассе надземных фракций деревьев в насаждении

В этом случае для того, чтобы производить расчеты по формулам (3) и (4), необходимо знать фитомассу MR корней. Если известны значения фитомасс надземных фракций и предполагается, что распределение фитомассы по фракциям описывается уравнением (6) или (7), можно вычислить параметры (6) для данных по надземным фракциям при всех возможных рангах фракции корней (табл. 3).

Для примера рассмотрим расчеты с использованием данных о фитомассах (т га⁻¹) фракций ельника сфагнового в возрасте 100 лет ($MS = 57,75$; $MR = 15,89$; $MB = 9,22$; $ML = 5,30$). Будем полагать, что нам известны только данные о фитомассах надземных фракций и вычислим параметры уравнения (6) при всех возможных значениях ранга фитомассы корней (табл. 3). Максимальное согласие данных с уравнением (6) имеет место, если предполагать, что ранг корней равен 2. В этом случае $MR = 17,8$ т га⁻¹, и это примерно на 12% больше величины, полученной при натурных измерениях.

Таким образом, при наличии данных о фитомассах надземных фракций, оценивается фитомасса корней и далее производятся вычисления NPP в соответствии с уравнениями (3) и (4).

Оценка с использованием данных по запасу V древесины в насаждении

Если известны только величины запаса стволовой древесины в насаждении, в этом случае можно предложить метод расчета NPP с использованием уравнения (6) при условии, что известна функция $b(T)$.

Анализ ранговых распределений фитомасс различных фракций еловых и сосновых насаждений различных возрастов позволил описать возрастную динамику коэффициента $b(T)$ уравнения (6) (рис. 3).

Не выявлено значимых отличий параметров (8) для разных пород и разных типов леса, поэтому для описания возрастной динамики $b(T)$ для всех пород в различных ТУМ использовано уравнение Михаэлиса – Ментен, в котором в качестве независимой переменной использована величина квадрата возраста насаждения:

$$b(T) = b_m \frac{T^2}{B^2 + T^2}, \quad (8)$$

где b_m – максимальное значение $b(T)$; B – возраст насаждения, в котором $b(B) = b_m/2$.

Для данных, приведенных на рис. 3, расчет с использованием опции “поиск решения” Excel 2003 дает следующие значения параметров уравнения (8): $b_{max} = 2,07$; $B = 22,6$. Значения пара-

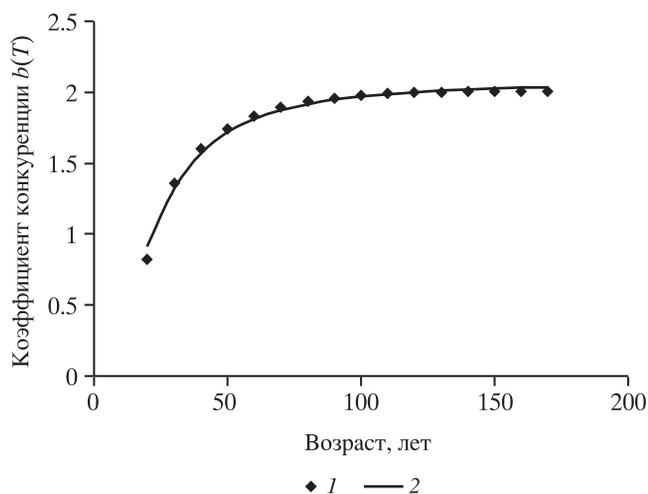


Рис. 3. Возрастная динамика коэффициента конкуренции $b(T)$ уравнения (6) распределения фитомассы в насаждении по фракциям: 1 – натурные данные в ельнике-брусничнике; 2 – модель (8).

метров уравнения (8) для еловых и сосновых насаждений в разных типах леса приведены в табл. 4.

Исходя из (8), можно вычислить значения функции $b(T)$ для различных значений T . Тогда расчет NPP для интервала возраста T и $T+\Delta T$ выполняется в следующей последовательности:

- по величинам запасов древесины $V(T)$ и $V(T+\Delta T)$ вычисляются фитомассы $MS(T)$ и $MS(T+\Delta T)$ стволовой древесины насаждения в возрасте T и $T+\Delta T$. Для расчетов используется формула $MS(T) = \rho V(T)$, где ρ – плотность древесины. Для древесных пород в бореальных лесах величина плотности древесины изменяется от 400 кг м^{-3} до 690 кг м^{-3} для пихты и лиственницы соответственно [6, 32];

- по уравнению (8) вычисляются значения функций $b(T)$ и $b(T+\Delta T)$;

- по уравнению (6) вычисляются фитомассы корней, ветвей и листьев (хвои) в возрасте T и $T+\Delta T$;

- используя уравнения (3) и (4), вычисляется возрастная динамика NPP .

На рис. 4 приведены кривые $NPP(T)$ для одного и того же насаждения (ельник сфагновый), полученные, соответственно, при использовании данных: о фитомассах всех фракций деревьев, только о запасе древесины, о фитомассах только надземных фракций.

Как видно из рис. 4, расчеты NPP по данным о фитомассах всех фракций и фитомассам только надземных фракций с использованием для расчета фитомассы корней уравнения (6) дают практически один и те же результаты для всех возрастов. Оценки NPP с использованием данных по запасу древесины дают в возрасте до 100 лет значения, превосходящие значения NPP , вычисленные по другим методам. А в возрастах свыше 150 лет все оценки NPP достаточно близки друг к другу. Таким образом, расчеты NPP по данным только о запасе древесины дают достаточно надежные значения NPP .

Почему же кривые возрастной динамики NPP имеют вид, подобный виду, показанному на рис. 2? Для объяснения этого рассмотрим модель роста фитомассы насаждения, где процессы роста рассматриваются как аналог работы производственной системы. В экономике эта модель известна как модель Р. Солоу [8, 9, 30]. Будем предполагать, что производство энергии фотосинтетическим аппаратом дерева зависит как от общей фитомассы дерева M , так и от фитомассы L фотосинтетического аппарата (массы листьев или хвои дерева) и введем уравнение для описания производства деревом энергии Y :

$$Y = F(M, L, A) = AF(M, L), \quad (9)$$

Таблица 4. Расчетные значения параметров функции $b(T)$ для ели и сосны в древостоях Вологодской области

Порода	Параметры	ТУМ						
		1	2	3	4	5	6	7
Ель	b_m	2.4	1.8	1.7	1.8	1.8	2.1	1.9
	B	28	29	16	13	25	23	12
Сосна	b_m	2.4	2.1	1.7	2.1	2.3	2.4	2.4
	B	28	35	16	30	17	20	13

Примечание: b_m – максимальное значение функции $b(T)$; B – возраст насаждения, в котором $b(T) = b_m/2$.

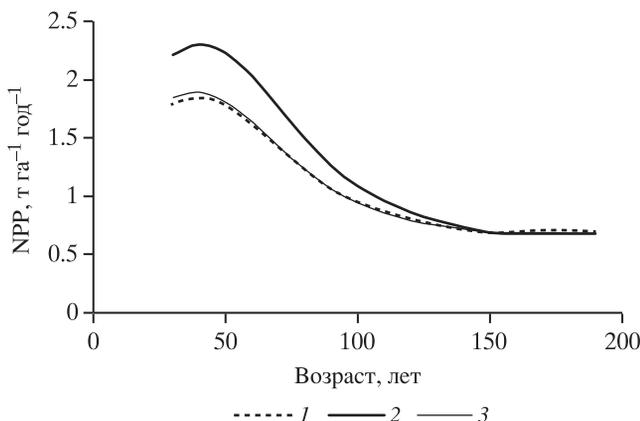


Рис. 4. Расчет NPP по всем фитомассам фракций (1), запасу древесины (2), фитомассам только надземных фракций (3).

где $F(M, L, A) = AF(M, L)$ – производственная функция, A – переменная, характеризующая эффективность производства энергии (далее будем полагать, что $A = \text{const}$).

В стандартной физиологической терминологии величину Y можно рассматривать как общую первичную продукцию GPP.

Производственную функцию в уравнении (9) экологической версии модели Солоу выберем (точно так же, как и в экономическом оригинале) в форме функции Кобба – Дугласа [9]:

$$Y(T) = AM(T)^\alpha L(T)^{1-\alpha}, \quad (10)$$

где $0 < \alpha < 1$.

Произведенная фотосинтетическим аппаратом дерева энергия расходуется на поддержание текущих физиологических процессов дерева $C(T)$ и на производство $I(T)$ новой фитомассы:

$$Y(T) = C(T) + I(T). \quad (11)$$

Будем предполагать, что на производство новой фитомассы расходуется часть произведенной деревом энергии:

$$I(T) = sY(T), \quad (12)$$

где $0 \leq s < 1$ – некоторая константа.

В течение вегетационного сезона часть фитомассы δM отпадает. В частности, происходит полный (для деревьев листопадных пород) или частичный (для деревьев хвойных пород) опад листового аппарата, опад части ветвей, корней и коры дерева. В связи с этим энергия, идущая на рост новой фитомассы, будет тратиться на компенсацию опада и на производство новой фитомассы:

$$I(T) = \frac{dM}{dT} + \delta M(T). \quad (13)$$

Величина $I(T)$ характеризует всю произведенную в возрасте T фитомассу, и ее можно рассматривать как $NPP(T)$ дерева. Учитывая (9) и (12), из (13) получим:

$$\frac{dM}{dT} + \delta M(T) = sF(M(T), L(T)). \quad (14)$$

Будем предполагать, что фитомасса листового аппарата нарастает с некоторой интенсивностью μ :

$$L(T) = L_0 \exp(\mu T). \quad (15)$$

Обозначим через $k(T) = \frac{M(T)}{L(T)}$ отношение всей

фитомассы дерева к фитомассе листового аппарата в возрасте T , то есть величину, обратную доле листьев (хвои) в общей фитомассе насаждения. Если фитомассы всех фракций дерева или насаждения известны, вычисление $k(T)$ не составляет труда.

Переход от переменных M и L к одной новой переменной k позволяет упростить уравнение роста (14). С учетом (15) из (14) после несложных алгебраических преобразований получим:

$$\frac{dk(T)}{dT} = sk(T)^\alpha - (\mu + \delta)k(T). \quad (16)$$

Стационарное значение $k(T) = k^*$ характеризуется условием $\frac{dk(T)}{dT} = 0$. Тогда из (16) получим:

$$k^* = \sqrt[\alpha-1]{\frac{\mu + \delta}{s}}. \quad (17)$$

На рис. 5 отражена возрастная динамика величины $k(T) = \frac{M(T)}{L(T)}$ для тех же наборов данных, с помощью которых выше вычислялись величины NPP.

Из (16) можно получить уравнение, описывающее динамику NPP:

$$NPP(T) = I(T) = sk(T)^\alpha = \frac{dk(T)}{dT} + (\mu + \delta)k(T) \quad (18)$$

Как следует из (18), величина NPP пропорциональна как величине $\frac{M}{L} = k$, так и скорости её изменения. При $k = k^*$ значение $\frac{dk}{dt} = 0$, и величина NPP_∞ пропорциональна k :

$$NPP_\infty = (\mu + \delta)k^*. \quad (19)$$

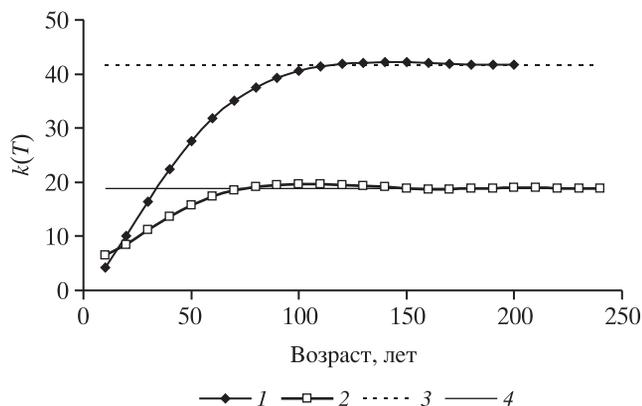


Рис. 5. Возрастная динамика переменной $k(T)$ в модели "экоСолоу": 1 – сосняк-брусничник; 2 – ельник-черничник; 3 – k^* для сосны; 4 – k^* для ели.

Для спелых насаждений, если известны значения фитомассы всего насаждения, фитомассы листового аппарата и вычислена NPP, из (19) можно найти коэффициент $(\mu + \delta)$ и далее оценить трудно оцениваемую в натурных измерениях интенсивность δ отпада фитомассы в спелом насаждении.

Таким образом, процессы роста фитомассы описываются с помощью экономической модели Солоу и характеризуются тремя свободными параметрами: отношением $s = \frac{NPP}{GPP} = \text{const}$, интенсивностью μ роста фитомассы листового аппарата и интенсивностью δ сезонного отпада фитомассы дерева. Представляется, что продемонстрированное выше при выводе экологической версии модели Солоу сходство между ростом растений и экономическим ростом не случайно, а отражает системную общность этих процессов, направленных как в экономических, так и в экологических системах на максимизацию полезности функционирования системы при заданных ограничениях на имеющиеся ресурсы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Первичная продуктивность является одним из ключевых параметров, характеризующих процессы, происходящие в лесных насаждениях. Знание величины первичной продуктивности дает возможность прогнозировать динамику роста насаждений, давать долгосрочные оценки запаса древесины в насаждении в зависимости от лесорастительных условий. Однако технические сложности, связанные с прямыми измерениями фитомасс фракций деревьев (особенно фракции

корней) или с оценками конверсионных коэффициентов, затрудняют расчеты первичной продуктивности или снижают точность таких расчетов.

Предлагаемые в настоящей работе подходы позволяют уменьшить объем первичных данных, необходимых для расчетов первичной продуктивности, и увеличить точность расчетов. Заметим, что за регрессионным подходом к оценкам первичной продуктивности не стоит каких-либо серьезных теоретических представлений о процессах роста древесных растений, тогда как использованные в настоящей работе модели Циффа – Парето и Солоу основаны на представлениях об оптимальности функционирования систем, описываемых этими моделями.

* * *

Авторы посвящают эту работу памяти Георгия Николаевича Коровина.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Елизаров Ф.А. Точность учета общих запасов насаждений при разных разрядах лесоустройства и аэротаксации // Сб. статей по обмену производственно-техническим опытом по лесному хозяйству и лесоустройству. Л.: НТО по лесной промышленности и лесному хозяйству, 1963. Вып. 7. С. 35–42.
2. Замолодчиков Д.Г., Уткин А.И. Система конверсионных отношений для расчета чистой первичной продукции лесных экосистем по запасам насаждений // Лесоведение. 2000. № 6. С. 54–63.
3. Исаев А.С., Овчинникова Т. М., Суховольский В.Г. Распределение фитомассы деревьев и насаждений по фракциям: модель конкуренции // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. СПб.: Гидрометеоздат. 2007. Т. 21. С. 232–250.
4. Исаев А.С., Коровин Г.Н., Уткин А.И., Пращников А.А., Замолодчиков Д.Г. Оценка запасов и годичного депонирования углерода в фитомассе лесных экосистем России // Лесоведение. 1993. № 5. С. 3–10.
5. Крамер П., Козловский Т. Физиология древесных растений. М.: Лесн. Пром-сть, 1983. 464 с.
6. Лесная энциклопедия: В 2-х томах, т. 2 / Отв. ред. Г.И. Воробьев. М.: Сов. энциклопедия, 1986. Т. 2. 631 с.
7. Поллард Дж. Справочник по вычислительным методам статистики. М.: Финансы и статистика, 1982. 344 с.
8. Самуэльсон П., Нордхаус В. Макроэкономика. М.: Вильямс, 2009. 542 с.
9. Селищев А.С. Макроэкономика. СПб.: Питер, 2002. 448 с.

10. Суховольский В.Г. Свободная конкуренция фракций дерева за ресурсы и аллометрические соотношения // Журн. общ. биол., 1997. № 5. С. 80–88.
11. Суховольский В.Г. Экономика живого. Новосибирск: Наука, 2004. 140 с.
12. Углерод в экосистемах лесов и болот / Под ред. В.А. Алексеева и Р.А. Бердси. Красноярск. 1994. 204 с.
13. Усольцев В.А. Фитомасса лесов Северной Евразии: база данных и география. Екатеринбург: УрО РАН. 2001. 707 с.
14. Усольцев В.А. Фитомасса и первичная продукция лесов Евразии. Екатеринбург: УрО РАН, 2010. 570 с.
15. Швиденко А.З., Нильсон С., Столбовой В.С. Опыт агрегированной оценки основных показателей биопродукционного процесса и углеродного бюджета наземных экосистем России // Экология. 2001. № 2. С. 83–90.
16. Chapin F.S.III, Eviner V.T. Biogeochemistry in Terrestrial Net Primary Production // Treatise on Geochemistry. 2003. V. 8. P. 215 – 247.
17. Chen W., Zhang Q., Cihla J., Bauhus J., Price D.T. Estimating fine-root biomass and production of boreal and cool temperate forests using aboveground measurements: A new approach // Plant & Soil. 2004. V. 265. P. 31–46.
18. Clark D.A., Brown S., Kicklighter D.W., Chambers J.Q., Thomlinson J.R., Ni J. Measuring net primary production in forests: concepts and field methods // Ecol. Appl. 2001. V. 11. P. 356–370.
19. Comins H.N., McMurtrie R.E., Long-term response of nutrient-limited forests to CO enrichment, equilibrium behavior of plant-soil models // Ecol. Appl. 1993. V. 3. P. 666–681.
20. Hunt Jr., E.R., Piper S.C., Nemani R., Keeling C.D., Otto R.D., Running S.W. Global net carbon exchange and intra-annual atmospheric CO concentrations predicted by an ecosystem process model and three-dimensional atmospheric transport model // Global Biogeochemical Cycles. 1996. V. 10, P. 431–456.
21. Kloeppel B.D., Harmon M.E., Fahey T.J. Estimating aboveground net primary productivity in forest-dominated ecosystems // Principles and Standards for Measuring Primary Production. N.Y.: Oxford University Press, 2007. P. 63–81.
22. Kolchugina T.P., Vinson T.S. Equilibrium analysis of carbon pools and fluxes of forest biomes in the former Soviet Union // Canad. Journ. For. Res. 1993. V. 23, P. 81–88.
23. Martin M.E., Aber J.D. Estimating forest canopy characteristics as inputs for models of forest carbon exchange by high spectral resolution remote sensing // The use of remote sensing in the modelling of forest productivity. Dordrecht: Kluwer, 1996. P. 61–72.
24. Nilson T., Ross J. Modelling radiative transfer through forest canopies: implications for canopy photosynthesis and remote sensing // The Use of Remote Sensing in the Modelling of Forest Productivity. Dordrecht: Kluwer, 1997. P. 23–60.
25. Ollinger S.V., Aber J.D., Reich P.B. Simulating ozone effects on forest productivity: interactions among leaf-, canopy-, and stand-level processes // Ecol. Appl. 1997. V. 7. P. 1237–1251.
26. Prince S.D., Goward S.M. Global primary production: a remote sensing approach // Journal of Biogeography. 1995. V. 22. P. 815–835.
27. Running S.W., Coughlan J.C. A general model of forest ecosystem processes for regional applications. I. Hydrologic balance, canopy gas exchange and primary production processes // Ecol. Model. 1988. V. 42. P. 125–154.
28. Sala O.E., Biondini M.E., Lauenroth W.K. Bias in estimates of primary production: an analytical solution // Ecol. Model. 1988. V. 44. P. 43–55.
29. Shvidenko A., Schepschenko D., Nilsson S., Bouloui Y. Semi-empirical models for assessing biological productivity of Northern Eurasian forests // Ecol. Model. 2007. V. 204. N 1–2. P. 163–179.
30. Solow R. The last 50 years in growth theory and the next 10 // Oxford Review of Economic Policy. 2007. V. 23. N 1. P. 3–14. doi:10.1093/oxrep/grm004.
31. Waring R.H., Landsberg J.J., Williams, M. Net primary production of forests: a constant fraction of gross primary production? // Tree Physiology. 1998. V. 18. P. 129–134.
32. <http://www.sci.aha.ru>.

Estimation of the Net Primary Production of Forest Stands with the Model of Phytomass Distribution between Tree Components

V. G. Soukhovolsky, Ju. D. Ivanova

Methods of the Net Primary Production (NPP) estimation of forest stands are studied for the range of species and environmental conditions. Methods of NPP estimation using phytomass of tree components and timber volume in stands are proposed. It is shown that Zipf-Pareto equation of relationship between phytomasses of various tree components could be used for the estimation of NPP. The model analogous to the R. Solow's macroeconomic model is proposed for the estimation of a forest stand's phytomass growth.

Forest stands, phytomass, growth, productivity, modeling.