

УДК: 519.237 574.4

Функциональные группы видов и микрогруппировки лесного напочвенного покрова для моделирования его динамики

Ханина Л.Г.^{*1}, Бобровский М.В.^{**2}, Смирнов В.Э.^{***1},
Грозовская И.С.², Романов М.С.¹, Лукина Н.В.³, Исаева Л.Г.⁴

¹Институт математических проблем биологии, Российская академия наук, Пущино, Московская область, 142290, Россия

²Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения, Российская академия наук, Пущино, Московская область, 142290, Россия

³Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов, Российская академия наук, Москва, 117997, Россия

⁴Институт проблем промышленной экологии Севера Кольского НЦ, Российская академия наук, Апатиты, 184209, Россия

Аннотация. Разработана система функциональных групп видов растений, предназначенная для моделирования динамики лесного напочвенного покрова. На основе количественного анализа сведений из литературных источников и авторских данных, дана характеристика биомассы различных типов микрогруппировок, выделяемых в лесном напочвенном покрове по доминирующей функциональной группе видов. Путем обработки информации, объединенной в оригинальные базы данных «Биомасса» и «Элементы», показано, что варьирование значений надземной и подземной биомассы сосудистых растений внутри типа микрогруппировки минимальны по сравнению с варьированием этих значений внутри функциональных групп видов и групп типов леса; при этом разные типы микрогруппировок достаточно хорошо различаются между собой по значениям биомассы сосудистых и мохообразных растений, а разные функциональные группы видов также хорошо различаются по содержанию химических элементов в растениях, образующих группы. Предложена оригинальная концептуальная модель динамики лесного напочвенного покрова, совместимая с системой моделей круговорота EFIMOD; пространственной единицей модели напочвенного покрова является микрогруппировка, тип которой определяется доминированием видов одной или нескольких функциональных групп.

Ключевые слова: модели круговорота, базы данных, статистический анализ, система «лес-почва», индивидуально-ориентированные модели, динамика напочвенного покрова, функциональные группы, биомасса растений, содержание химических элементов в растениях.

ВВЕДЕНИЕ

Математическое моделирование лесных экосистем является эффективным методом современных исследований в лесной экологии, служит удобным и необходимым

* Ikhana@rambler.ru

** Ikhana@rambler.ru

*** vesmirnov@gmail.com

инструментом для обоснования прогнозных оценок изменения экологических и лесохозяйственных функций лесных экосистем при принятии решений в рамках реализации концепции устойчивого лесопользования в меняющихся природных и экономических условиях [1–5]. В последние годы в области экологического моделирования стала насущной задача учета роли напочвенного покрова в общей структуре и функционировании лесных экосистем [1, 6–8]. Напочвенный покров, под которым будем понимать травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый ярусы лесного растительного сообщества, определяет реализацию множества экосистемных функций биоты [9–11], является индикатором лесорастительных условий, регулятором микроклиматических и микробиологических процессов [12], важным компонентом круговорота органического вещества в лесной экосистеме [9–15]. Обладая высокой зольностью, некоторые растения напочвенного покрова способствуют повышению активности биологического круговорота веществ [9, 10, 13]. Особенно важен учет напочвенного покрова в современных задачах моделирования последствий глобальных процессов изменения климата, увеличения атмосферных азотных выпадений, изучения вопросов сохранения биоразнообразия, проблем устойчивости наземных экосистем к катастрофическим природным и антропогенным нарушениям [7, 16–19].

В отличие от огромного разнообразия моделей динамики древостоя и роста отдельных деревьев, число моделей лесного напочвенного покрова весьма невелико. Если оставить в стороне теоретические и глобальные модели [см. обзор 20], то среди локальных моделей динамики растительности можно выделить (1) модели напочвенного покрова, развиваемые в рамках индивидуально-ориентированных моделей продуктивности леса, – модели SIMA [21, 22] и FinnFor [23], (2) ландшафтные модели напочвенного покрова, основанные на анализе абиотических условий, подходящих для произрастания того или иного набора видов [24], а также дополнительно учитывающие популяционные взаимодействия между видами или группами видов и специфику распространения диаспор – модель FATE-HD [25] и (3) модели класса «почва–растительность», в которых видовой состав напочвенного покрова рассматривается как функция почвенных параметров [7]. Модели последнего класса являются наиболее востребованным в настоящее время, т.к. они развиваются в рамках научного обеспечения Конвенции о трансграничном загрязнении воздуха на большие расстояния [26]. Сюда относятся динамические почвенные модели, связанные с эмпирическими статистическими моделями растительности, – это, так называемые, цепочки моделей SMART2(-SUMO)-MOVE/NTM [27–30] и MAGIC(-SUMO)-GBMOVE [31, 32], в которых состав напочвенного покрова рассчитывается на основе статистической обработки больших массивов геоботанических данных и ограничений, задаваемых экологическими параметрами среды, рассчитываемых, в частности, по экспертным таблицам экологических свойств видов [33]. К третьему классу моделей также относится экосистемная динамическая модель ForSAFE-VEG [34, 35], интегрирующая биогеохимические циклы (обменные процессы в системе почва–растительность), гидрологические параметры почвы, экофизиологическую модель роста древостоя и модель динамики напочвенного покрова, построенную на представлениях о видовых экологических (абиотических) нишах [35]. На каждом шаге моделирования модуль Veg для вида или группы видов напочвенного покрова оценивает качество условий конкретного микросайта (концентраций азота и кальция в почвенном растворе, кислотности, влажности почв, температуры, освещенности), рассчитываемых в модели ForSAFE, с точки зрения «благоприятности» произрастания этих видов [36]. При «благоприятном» варианте вид включается в список видов местообитания с последующей оценкой межвидовой конкуренции за свет и корневую конкуренцию за влагу и элементы минерального питания. Для видов задается высота растений, которая используется для расчета световой конкуренции, но отсутствуют показатели биомассы и химического состава видов напочвенного покрова. Биомасса и

пулы элементов питания (N, Mg, Ca, K) в лесной экосистеме рассчитывается для древесных видов и почвы с поправками на виды напочвенного покрова. Такая модель может достаточно хорошо описывать экосистемную динамику антропогенно модифицированных лесных экосистем, но, вероятно, плохо применима для спонтанно развивающихся экосистем вследствие существенной роли напочвенного покрова в общей экосистемной динамике [9, 10]. Именно спонтанно развивающиеся лесные экосистемы наиболее характерны для территории России и, вероятно, именно они вносят существенный вклад в общий баланс углерода наземных экосистем и в поддержание лесного биоразнообразия [9, 16]. В этой связи была определена цель нашего исследования – для балансовых моделей лесных экосистем разработать блок динамики напочвенного покрова, в котором бы учитывалась как биомасса (здесь и далее понимаемая как фитомасса живого органического вещества растений), так и химический состав видов растений травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов.

В качестве возможной модели круговорота предполагалось использовать систему моделей EFIMOD [37–40] – гибридной модели системы «лес–почва», успешно используемой во многих приложениях. В качестве основы разработки нами была взята имитационная модель динамики напочвенного покрова бореальных лесов, разработанная О.Г. Чертовым и А.В. Михайловым [41], в которой напочвенный покров был представлен набором из нескольких функциональных групп растений бореальных лесов, выделенных по основным доминирующим видам. Каждая группа видов характеризовалась начальной биомассой, удельным приростом, долей биомассы, поступающей в опад, удельным потреблением азота, коэффициентом зависимости прироста от освещенности и от влажности почвы. Была сделана попытка параметризации 6 групп видов напочвенного покрова средней тайги: группы черники, брусники, лесных злаков, таежного мелкотравья, зеленых мхов и сфагновых мхов. Однако прямой учет предложенных функциональных групп оказался затруднительным на момент разработки модели в связи с высокой требовательностью предложенного подхода к детализации условий на уровне микросайтов, с одной стороны [1], и отсутствии доступных массивов информации о видах растений, с другой стороны [42].

Таким образом, развитие предложенного подхода требовало, прежде всего, разработки баз данных по биомассе и химическому составу видов растений напочвенного покрова, которые бы дополняли уже существующие в коллективе базы данных по экологическим свойствам видов [43–45] (задача 1). Идея моделирования динамики групп видов, а не отдельных видов, была также нами поддержана вследствие большого числа видов растений напочвенного покрова (около 1000 видов сосудистых растений, 300 видов мохообразных в бореальных лесах) [20]. Соответственно, следующей задачей была разработка системы функциональных групп видов, предназначенная для моделирования динамики напочвенного покрова и основанная на анализе информации по свойствам видов растений, формализованных в базах данных (задача 2). Предполагалось выделение групп видов, сходных по биомассе и химическому составу, потребностям в элементах минерального питания, воде и свете. Отметим, что компоновка видов в группы, может осуществляться как без учета, так и с учетом пространственного признака. В последнем случае группу образуют виды, произрастающие совместно и представляющие собой элементарные единицы напочвенного, растительного или биогеоценотического покрова в целом, т.е. микрогруппировки видов, которые могут быть выделены по разным принципам [46–48]. Задачей 3 была разработка концептуальной модели динамики лесного напочвенного покрова, совместимой с системой моделей EFIMOD.

1. БАЗЫ ДАННЫХ «БИОМАССА» И «ЭЛЕМЕНТЫ» ПО ВИДАМ И ГРУППАМ ВИДОВ РАСТЕНИЙ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА

База данных (БД) «Биомасса» по биомассе и продуктивности видов и групп видов сосудистых растений, мохообразных и лишайников (рис. 1) включает, в основном, информацию по бореальным и гемибореальным лесам Европейской России [42]. В БД вошли сведения из 80 научных публикаций (с 1962 по 2013 гг.), а также авторские данные полевых исследований И.С. Грозовской 2011–2013 гг., которые проводились в старовозрастных еловых лесах северо-востока Костромской области [49, 50]. На настоящий момент в базе содержится 8775 записей, из них более 7000 валидных записей по наземной и подземной биомассе напочвенного покрова. Содержится информация по 196 видам сосудистых растений, 32 видам мохообразных и 4 видам лишайников, а также по группам видов растений (напочвенный покров в целом, травы, кустарнички, мхи, мхи зеленые и т.п.). Данные по биомассе собраны в 107 точках полевых исследований, в 202 типах леса (по классификациям авторов исследований). Данные из литературных источников отличались высокой степенью гетерогенности, являющейся следствием большого разнообразия в постановке задач и используемых методах, в связи с чем в БД была оставлена как авторская редакция информации, так и была проведена унификация содержания всех таблиц [42]. Дальнейшая обработка информации проводилась по унифицированным данным.

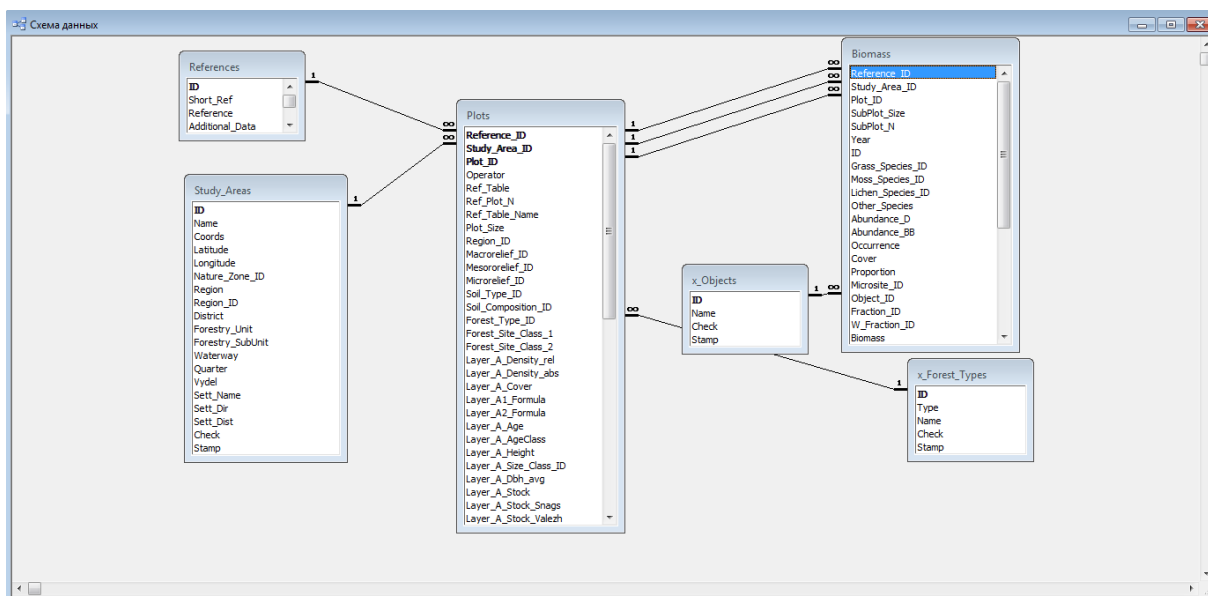


Рис. 1. Схема данных базы данных «Биомасса».

БД «Элементы» включает данные по элементному составу видов и групп видов напочвенного покрова. На настоящий момент БД включает оригинальные данные, полученные совместно ЦЭПЛ РАН и ИППЭС Кольского научного центра РАН: 2610 записей для 78 видов и 10 групп видов [51], а также сведения из русскоязычных литературных источников: около 500 записей для более 30 видов и более 10 групп видов из 16-ти литературных источников. Запись базы данных содержит информацию об одном образце, для которого известны место и время сбора данных, вид или группа видов, фракция (не всегда) и содержание химических элементов в мг/кг. В целом в БД имеются сведения о содержании 38 химических элементов в более чем 100 видах сосудистых растений, мохообразных и лишайников (рис. 2).

Следует отметить, что информация по биомассе и химическому составу видов растений имеется в открытых международных коллекциях, крупнейшей из которых является коллекция ORNL DAAC (Oak Ridge National Laboratory Distributed Active

Archive Center) по динамике биогеохимических параметров наземных экосистем, поддерживаемая в рамках программы по экологии наземных экосистем NASA [52]. В коллекции содержатся сведения из научных публикаций, в том числе частично собранные в базы данных, но, как правило, не очень большого объема. Так, например, БД по содержанию азота, углерода и других зольных элементов в листьях растений с информацией по всему миру (всем континентам) содержит менее 1000 записей из 85 литературных источников [53].

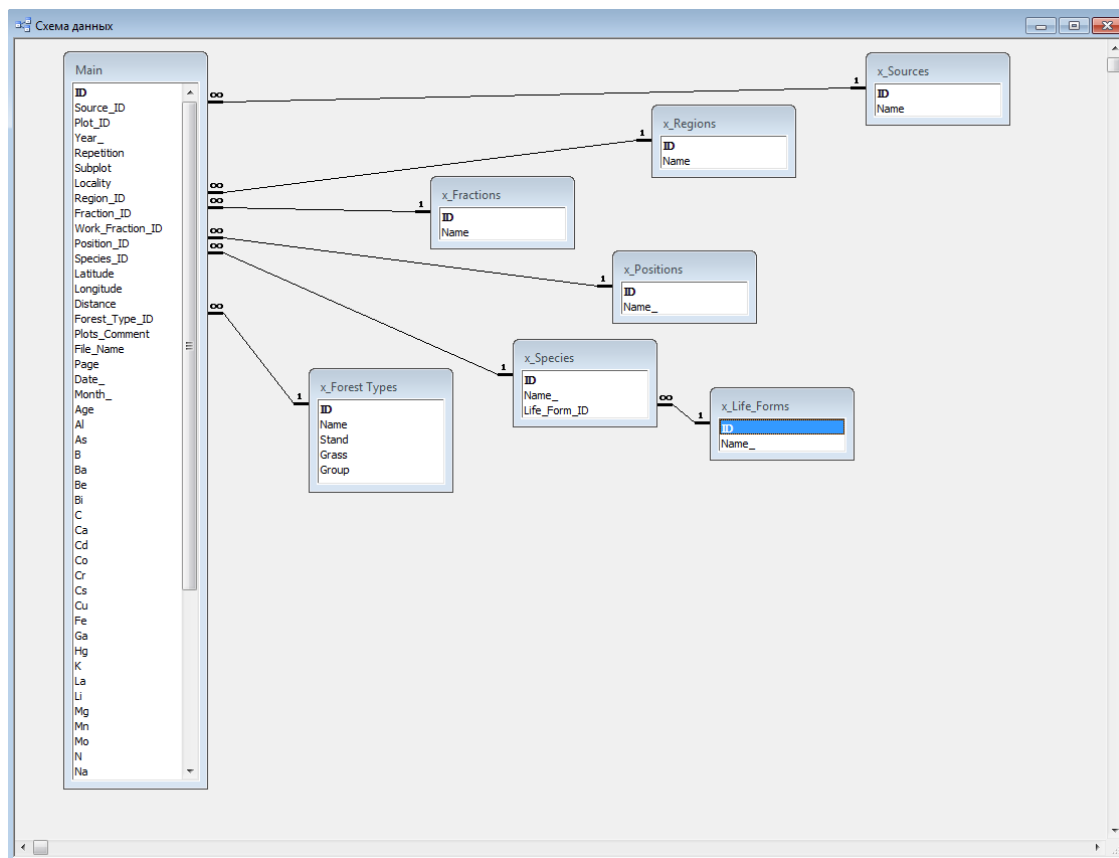


Рис. 2. Схема данных базы данных «Элементы».

Таким образом, разработанные нами БД аналогичны международным образцам, но содержат достаточно подробные сведения о растениях почвенного покрова в выбранном регионе исследования, не отраженном в западных публикациях, – в лесной зоне Европейской России.

2. СИСТЕМА ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ГРУПП ВИДОВ РАСТЕНИЙ, ПРЕДНАЗНАЧЕННАЯ ДЛЯ МОДЕЛИРОВАНИЯ ДИНАМИКИ ЛЕСНОГО НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА

2.1. Общие положения

Как было сказано выше, для моделирования динамики почвенного покрова в рамках моделей круговорота элементов в лесных экосистемах было предложено выделить группы видов, сходные по биомассе и химическому составу, потребностям в элементах минерального питания, воде и свете. В качестве основы для разработки функциональных групп (ФГ) видов для моделирования были взяты эколого-ценотические группы (ЭЦГ) видов растений, предложенные А.А. Ниценко [54] и модифицированные О.В. Смирновой и Л.Б. Заугольной [55, 56] с уточнениями В.Э. Смирнова с соавторами [57, 58]. ЭЦГ объединяют виды, сходные по отношению к совокупности экологических факторов и приуроченные к сообществам того или иного

типа. Ранее около 1000 видов сосудистых растений Европейской России были разделены на 7 базовых ЭЦГ (рис. 3) на основе экспертных оценок и последующего применения многомерных статистических методов [57–59].

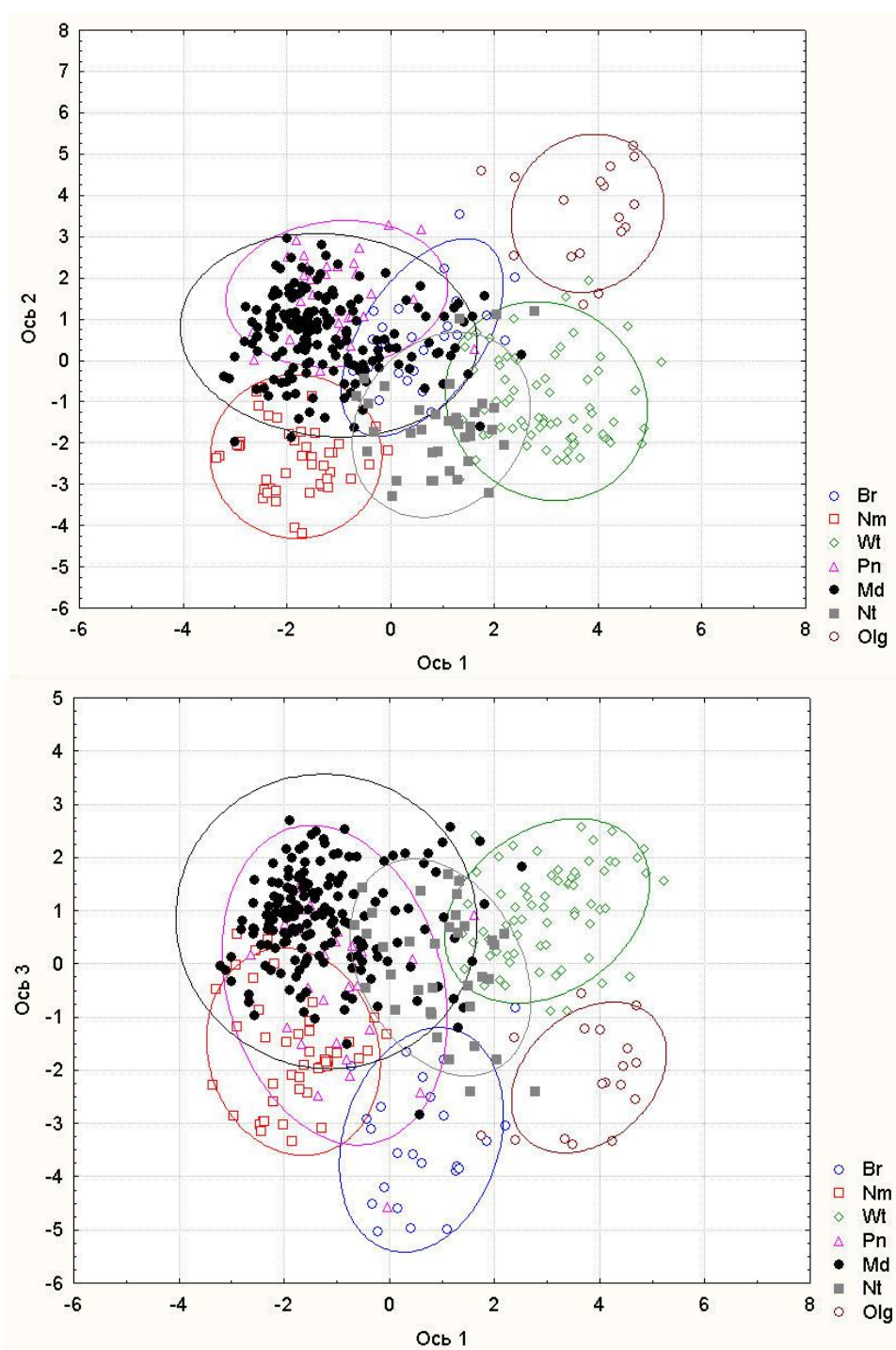


Рис. 3. Положение видов семи ЭЦГ в осях дискриминантного анализа: Br – бореальная, Nm – неморальная, Wt – водно-болотная, Pn – боровая, Md – лугово-опушечная, Nt – нитрофильная, Olg – олиготрофная группы. Из [57] с модификациями.

Формальными методами анализировались экологические характеристики видов: балльные оценки видов по факторам увлажнения почвы, ее богатства и кислотности, а также освещенности, температурного режима и континентальности климата, взятые из таблиц Г. Элленберга [33]. В качестве ценотических характеристик использовались координаты видов в многомерном ординационном пространстве, рассчитанные на

основе координат более 2000 геоботанических описаний растительности в пространстве неметрического многомерного шкалирования NMS [60]. Линейный дискриминантный анализ [60] позволил уточнить принадлежность видов растений к семи ЭЦГ (рис. 3) и выявил, что наибольший вклад в разделение видов на семь ЭЦГ вносит фактор увлажнения почвы, далее следуют фактор освещенности и координаты видов по первой оси ординации (т.е. ценотическая компонента свойств видов).

Следует отметить, что использование ценотических характеристик видов мы считаем очень существенным при создании ФГ, т.к. чисто экологические группы, выделяемые по отношению видов к конкретным экологическим факторам, могут быть созданы только по одному–двум факторам, прямое измерение экологических характеристик видов зачастую является невыполнимой задачей и при создании ФГ важно охарактеризовать экологическую (абиотическую) нишу группы, которая наиболее полно отражается через положение видов в природных растительных сообществах.

Таким образом, ЭЦГ, используемые как основа для разработки ФГ видов для задач моделирования, позволяют оперировать с группами видов, занимающими определенные экологические ниши в напочвенном покрове лесных экосистем. Для моделирования круговорота, кроме того, важна биомасса растений – как общая для вида, так и биомасса отдельных фракций (например, листьев, стеблей, как опадающих осенью, так и вечнозеленых, выделяемых для кустарничков – наиболее распространенных видов бореальных лесов – черники, брусники и др.), а также важен химический состав видов, определяющий скорости разложения опада и вклад видов в общий круговорот элементов. Для учета общей и фракционной биомассы видов напочвенного покрова бореальных лесов было предложено в системе ФГ учитывать, помимо ЭЦГ, жизненную форму и общую биомассу видов (мхи, лишайники, кустарнички, мелкие и высокие травы, крупные папоротники и др.). В результате была предложена система ФГ видов [42, 61], которая далее анализировалась на основе информации, собранной в БД «Биомасса» и «Элементы».

2.1. Анализ функциональных групп видов по базе данных «Биомасса»

Анализ БД «Биомасса» проводили путем статистического анализа информации о надземной и подземной биомассе 174 видов растений, распределенных по предложенным ФГ; также проводили анализ биомассы для групп типов леса и типов микрогруппировок в напочвенном покрове, выделенных по доминирующей ФГ видов [42]. Анализ биомассы ФГ видов сосудистых растений был выполнен по 2314 обобщенным по фракциям записям видов растений, для которых была измерена надземная биомасса, и по 770 записям видов растений с измеренной подземной биомассой (рис. 4); для анализа виды растений были объединены в группы, указанные на рисунке. Анализ по группам типов леса и типам микрогруппировок проводили по обобщенным по фракциям значениям надземной и подземной биомассы сосудистых растений, рассчитанным для площадок, на которых измерялась биомасса. Площадки группировали как по группам типов леса, так и по микрогруппировкам, выделенным внутри типа леса. Использовались унифицированные классификации групп типов леса и типов микрогруппировок, которые были построены на едином принципе доминирования в напочвенном покрове одной или двух ФГ из принятого списка. Анализ был выполнен по 494 и 326 площадкам, где измерялась надземная и подземная биомасса соответственно, расположенным в девяти группах типов леса (рис. 2 в [42]), и по 412 и 252 площадкам с надземной и подземной биомассой, расположенным в микрогруппировках восьми типов (рис. 5).

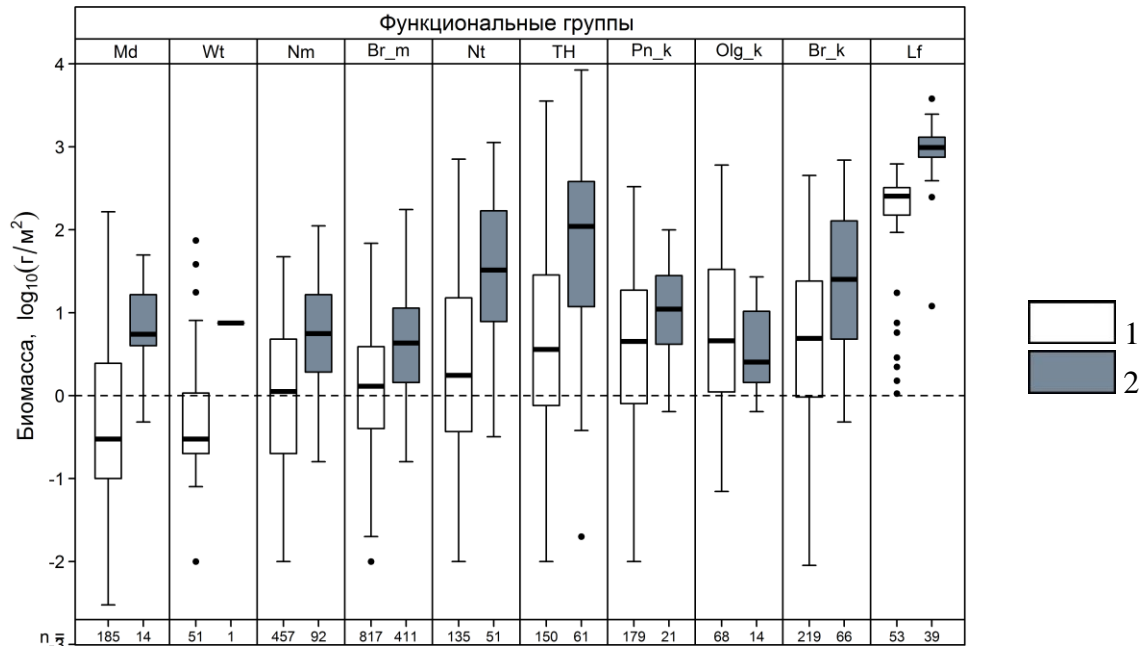


Рис. 4. Диаграмма распределения значений надземной (1) и подземной (2) биомассы видов сосудистых растений, объединенных по предложенным функциональным группам видов. Нижняя и верхняя границы прямоугольников соответствуют первому и третьему квартилям, срединная линия – второму квартилю (медиане); длина вертикальных отрезков определялась расстоянием от границы прямоугольника до наименьшего/наибольшего значения, попадающего в полуторный межквартильный размах от нижней/верхней границы. Отдельными точками изображаются выбросы. Функциональные группы: Md – луговая, Wt – водно-болотная, Nm – неморальная, Br_m – бореально- мелкотравная, Nt – нитрофильная, TH – высокотравная, Pn_k – борово-кустарничковая, Olg_k – олиготрофно-кустарничковая, Br_k – бореально-кустарничковая, Lf – крупнопоротниковая.

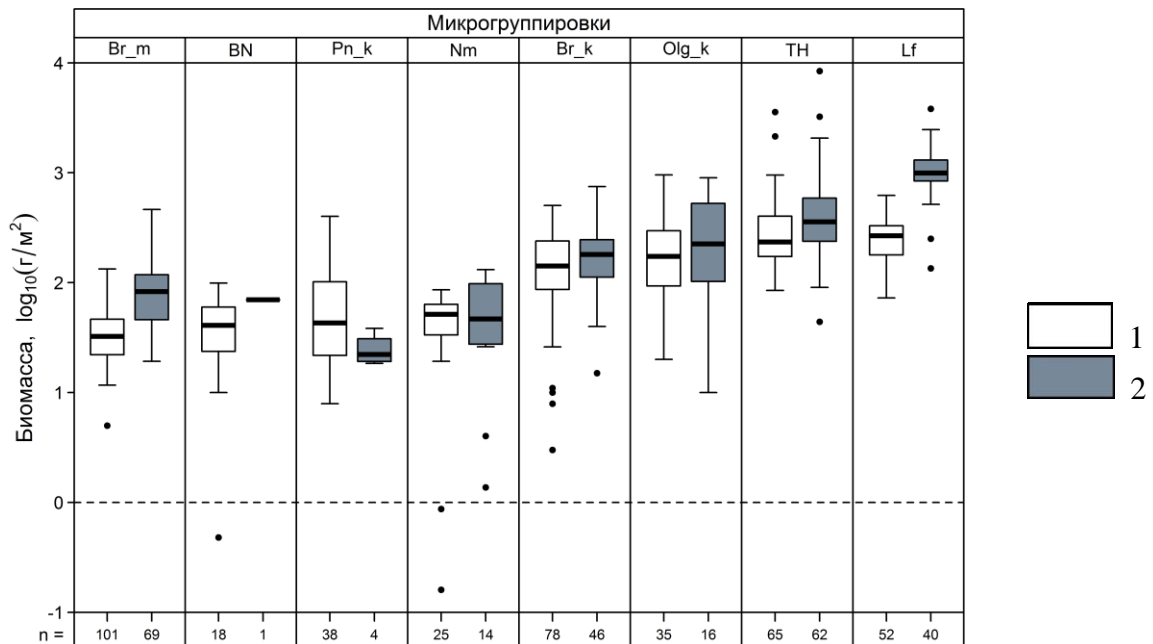


Рис. 5. Диаграмма распределения значений надземной (1) и подземной (2) биомассы сосудистых растений на площадках, расположенных в микрогруппировках, выделенных по доминированию видов разных функциональных групп в напочвенном покрове. Типы микрогруппировок: Br_m – бореально-мелкотравная, BN – бореально-неморальная, Pn_k – боровая-кустарничковая, Nm – неморальная, Br_k – бореально-кустарничковая, Olg_k – олиготрофно-кустарничковая, TH – высокотравная, Lf – крупнопоротниковая.

Анализ показал относительное сходство видов разных ФГ по биомассе при высоком варьировании значений биомассы для одного вида. В целом, по биомассе видов сосудистых растений в наибольшей степени различаются между собой микрогруппировки, выделяемые по доминирующей ФГ в лесном напочвенном покрове. Значения подземной биомассы во всех случаях выше, чем значения надземной биомассы, и различаются между анализируемыми группами в большей степени, чем значения надземной биомассы. Наибольшими значениями надземной и подземной биомассы отличается крупный папоротник *Dryopteris dilatata*.

Результаты, полученные по литературным данным, хорошо соответствовали результатам полевых исследований, проведенных И.С. Грозовской в 2011–2013 гг. в темнохвойных лесах Костромской области (рис. 6).

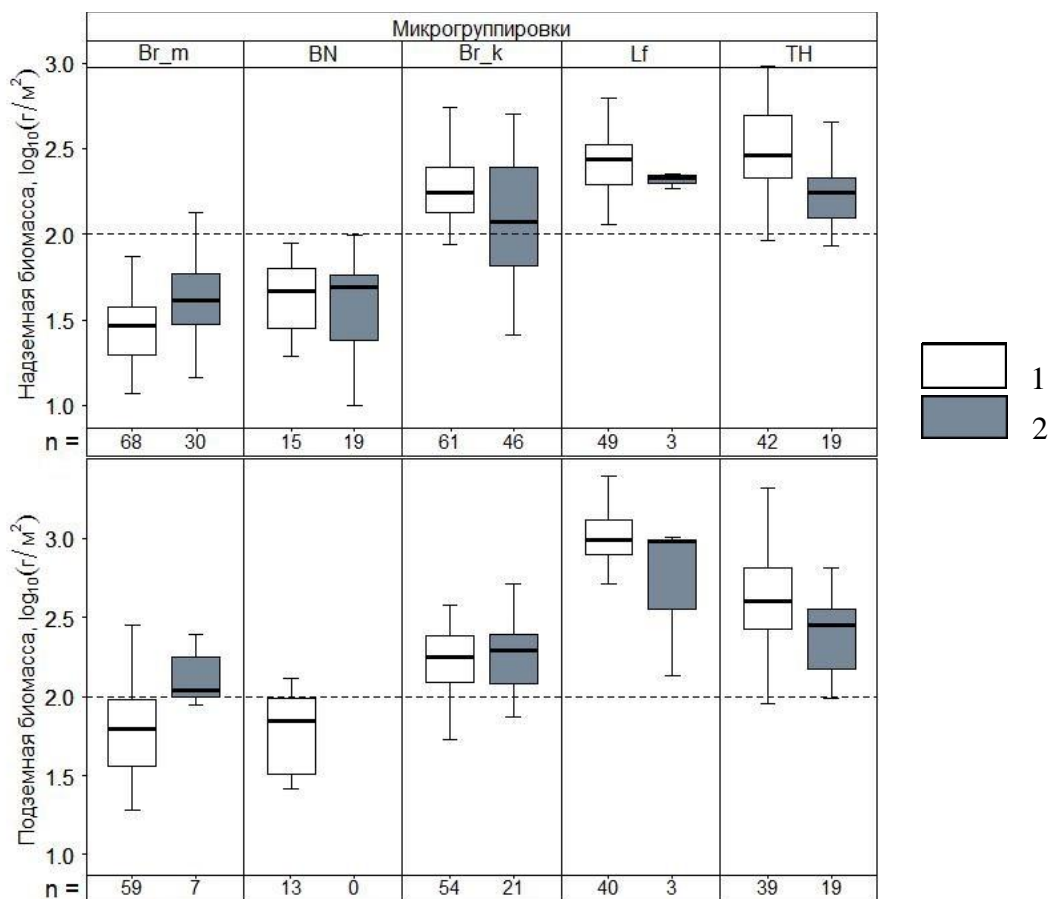


Рис. 6. Надземная и подземная биомасса сосудистых растений по экспериментальным (1) и литературным (2) данным. Типы микрогруппировок: Br_m – бореально-мелкотравная, BN – бореально-неморальная, Br_k – бореально-кустарничковая, Lf – крупнопапоротниковая, TH – высокотравная.

По экспериментальным данным для значений надземной и подземной биомассы сосудистых растений в среде статистического программирования R [62] проводили трехфакторный иерархический дисперсионный анализ, который показал, что тип леса и микрогруппировки статистически значимо влияют на надземную и подземную биомассу сосудистых растений напочвенного покрова (табл. 1). Микрогруппировки отвечают за существенно большую долю дисперсии биомассы, чем тип леса; для подземной биомассы различия во влиянии факторов проявляются сильнее, чем для надземной биомассы. Для исследованных темнохвойных лесов Костромской области биомасса сосудистых растений травяно-кустарничкового яруса в большей мере различается между микрогруппировками напочвенного покрова, чем между разными типами леса, при этом разные типы микрогруппировок достаточно хорошо

различаются между собой по значениям биомассы сосудистых и мохообразных растений (рис. 7).

Таблица 1. Компоненты дисперсии (КД) значений биомассы сосудистых растений напочвенного покрова в процентах и *P*-значения для типов леса и микрогруппировок

Источники вариации	Надземная биомасса		Подземная биомасса	
	КД, %	<i>P</i>	КД, %	<i>P</i>
Типы леса	27.4	0.001	16.1	0.002
Микрогруппировки	62.5	0.000	68.2	0.000
Остаточная вариация	10.1		15.7	

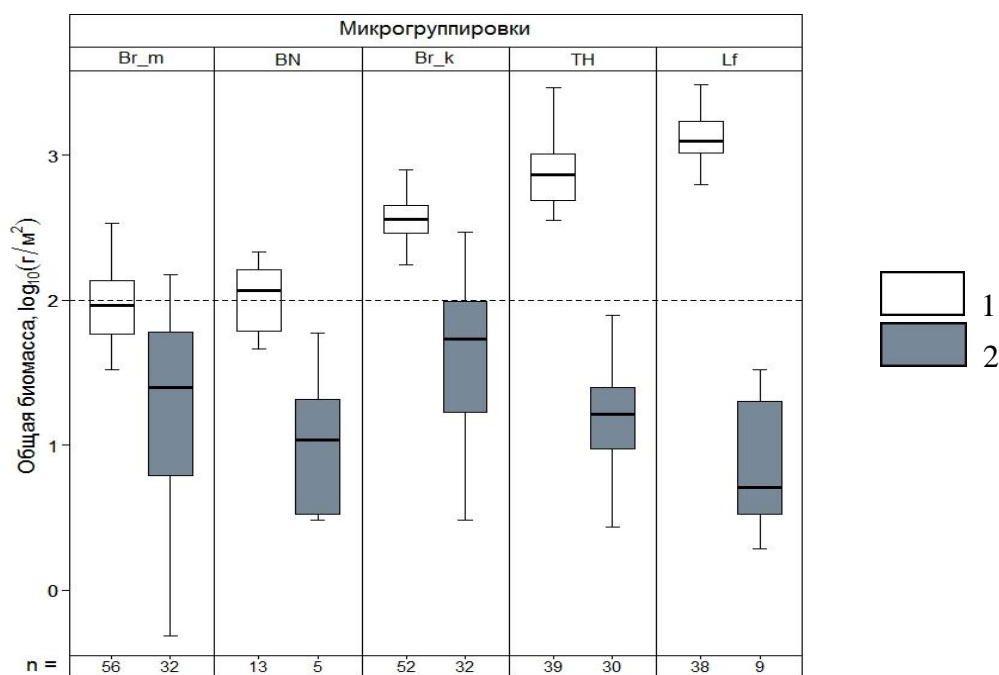


Рис. 7. Общая биомасса сосудистых растений (1) и мохообразных (2) на площадках по типам микрогруппировок.

Таким образом, биомасса напочвенного покрова типа леса определяется, в первую очередь, именно составом типов микрогруппировок, слагающих напочвенный покров, и только во вторую очередь – общими условиями, связанными с данным типом леса. Выявленные различия по биомассе свидетельствуют о перспективности использования пространственных микрогруппировок, выделенных по доминирующей функциональной группе растений, в качестве элементарной единицы при решении задачи генерализации напочвенного покрова при включении его в модели круговорота лесных экосистем.

2.2. Анализ функциональных групп видов по базе данных «Элементы»

Химический состав растений, образующих предложенные функциональные группы видов, анализировали по БД «Элементы»; анализ проводили по оригинальным данным ЦЭПЛ РАН и ИППЭС Кольского НЦ РАН, собранные для северной и средней тайги Европейской России. По специфике сбора информации, эти данные содержат как сведения, собранные на промышленно загрязненных территориях, так и на «чистых» (фоновых) участках, где загрязнения отсутствовали. Для дальнейшего анализа мы отобрали все записи (образцы) на чистых участках, у которых значения для меди и никеля были меньше 5 мг/кг. Таких записей в БД было 542, они содержали

информацию о 68 «видах», к которым относились как собственно виды, так и группы видов (либо определенные до рода, либо объединенные по жизненной форме – мхи, лишайники и др.). Виды далее были распределены по анализируемым ФГ, и для каждой группы проводили описательный статистический анализ по содержанию основных химических элементов Al, C, Ca, Fe, K, Mg, Mn, N, P, S, Zn и отношения C/N в видах, образующих группу.

Далее выполнялся линейный дискриминантный анализ для оценки того, какие из элементов в наибольшей степени обуславливают различия между ФГ по химическому составу, и насколько совпадает заданная классификация видов по ФГ с группировкой видов по химическому составу.

В качестве объектов дискриминантного анализа выступали 204 записи из подмножества вышеназванных 542-х записей, относящиеся к 39 видам, у которых были известны значения для всех перечисленных 11-ти элементов; эти элементы вместе с отношением C/N использовались в качестве переменных-дескрипторов. Для выполнения статистических требований дискриминантного анализа для всех переменных было выполнено преобразование Бокса-Кокса. Расчет проводился на основе алгоритма, приведенного в [63], в среде статистического программирования R [62].

Линейный дискриминантный анализ показал в целом корректное разделение видов по ФГ: более 88% объектов были отнесены к правильно классифицированным. Первые две вариаты (оси) дискриминантного анализа суммарно объяснили около 84% межгрупповой дисперсии (рис. 8).

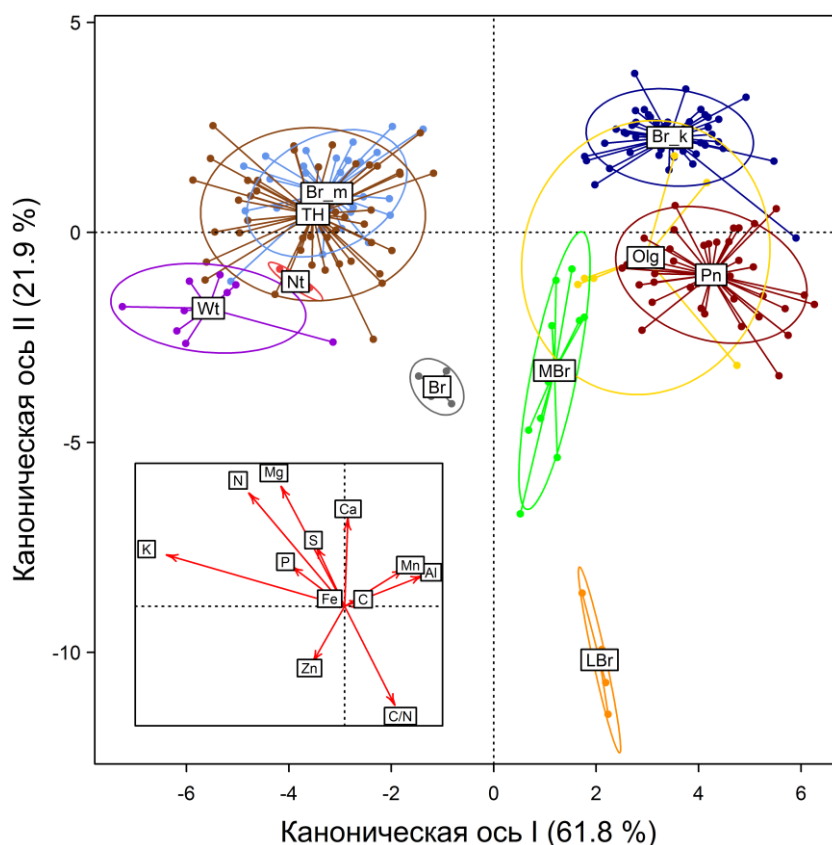


Рис. 8. Положение 10 функциональных групп в первых двух осях ЛДА. На врезке: векторы корреляций между переменными и каноническими вариатами, соответствующие факторным нагрузкам переменных на оси. Функциональные группы: Wt – водно-болотные травы, Nt – нитрофильные травы, TH – бореальное высокотравье, Br_m – бореальное мелкотравье, Br – бореальные злаки, MBr мхи, Br_k – бореальные кустарнички, Olg – олиготрофные кустарнички, Pn – боровые кустарнички, LBr – лишайники.

Стандартизированные канонические коэффициенты для них показывают (табл. 2), что наибольший вклад в разделение видов на группы вносят отношение углерода к азоту, азот и калий, что подтверждается и факторными нагрузками (рис. 8, врезка). Наиболее близкими ФГ по составу содержащихся в них химических элементов являются бореальное высоко- и мелкотравье. Они существенно отличаются по характеристикам от бореальных и боровых кустарничков, видов олиготрофной группы и мхов, которые в целом обладают достаточно близкими характеристиками, но, тем не менее, хорошо различаются друг с другом. Лишайники представляют собой отдельную группу. Также достаточно отдельно на диаграмме оказались расположены записи, относящиеся к бореальным злакам и видам водно-болотной группы. Виды нитрофильной группы занимают по анализируемым переменным промежуточное положение между водно-болотными видами и бореальным высокотравьем. Корреляционные вектора азота, калия, фосфора направлены в сторону групп травянистых видов, сюда же направлены вектора магния и серы. Вектор кальция направлен строго вверх, к бореальным кустарничкам. Марганец, алюминий, сера – в сторону боровых вечнозеленых и олиготрофных кустарничков. Анализ содержания элементов в видах разных ФГ на более полной подвыборке (542 записи) подтвердил, что корреляционные вектора хорошо дифференцирующих переменных (N, K, Mg, Mn, C/N) направлены в сторону расположения групп, в которых наблюдаются их максимальные значения.

Таблица 2. Стандартизированные канонические коэффициенты для первых двух канонических вариат

Дискриминантная переменная	Каноническая вариата I	Каноническая вариата II
Al	0.91	-0.27
C	-0.95	-2.69
Ca	0.52	-0.42
C/N	1.84	5.08
Fe	-0.56	0.33
K	-1.30	0.07
Mg	-0.44	-0.45
Mn	-0.01	-0.72
N	1.79	3.46
P	0.51	0.05
S	0.08	-0.17
Zn	-0.21	0.34

Таким образом, предложенные ФГ видов хорошо различаются по содержанию основных химических элементов в растениях, образующих группы. Этот результат совместно с результатами анализа биомассы видов и выводом о целесообразности использования при моделировании микрогруппировок видов в напочвенном покрове, позволили предложить концептуальную модель динамики лесного напочвенного покрова, реализуемую в рамках моделей круговорота лесных экосистем.

3. КОНЦЕПТУАЛЬНАЯ МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ ЛЕСНОГО НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА

В качестве модели круговорота, в рамках которой предложена концептуальная модель динамики лесного напочвенного покрова, используется система моделей EFIMOD [37–40].

Система имитационных моделей EFIMOD состоит из (1) индивидуально-ориентированной модели древостоя, позволяющей моделировать динамику разновозрастных и смешанных древостоев, (2) модели динамики органического вещества почвы ROMUL [39], описывающей разложение опада, поступающего на/в почву, динамику органического вещества и элементов почвенного питания [40], (3) статистического генератора температуры и влажности почвы SCLISS [64]. Модель описывает совместный круговорот углерода и азота в системе «древостой–почва», рассматривая древостой как продукционную ветвь круговорота, а почву как деструкционную ветвь.

На каждом временном шаге в модели производится расчет локальной освещенности каждого дерева, определяется степень его затенения с учетом высоты каждого дерева по отношению к высотам окружающих деревьев и перекрытия крон. Доступный для каждого дерева азот почвы рассчитывается путем распределения общего минерального азота моделируемой площади на данном временном шаге пропорционально площади питания каждого дерева. Эти величины «доступной ФАР и азота» затем используются при вычислении прироста биомассы каждого дерева (рис. 9).



Рис. 9. Блок-схема системы моделей EFIMOD. Из [37] с модификациями.

EFIMOD является индивидуально-ориентированной моделью с точными позициями деревьев: имитируемый древостой расположен в ячейках квадратной решетки размером 0.5×0.5 м. Мы предлагаем пространственной единицей напочвенного покрова в модели динамики напочвенного покрова, совместимой с системой моделей EFIMOD, считать микрогруппировку (МГ), тип которой определяется доминированием видов одной или нескольких ФГ, описанных выше. Микрогруппировка занимает ту же ячейку 0.5×0.5 м, принятую в модели EFIMOD. Параметры ячейки являются выходными параметрами модели EFIMOD, т.е. их значения определяются на каждом шаге выполнения модели (рис. 10).

Каждый тип микрогруппировки в модели напочвенного покрова представлен набором компонентов (фракций) видов доминирующих ФГ (листья однолетние/многолетние, стебли однолетние/многолетние, корневища, тонкие корни и др.). Фракции каждой ФГ характеризуются заданными диапазонами значений биомассы, определенным элементным составом, продолжительностью жизни и темпами

разложения. В модели напочвенного покрова мы предлагаем использовать способ простого описания динамики биомассы с помощью так называемых «сильвиков» (silvics), ранее предложенных О.Г. Чертовым для описания роста деревьев в модели EFIMOD [37, 38]. «Сильвики» основываются на данных по биологической продуктивности и эколого-физиологическим характеристикам растений, входящих в ФГ, и описывают специфические для ФГ характеристики роста и отмирания.

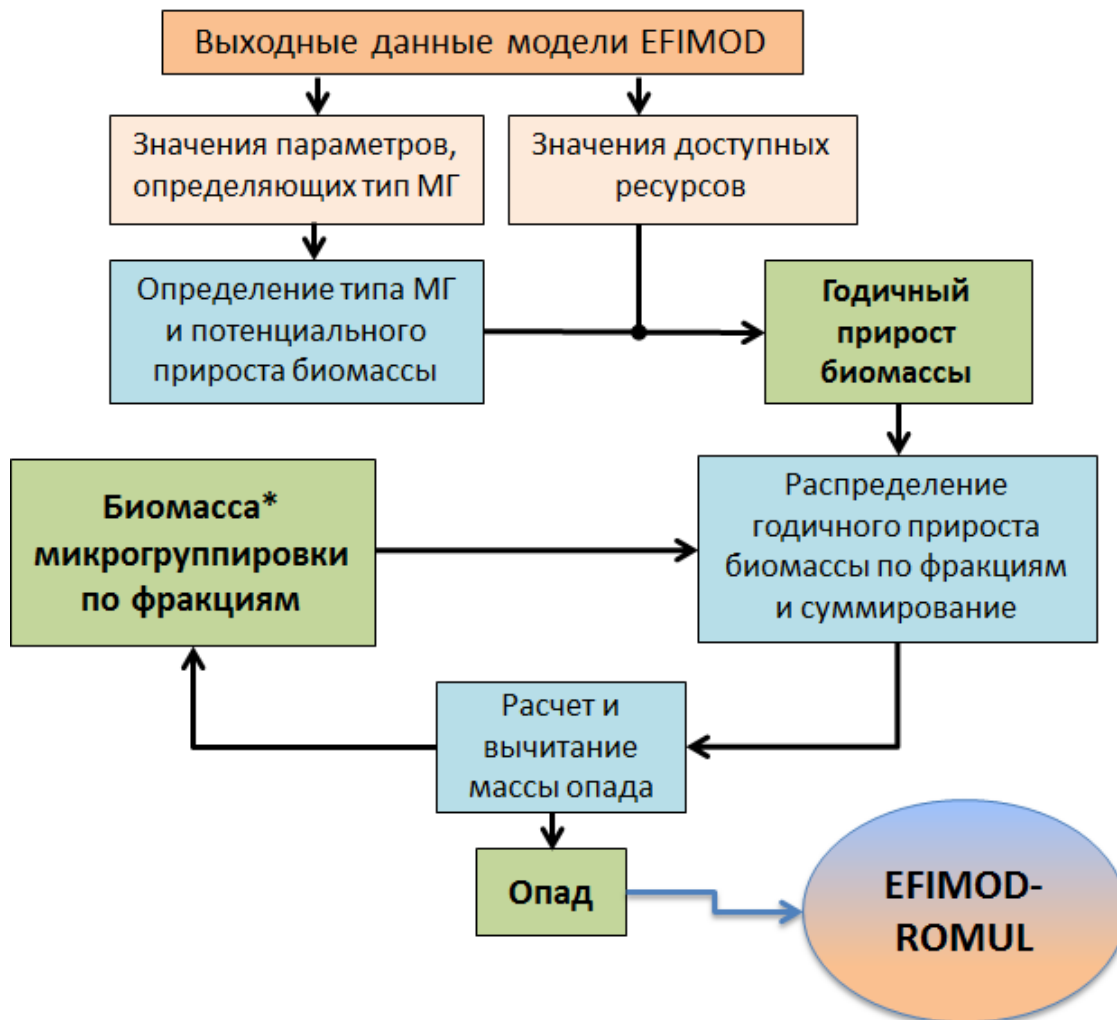


Рис. 10. Блок-схема модели напочвенного покрова в рамках системы моделей EFIMOD. Биомасса задается в виде пулов элементов.

Инициализация блока напочвенного покрова проводится путем присвоения каждой ячейке типа микрогруппировки; значения биомассы присваиваются каждой фракции микрогруппировки вероятностно в пределах заданных интервалов. Входные данные блока напочвенного покрова включают таблицу вероятностного распределения ячеек с различными типами микрогруппировок в напочвенном покрове с учетом типа леса и в зависимости от вычисляемых параметров ячейки, а также таблицу свойств фракций для микрогруппировок разных типов.

Динамику напочвенного покрова с использованием модели EFIMOD предложено оценивать путем модификации доминирующих ФГ по результатам моделирования видовой и возрастной динамики древостоев, количества валежа, почвенного богатства (общее содержание гумуса и азота), освещенности, влажности почвы. Динамика биомассы также определяется параметрами освещенности, доступным азотом почвы и уровнем влажности почвы. В существующей версии модели EFIMOD уровень

влажности для ячейки является неизменной величиной; значения освещенности, содержания азота и гумуса в почве вычисляются пошагово. Потенциально модель напочвенного покрова может работать с месячным шагом; в разработанной концептуальной модели предполагается годичный шаг. Модификация доминирующих ФГ в ячейке осуществляется с учетом имеющегося набора фракций в ячейке, биомассы фракций, а также в зависимости от доминанта древостоя, пороговых параметров освещенности, богатства почвы (величина отношения C/N), заданного типа воздействий (при моделировании внешних воздействий на экосистему). Правила модификации определяют изменения потенциала прироста биомассы напочвенного покрова и качественного состава биомассы. В модель могут быть включены также управляющие правила пространственной динамики и конкурентного замещения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе количественного анализа оригинальных баз данных по характеристикам видов растений предложена система функциональных групп видов растений для моделирования динамики лесного напочвенного покрова. Показано, что тип микрогруппировки, выделяемый по доминирующей функциональной группе видов в напочвенном покрове бореальных лесов, является параметром напочвенного покрова, наиболее однородным внутри типа и достаточно хорошо различающимся между типами. Варьирование значений биомассы сосудистых растений внутри типов микрогруппировок минимально по сравнению с варьированием этих значений внутри функциональных групп видов и внутри анализируемых типов леса. Предложена концептуальная модель динамики напочвенного покрова, реализуемая в рамках моделей круговорота лесных экосистем.

Работа выполнена при частичной поддержке Программы № 30 фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития», подпрограмма «Динамика лесных экосистем», проект «Экосистемные функции живого напочвенного покрова бореальных лесов Европейской России».

Авторы благодарят Е.М. Глухову и Н.В. Иванову за помощь в разработке баз данных по видам растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Комаров А.С., Чертов О.Г. Основные направления в моделировании продукционных процессов и динамики структуры лесных сообществ. В: *Моделирование динамики органического вещества в лесных экосистемах*. Под ред. Кудяров В.Н. М.: Наука, 2007. С. 33–39.
2. Pretzsch H. Biometrical models as tools for forest ecosystem management. In: *Plant growth modeling and applications: proceedings of PMA06*. Los Alamitos: IEEE Computer Society, 2006. P. 209–215.
3. Segura M., Ray D., Maroto C. Decision support systems for forest management: A comparative analysis and assessment. *Computers and Electronics in Agriculture*. 2014. V. 101. P. 55–67.
4. *Computer-based tools for supporting forest management. The experience and the expertise world-wide*. Eds. Borges J.G., Nordström E.M., Garcia-Gonzalo J., Hujala T., Trasobares A. Umeå: Swedish University of Agricultural Sciences, 2014. 503 p.
5. Комаров А.С., Ханина Л.Г. Вторая национальная конференция с международным участием «Математическое моделирование в экологии. Экоматмод–2011». *Математическая биология и биоинформатика*. 2012. Т. 7. № 1. С. 1–3.
6. Чертов О.Г., Комаров А.С. Проблемы и перспективы в моделировании лесных экосистем. В: *Моделирование динамики органического вещества в лесных экосистемах*. Под ред. Кудярова В.Н. М.: Наука, 2007. С. 58–61.

7. De Vries W., Wamelink W., Van Dobben H., Kros H., Jan Reinds G., Mol-Dijkstra J., Smart S., Evans C., Rowe E., Belyazid S. et al. Use of dynamic soil-vegetation models to assess impacts of nitrogen deposition on plant species composition: an overview. *Ecological Applications*. 2010. V. 20. P. 60–79.
8. Boulangeat I., Philippe P., Abdulkhak S., Douzet R., Garraud L., Lavergne S., Lavorel S., Van Es J., Vittoz P., Thuiller W. Improving plant functional groups for dynamic models of biodiversity: at the crossroads between functional and community ecology. *Global Change Biology*. 2012. V. 18. P. 3464–3475.
9. Лукина Н.В., Полянская Л.М., Орлова М.А. *Питательный режим почв северотаежных лесов*. Под ред. Карпачевский Л.О. М.: Наука, 2008. 342 с.
10. Бобровский М.В. *Лесные почвы Европейской России: биотические и антропогенные факторы формирования*. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 359 с.
11. Orlova M.A., Lukina N.V., Tutubalina O.V., Smirnov V.E., Isaeva L.G., Hofgaard A. Soil nutrient's spatial variability in forest-tundra ecotones on the Kola Peninsula, Russia. *Biogeochemistry*. 2013. V. 113. P. 283–305.
12. Тужилкина В.В. Структура фитомассы и запасы углерода в растениях напочвенного покрова лесов на северо-востоке Европейской России. *Растительные ресурсы*. 2012. Т. 48. № 1. С. 44–50.
13. Аткин А.С., Аткина Л.И. Масса травяно-кустарничкового яруса в лесных фитоценозах. В: *Продуктивность лесных фитоценозов*. Красноярск: ИЛИД СО АН СССР, 1984. С. 17–27.
14. Ремезова Г.Л. Накопление органического вещества в процессе развития травяного покрова дубравы. *Бот. журн.* 1964. Т. 49. № 6. С. 894–900.
15. Тужилкина В.В. Надземная фитомасса и углерод нижних ярусов растительности еловых фитоценозов. *Вестник Института Коми НЦ УрО РАН*. 2011. № 9. С. 4–6.
16. *Мониторинг биологического разнообразия лесов России: методология и методы*. Под ред. Исаев А.С. М.: Наука, 2008. 453 с.
17. Bakkenes M., Eickhout B., Alkemade R. Impacts of different climate stabilisation scenarios on plant species in Europe. *Global Environmental Change*. 2006. V. 16. P. 19–28.
18. Bobbink R., Hicks K., Galloway J., Spranger T., Alkemade R., Ashmore M., Bustamante M., Cinderby S., Davidson E., Dentener F. et al. Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. *Ecological applications*. 2010. V. 20. P. 30–59.
19. Baron J.S., Barber M., Agboola J.I., Allen E.B., Bealey W.J., Bobbink R., Bobrovsky M.V., Bowman W.D., Branquinho C., Bustamante M.M.C. et al. The effects of atmospheric nitrogen deposition on terrestrial and freshwater biodiversity. In: *Nitrogen deposition, critical loads and biodiversity*. Eds. Sutton M.A., Mason K.E., Sheppard L.J., Sverdrup H., Naеuber R., Hicks W.K. Springer, 2014. P. 465–480.
20. Комаров А.С., Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Михайлов А.В., Смирнов В.Э., Быховец С.С. Моделирование структуры и динамики биоразнообразия растительности лесных экосистем. В: *Мониторинг биологического разнообразия лесов России: методология и методы*. Под ред. Исаев А.С. М.: Наука, 2008. С. 285–314.
21. Kellomäki S., Väisänen H. Application of a gap model for the simulation of forest ground vegetation in boreal conditions. *Forest Ecology and Management*. 1991. V. 42. № 1–2. P. 35–47.
22. Kellomäki S., Väisänen H., Hänninen H., Kolström T., Lauhanen R., Mattila U., Pajari B. *SIMA: a model for forest succession based on the carbon and nitrogen cycles with application to silvicultural management of the forest ecosystem*. Joensuu: University of Joensuu, Faculty of Forestry, 1992. 85 p. (Silva Carelica. V. 22)

23. Kellomäki S., Väisänen H. and Strandman H. *FinnFor: a model for calculating the response of the boreal forest ecosystem to climate changes*. Joensuu: University of Joensuu, Faculty of Forestry, 1993. 120 p. (Research Notes, V. 6).
24. Skov F., Svenning J.C. Predicting plant species richness in a managed forest. *Forest Ecology and Management*. 2003. V. 180. № 1–3. P. 583–593.
25. Boulangeat I., Georges D., Thuiller W. FATE-HD: a spatially and temporally explicit integrated model for predicting vegetation structure and diversity at regional scale. *Global Change Biology*. 2014. V. 20. P. 2368–2378.
26. *The 1979 Geneva Convention on Long-range Transboundary Air Pollution*. URL: http://www.unece.org/env/lrtap/lrtap_h1.html (дата обращения: 04.11.2014).
27. Latour R., Reiling R. A multiple stress model for vegetation (“move”): a tool for scenario studies and stand-ard-setting. *Science of the Total Environment*. 1993. V. 134. P. 1513–1526.
28. Kros J.G.J., Reinds W., De Vries W., Latour J.B., Bollen M.J.S. Modelling abiotic site factors in response to atmospheric deposition and upward seepage. In: *Scenario studies for the rural environment: selected and edited proceedings of the symposium scenario studies for the rural environment, Wageningen, the Netherlands, 12–15 September, 1994*. Eds. J.F.T. Schoute, P.A. Finke, F.R. Veeneklaas, H.P. Wolfert. Dordrecht: Kluwer, 1995. P. 445–448.
29. Schouwenberg E.P.A.G., Houweling H., Jansen M.J.W., Kros J., Mol-Dijkstra J.P. *Uncertainty propagation in model chains: a case study in nature conservancy*. Wageningen: Alterra. Green World Research, 2000. 90 p.
30. Wamelink G.W.W., ter Braak C.J.F., van Dobben H.F. Changed in large-scale patterns of plant biodiversity predicted from environmental economic scenarios. *Landscape Ecology*. 2003. V. 18. P. 513–527.
31. Cosby B.J., Ferner R.C., Jankins A., wright R.F. Modelling the effects of acid deposition: refinements, adjustments and inclusion of nitrogen dynamics in the MAGIC model. *Hydrology and earth system sciences*. 2001. V. 5. P. 499–517.
32. Smart S., Rowe E., Evans C., Roy D., Moy I., Bullock J., Emmett B. Vegetation module for dynamic modeling. In: *UKREATE Terrestrial Umbrella: Effects of Eutrophication and Acidification on Terrestrial Ecosystems*: CEH Contract Report, Defra Contract No. CPEA 18. 2007. P. 199–218. URL: http://nora.nerc.ac.uk/3191/1/Final_Final_Defra_ReportAmdUKREATETerrUmbrella.pdf#page=215 (дата обращения 22.01.2015).
33. Ellenberg H., Weber H.E., Dull R., Wirth V., Werner W., Paulisen D. *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa* [Indicator values of plants in Central Europe]. Göttingen: Verlag Erich Goltze KG, 1992. 258 p. (Scripta Geobotanica. V. 18).
34. Belyazid S., Kurz D., Braun S., Sverdrup H., Rihm B., Hettelinghf J.P. A dynamic modelling approach for estimating critical loads of nitrogen based on plant community changes under a changing climate. *Environmental pollution*. 2011. V. 159. № 3. P. 789–801.
35. Sverdrup H., Belyazid S., Nihlgard B., Ericson L. Modelling change in ground vegetation response to acid and nitrogen pollution, climate change and forest management at in Sweden 1500–2100 A.D. *Water, air, and soil pollution: Focus*. 2007. V. 7. P. 163–179.
36. Belyazid S., Svedrup H., Nihlgard B. Manual for setting flora parameters for the Veg model. In: *CCE Status Report*. 2011. P. 181–184.
37. *Моделирование динамики органического вещества в лесных экосистемах*. Под ред. Кудеярова В.Н. М.: Наука, 2007. 380 с.
38. Komarov A.S., Chertov O.G., Zudin S.L., Nadporozhskaya M.A., Mikhailov A.V., Bykhovets S.S., Zudina E.V., Zoubkova E.V. EFIMOD 2 – a model of growth and

- cycling of elements in boreal forest ecosystems. *Ecological Modelling*. 2003. V. 170. № 2–3. P. 373–392.
39. Chertov O.G., Komarov A.S., Nadporozhskaya M.A., Bykhovets S.S., Zudin S.L. ROMUL – a model of forest soil organic matter dynamics as a substantial tool for forest ecosystem modeling. *Ecological Modelling*. 2001. V. 138. № 1–3. P. 289–308.
 40. Комаров А.С., Хораськина Ю.С., Быховец С.С., Безрукова М.Г., Чертов О.Г. Моделирование динамики органического вещества и элементов почвенного питания в минеральной почве и лесной подстилке. *Математическая биология и биоинформатика*. 2012. Т. 7. № 1. С. 162–176. URL: [http://www.matbio.org/2012/Komarov2012\(7_162\).pdf](http://www.matbio.org/2012/Komarov2012(7_162).pdf) (дата обращения: 05.11.2014).
 41. Михайлов А.В. Модель динамики биомассы живого напочвенного покрова в лесу. В: *Математика, компьютер, образование*. Под ред. Ризниченко Г.Ю. М.: Прогресс–Традиция, 2002. Т. 8. С. 139–145.
 42. Ханина Л.Г., Грозовская И.С., Смирнов В.Э., Романов М.С., Бобровский М.В. Анализ базы данных по биомассе лесного напочвенного покрова для моделирования его динамики в круговоротных моделях лесных экосистем. *Хвойные бореальной зоны*. 2013. Т. 31. № 1–2. С. 22–29.
 43. Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г. Опыт разработки и использования баз данных в лесной фитоценологии. *Лесоведение*. 1996. № 1. С. 76–83.
 44. Грохлина Т.И., Ханина Л.Г. Автоматизация обработки геоботанических описаний по экологическим шкалам. В: *Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Материалы II Всероссийской научной конференции*. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2006. С. 87–89.
 45. Смирнов В.Э. SpeDiv – программа для анализа разнообразия растительности. В: *Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Материалы II Всероссийской научной конференции*. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2006. С. 142–143.
 46. Раменский Л.Г. *Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель*. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с.
 47. Орлова М.А., Лукина Н.В., Камаев И.О., Смирнов В.Э., Кравченко Т.В. Мозаичность лесных биогеоценозов и плодородие почв. *Лесоведение*. 2011. № 6. С. 39–48.
 48. Орлова М.А. Элементарная единица лесного биогеоценологического покрова для оценки экосистемных функций лесов. *Труды Карельского научного центра РАН*. 2013. № 6. С. 126–132. (Сер. Экологические исследования).
 49. Грозовская И.С. Биопродукционные характеристики живого напочвенного покрова старовозрастных пихто-ельников северо-востока Костромской области. *Известия Самарского научного центра Российской академии наук*. 2012. Т. 14. № 1(6). С. 1445–1448.
 50. Грозовская И.С. Биомасса напочвенного покрова в старовозрастных темнохвойных лесах Костромской области. В: *Актуальные проблемы биологии и экологии. Материалы докладов XXI Всероссийской молодежной научной конференции, посвященной 70-летию А.И. Таскаева*. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2014. С. 172–177.
 51. Ханина Л.Г., Романов М.С., Бобровский М.В., Лукина Н.В., Грозовская И.С., Исаева Л.Г., Глухова Е.М., Михайлова Н.В., Рубашко Г.Е. Базы данных для моделирования динамики живого напочвенного покрова лесных экосистем. В: *Математическая биология и биоинформатика: доклады IV Международной конференции*, г. Пущино, 14-19 октября 2012 г. Под ред. Лахно В.Д. М.: МАКС Пресс, 2012. С. 202–203.
 52. ORNL DAAC. URL: <http://daac.ornl.gov/index.shtml> (дата обращения: 04.11.2014).

53. Vergutz L., Manzoni S., Porporato A., Novais R.F., Jackson R.B. *A Global Database of Carbon and Nutrient Concentrations of Green and Senesced Leaves*. URL: http://daac.ornl.gov/cgi-bin/dsviewer.pl?ds_id=1106 (дата обращения 04.11.2014).
54. Ниценко А.А. Об изучении экологической структуры растительного покрова. *Ботанический журнал*. 1969. Т. 54. № 7. С. 1002–1014.
55. Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г., Комаров А.С., Смирнова О.В., Попадюк Р.В., Островский М.А., Зубкова Е.В., Глухова Е.М., Паленова М.М., Губанов В.С. и др. *Информационно-аналитическая система для оценки сукцессионного состояния лесных сообществ*: препринт ПНЦ РАН. Пущино: ОНТИ ПНЦ РАН, 1995. 51 с.
56. Смирнова О.В., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э. Эколого-ценотические группы в растительном покрове лесного пояса Восточной Европы. В: *Восточно-Европейские леса (история в голоцене и современность)*. Под ред. Смирновой О.В. Т. 1. М.: Наука, 2004. С. 165–175.
57. Смирнов В.Э., Ханина Л.Г., Бобровский М.В. Обоснование системы эколого-ценотических групп видов растений лесной зоны Европейской России на основе экологических шкал, геоботанических описаний и статистического анализа. *Бюлл. МОИП. Сер. Биологическая*. 2006. Т. 111. № 2. С. 36–47.
58. Смирнов В.Э. Функциональная классификация растений методами многомерной статистики. *Математическая биология и биоинформатика*. 2007. Т. 2. № 1. С. 1–17. URL: [http://www.matbio.org/downloads/Smirnov2007\(2_1\).pdf](http://www.matbio.org/downloads/Smirnov2007(2_1).pdf) (дата обращения: 05.11.2014).
59. Smirnov V.E., Khanina L.G., Bobrovsky M.V. *Validation of the ecological-coenotic groups of vascular plants for European Russian forests on the basis of ecological indicator values, vegetation releves and statistical analysis*. URL: <http://www.impb.ru/index.php?id=div/lce/ecg&lang=eng> (дата обращения: 05.11.2014).
60. McCune B., Grace J.B. *Analysis of Ecological Communities*. Glenden Beach: MjM Software Design, 2002. 300 p.
61. Грозовская И.С., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э., Бобровский М.В., Романов М.С., Глухова Е.М. Биомасса напочвенного покрова в еловых лесах Костромской области. *Лесоведение*. 2015 (в печати).
62. *The R Project for Statistical Computing*. URL: <http://www.R-project.org/> (дата обращения: 05.11.2014).
63. Legendre P., Legendre L. *Numerical ecology*. Elsevier, 2012. 990 p. (Developments in Environmental Modelling. V. 24). doi: <http://dx.doi.org/10.1016/B978-0-444-53868-0.50016-2>.
64. Быховец С.С., Комаров А.С. Простой статистический имитатор климата почвы с месячным шагом. *Почвоведение*. 2002. № 4. С. 443–452.

Материал поступил в редакцию 08.12.2014, опубликован 23.01.2015.