

Дополнительные материалы к статье

Шанин В.Н. и др. *Математическая биология и биоинформатика*. 2019. Т. 14. № 1. С. 54–76.

doi: [10.17537/2019.14.54](https://doi.org/10.17537/2019.14.54)

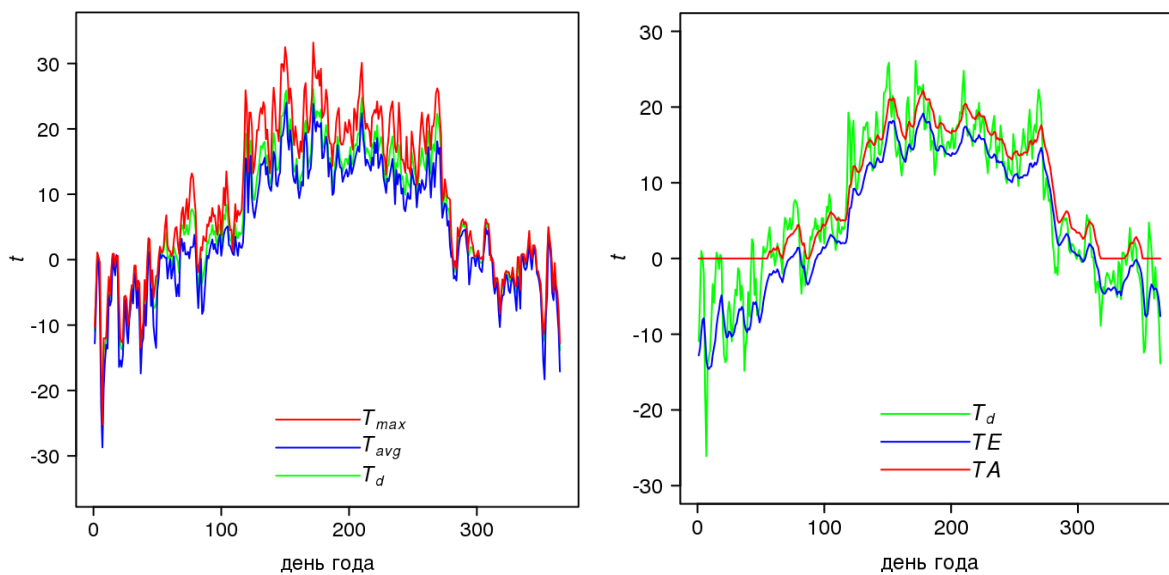
## 1. МОДЕЛЬ ПРОДУКЦИОННОГО ПРОЦЕССА ДЛЯ ДОМИНИРУЮЩИХ ВИДОВ ДЕРЕВЬЕВ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РФ

В основу разработанной модели продуктивности одного дерева положена широко известная модель 3-PG [1], в которую нами были внесены изменения, учитывающие особенности роста преобладающих видов деревьев в условиях российских лесов. В частности, были разработаны процедуры расчета модификаторов продуктивности в зависимости от температуры воздуха, влажности почвы и количества азота, потребляемого деревом из почвы, процедура расчета эффективности усвоения фотосинтетически активной радиации (ФАР). Общая структура модели приведена на рисунке 1.

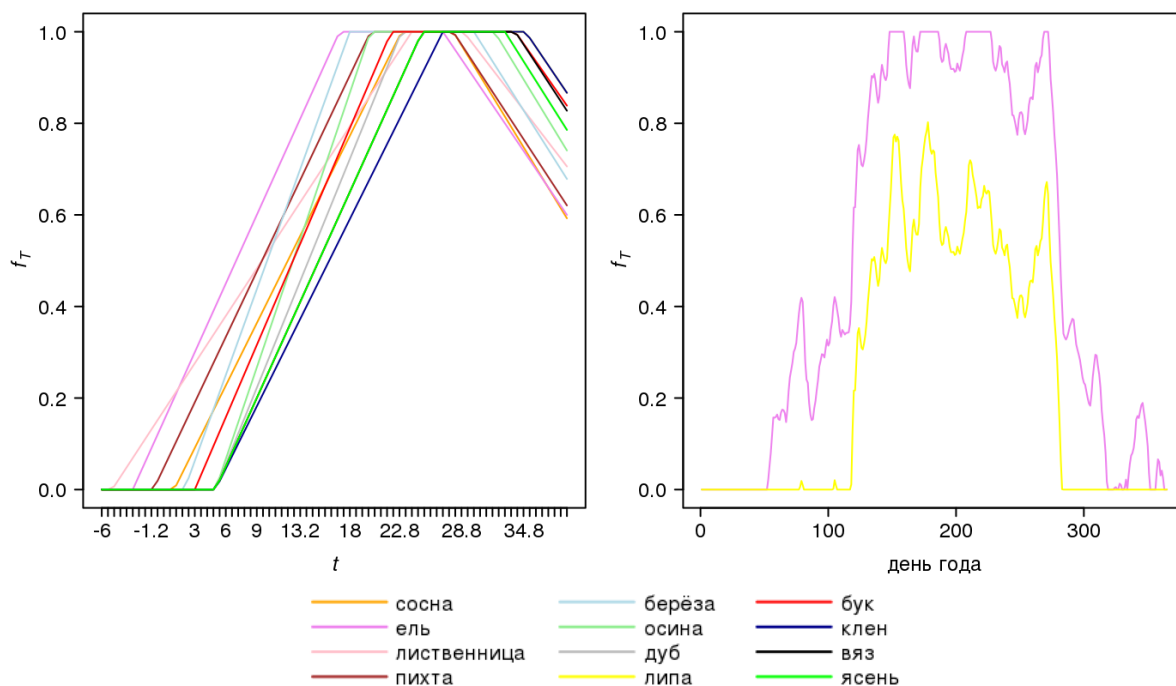


**Рис. 1.** Блок-схема годового шага модели. Здесь GPP – это валовая первичная продукция, NPP – чистая первичная продукция, H – высота дерева, DBH – диаметр ствола дерева на высоте 1.3 м, ФАР – фотосинтетически активная радиация.

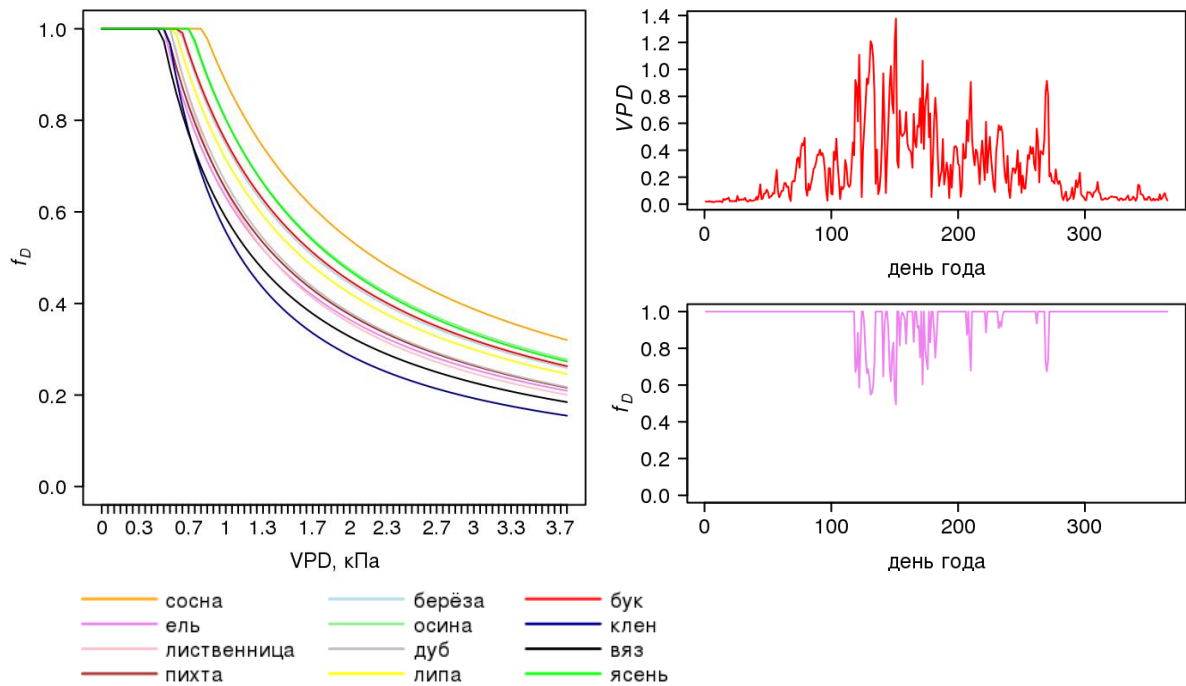
## 2. ПРИМЕРЫ РАБОТЫ ОСНОВНЫХ ФУНКЦИЙ МОДЕЛИ



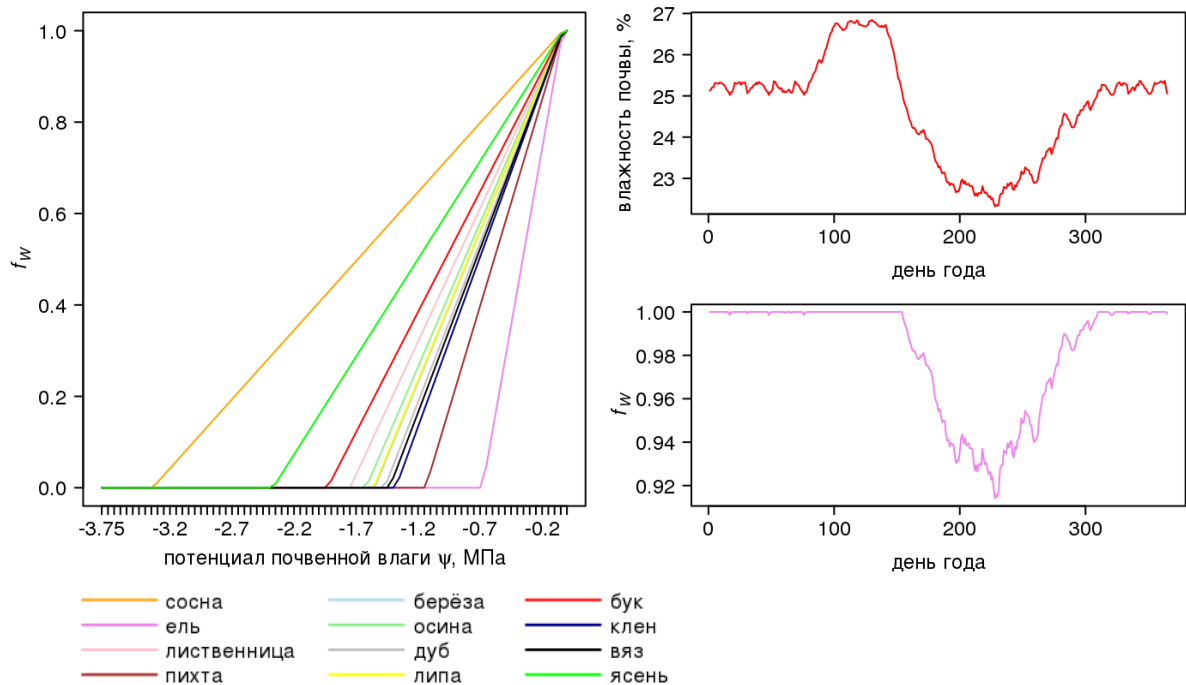
**Рис. 2.** Измеренные максимальная ( $T_{max}$ ) и средняя ( $T_{avg}$ ) суточные, вычисленная средняя дневная ( $T_d$ ) температуры (слева). На основе данных метеостанции Кологрив за 2015 год. Тестирование модификатора, зависящего от температуры (для примера использованы параметры для ели): фактическая дневная температура ( $T_d$ , расчет на основе данных метеостанции Кологрив за 2015 г.), задержка первого порядка ( $TE$ ), состояние температурной акклиматизации ( $TA$ ) (справа).



**Рис. 3.** Динамика значений модификатора, зависящего от температуры, для диапазона температур (слева) и годовая динамика на основе фактических данных по метеостанции Кологрив за 2015 г. (справа, для упрощения внешнего вида диаграммы показаны данные только для ели и липы).



**Рис. 4.** Модификатор, зависящий от дефицита давления водяного пара (слева). Пример годичной динамики дефицита давления водяного пара (справа, верхняя диаграмма) и соответствующего модификатора (справа, нижняя диаграмма). Для примера справа использованы параметры для ели.



**Рис. 5.** Динамика значений модификатора, зависящего от дефицита влаги в почве, для диапазона значений  $\psi$  (слева) и годичная динамика на основе фактических данных по метеостанции Кологрив за 2015 г. (справа). Верхняя диаграмма справа – объемная влажность почвы, вычисленная для умеренно увлажненного местообитания с помощью модели SCLISS [2]. Нижняя диаграмма справа – соответствующий модификатор (использованы видоспецифичные параметры для ели).

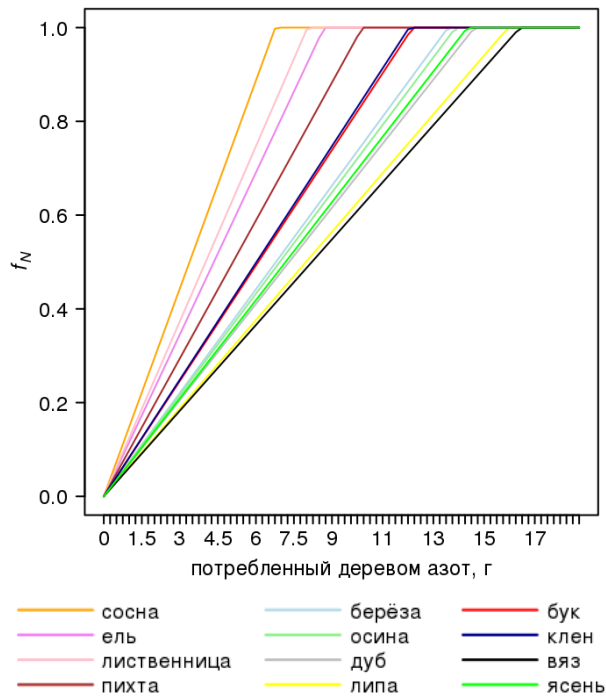


Рис. 6. Модификатор, зависящий от количества потребленного деревом азота.

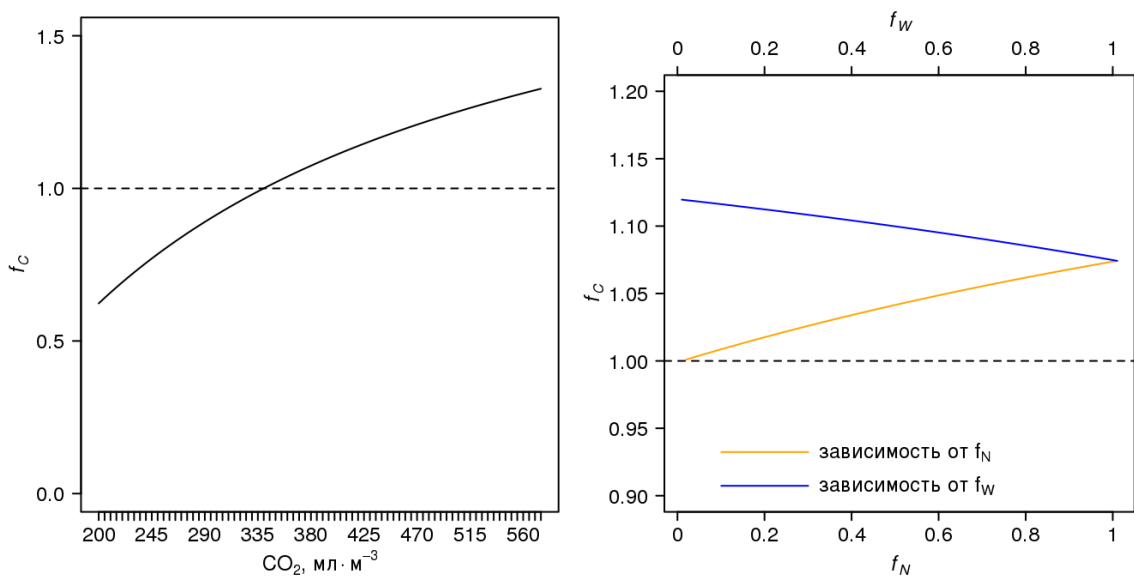
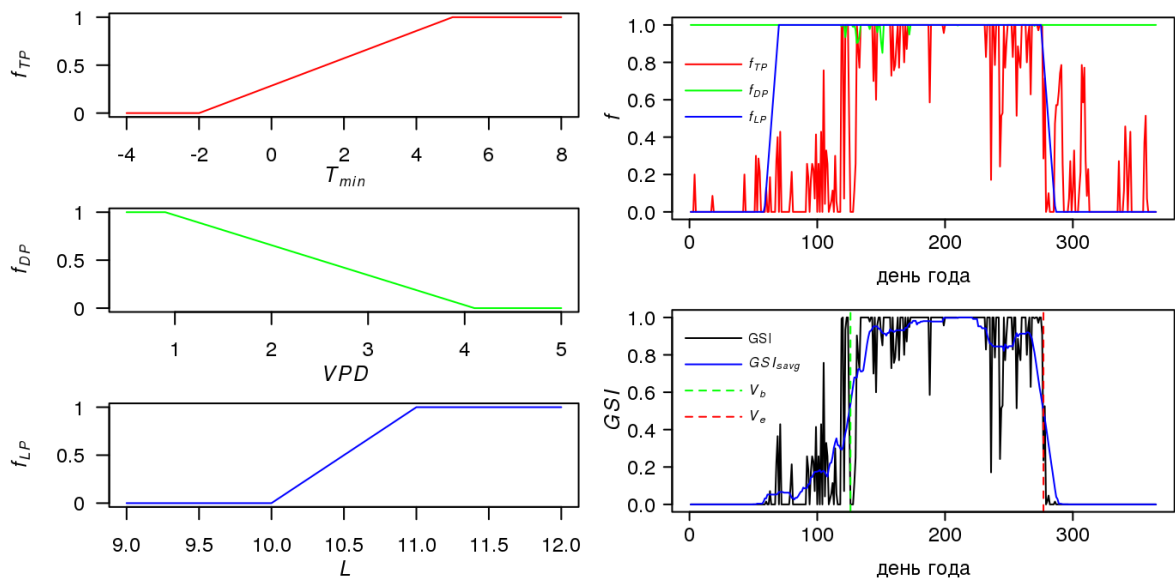
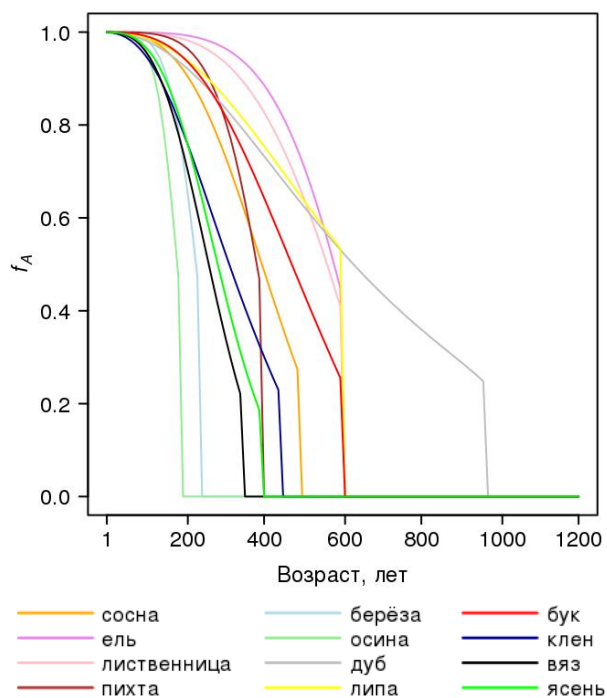


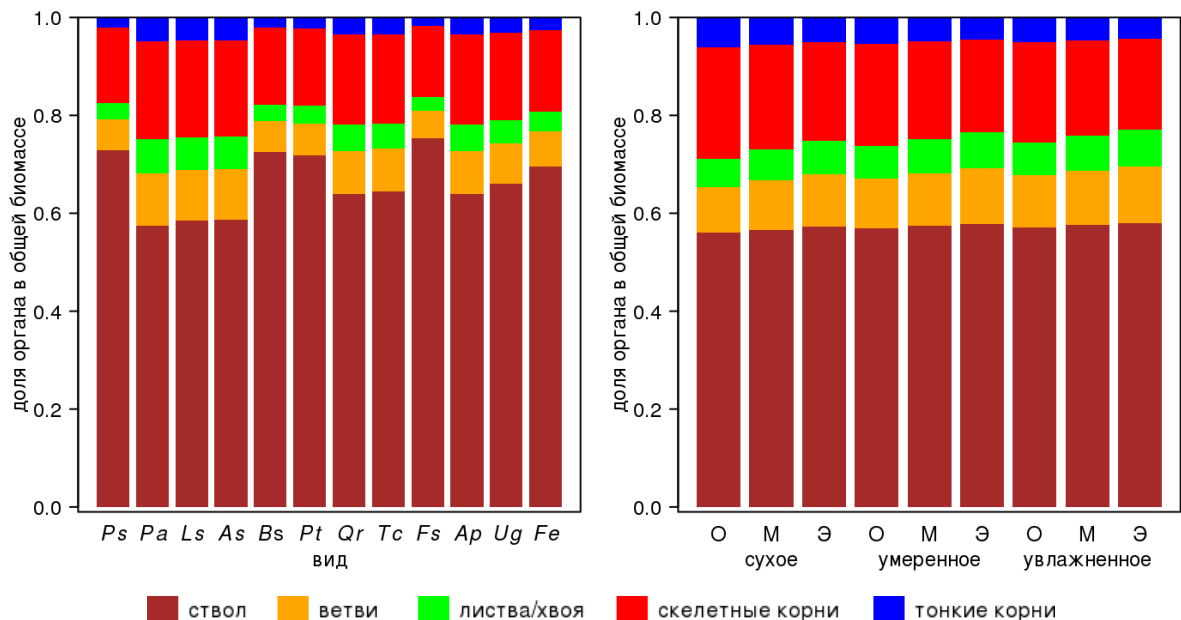
Рис. 7. Модификатор, зависящий от концентрации углекислого газа (слева). Значения  $f_N$  и  $f_W$  приняты равными 1. Зависимость модификатора  $f_C$  от значений модификаторов  $f_N$  и  $f_W$  (справа). Концентрация  $CO_2$  в данном имитационном эксперименте принята постоянной и равной  $380 \text{ мл} \cdot \text{м}^{-3}$ .



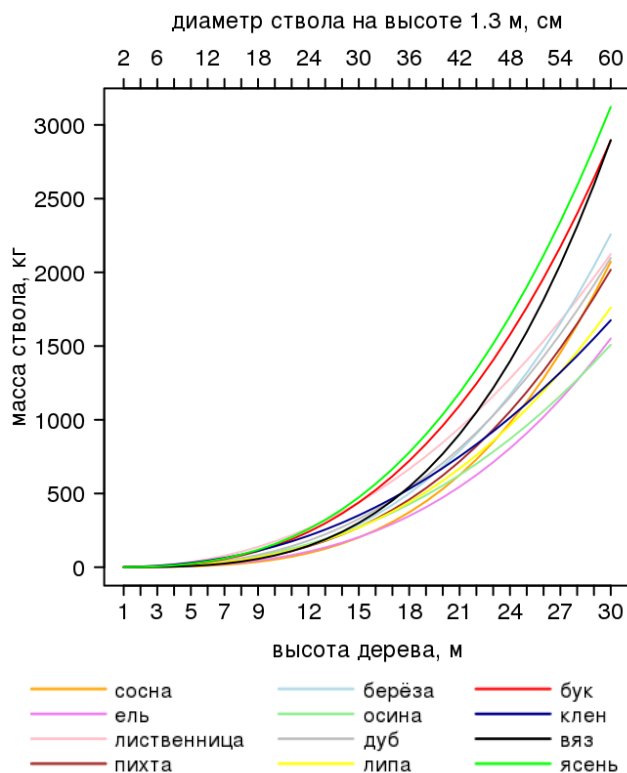
**Рис. 8.** Значения модификаторов в зависимости от значений параметров  $T_{min}$ ,  $VPD$  и  $L$  (слева). Значения модификаторов  $f_{TP}$ ,  $f_{DP}$  и  $f_{LP}$  (справа, верхняя диаграмма). Динамика вегетационного индекса  $GSI$  и его скользящего среднего  $GSI_{savg}$ . Вертикальные пунктирные линии маркируют начало ( $V_b$ ) и окончание ( $V_e$ ) вегетационного сезона, соответственно. Данные метеостанции Кологрив за 2015 год. Согласно значениям  $GSI$ , начало вегетационного периода для станции Кологрив в 2015 году пришлось на 6 мая, окончание – на 4 октября. Согласно методике расчета, основанной на пороговом значении температуры ( $+5\text{ }^\circ\text{C}$ ), начало вегетационного периода приходится на 15 апреля, окончание – на 6 октября. Разница в определении даты начала вегетации вызвана тем, что методика на основе пороговой температуры определяет начало вегетации как активизацию физиологических процессов в деревьях, тогда как методика на основе  $GSI$  определяет начало вегетации как момент распускания листьев и начала процессов фотосинтеза (данный подход определяется структурой модели).



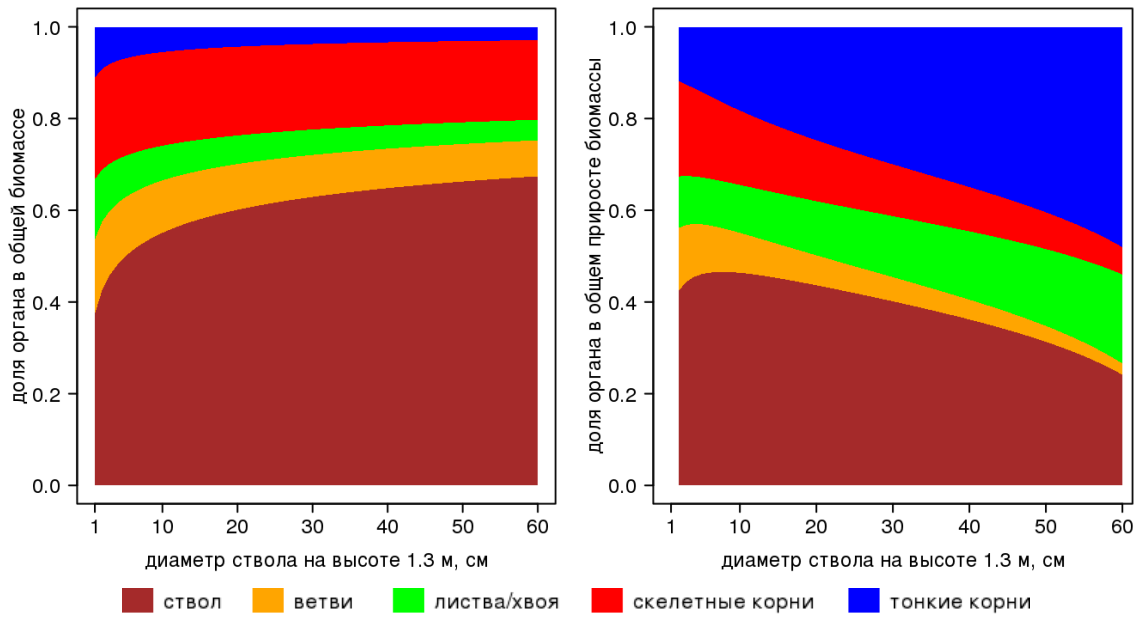
**Рис. 9.** Модификатор, зависящий от высоты дерева и его возраста. В данном примере при расчете функции отклика высота монотонно увеличивалась от 1.5 м до видоспецифичного  $h_{max}$  одновременно с увеличением возраста от 12 лет до видоспецифичного  $a_{max}$ . Ось для высоты дерева не показана в силу разной величины параметра  $h_{max}$  и, как следствие, разного масштаба данной оси для разных видов.



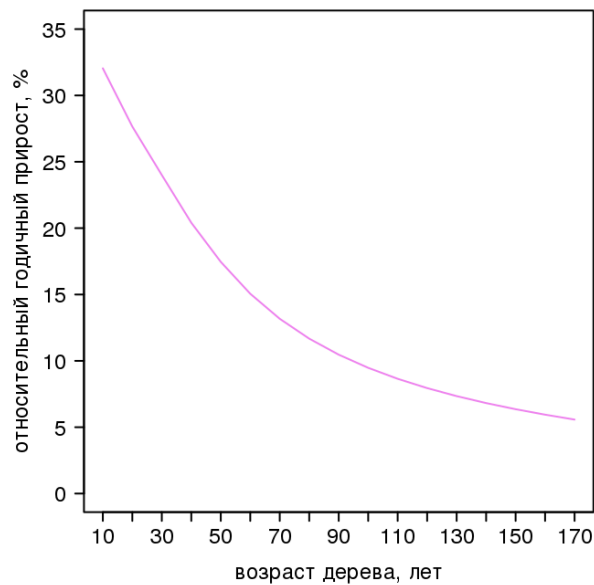
**Рис. 10.** Отношение фракций биомассы для деревьев разных видов при диаметре ствола на высоте 1.3 м (*DBH*) 24 см (слева) и отношение фракций биомассы (на примере ели с *DBH* = 24 см) в зависимости от влажности (сухое, умеренное и увлажненное) и трофности (О – олиготрофное, М – мезотрофное, Э – эвтрофное) местообитаний (справа). За основу характеристики местообитаний взята классификация типов лесорастительных условий Воробьева – Погребняка (Желдак, Атрохин, 2002), но с агрегацией количества классов трофности и влажности до трех. Буквенные обозначения видов деревьев – аналогично табл. 3 в основном тексте статьи.



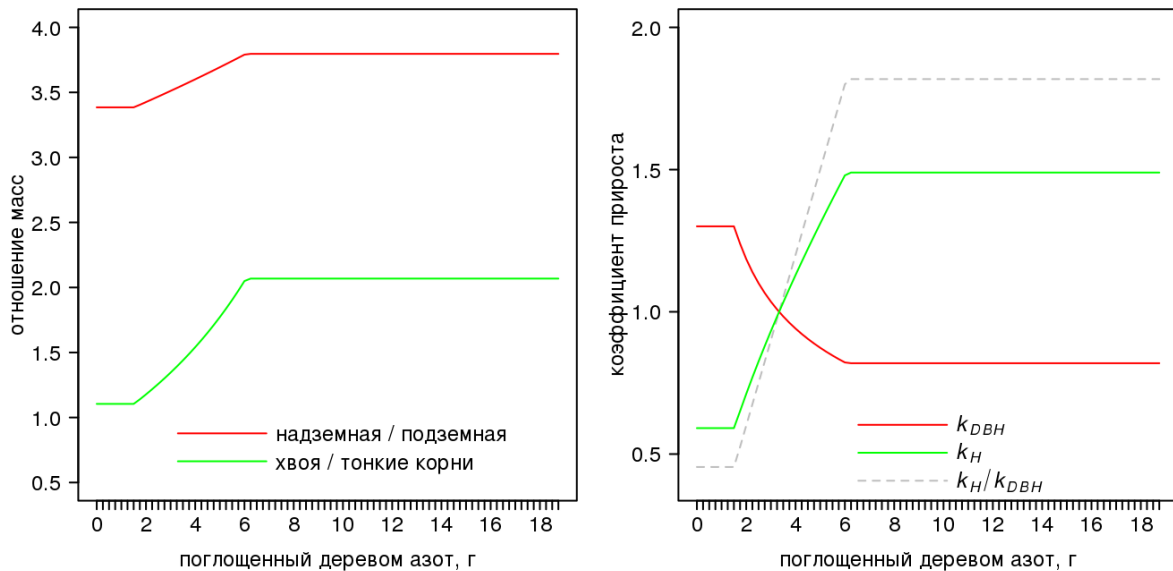
**Рис. 11.** Зависимость массы ствола от его высоты (*H*) и диаметра на высоте 1.3 м (*DBH*).



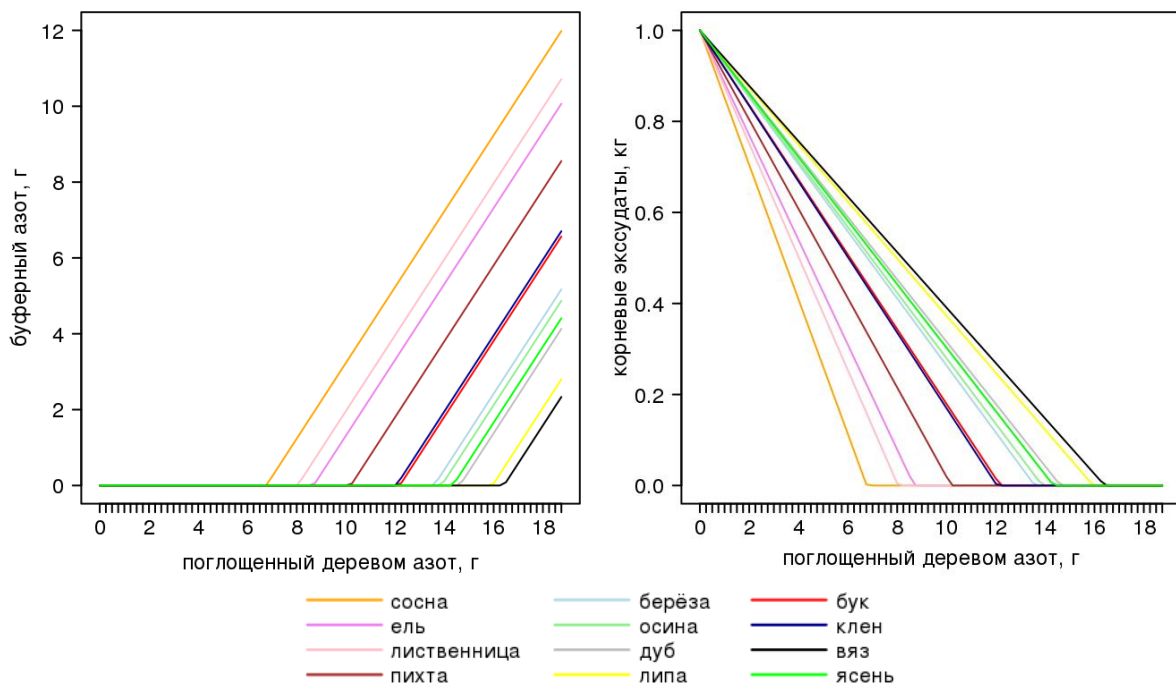
**Рис. 12.** Смоделированное распределение биомассы дерева по фракциям (слева) и соотношение годичных приростов разных фракций (справа) в ходе онтогенеза (на примере ели). Модификаторы, связанные с влажностью и трофностью местообитания, а также с перераспределением прироста в зависимости от типа лимитирующего фактора, в данном примере не применялись.



**Рис. 13.** Относительный годичный прирост диаметра ствола в ходе онтогенеза (отношение величины диаметра за текущий год к значению за предшествующий год) на примере ели. Модификаторы, связанные с влажностью и трофностью местообитания, а также с перераспределением прироста в зависимости от типа лимитирующего фактора, в данном примере не применялись.



**Рис. 14.** Соотношение между приростом надземных и подземных органов, а также отдельно – между приростом хвои и тонких корней (слева) и соотношение между коэффициентами прироста высоты и диаметра ствола (справа) в зависимости от количества поглощенного деревом азота (на 1 кг общего прироста) на примере ели с  $DBH = 30$  см. Модификаторы, связанные с влажностью и трофностью местообитания, в данном примере не применялись.



**Рис. 15.** Количество буферного азота и корневых экссудатов в зависимости от количества поглощенного деревом азота (на 1 кг общего прироста). В данном примере чистая первичная продукция ( $NPP$ ) принята за  $1 \text{ кг} \cdot \text{год}^{-1}$  (в пересчете на углерод).

### 3. ПРИМЕР РАБОТЫ МОДЕЛИ

Для проверки корректности работы модели был сконструирован набор сценариев, имитирующих древостой с различной пространственной структурой на разных стадиях развития и выполняемых на виртуальной площадке размером  $100 \times 100$  м, разделенной



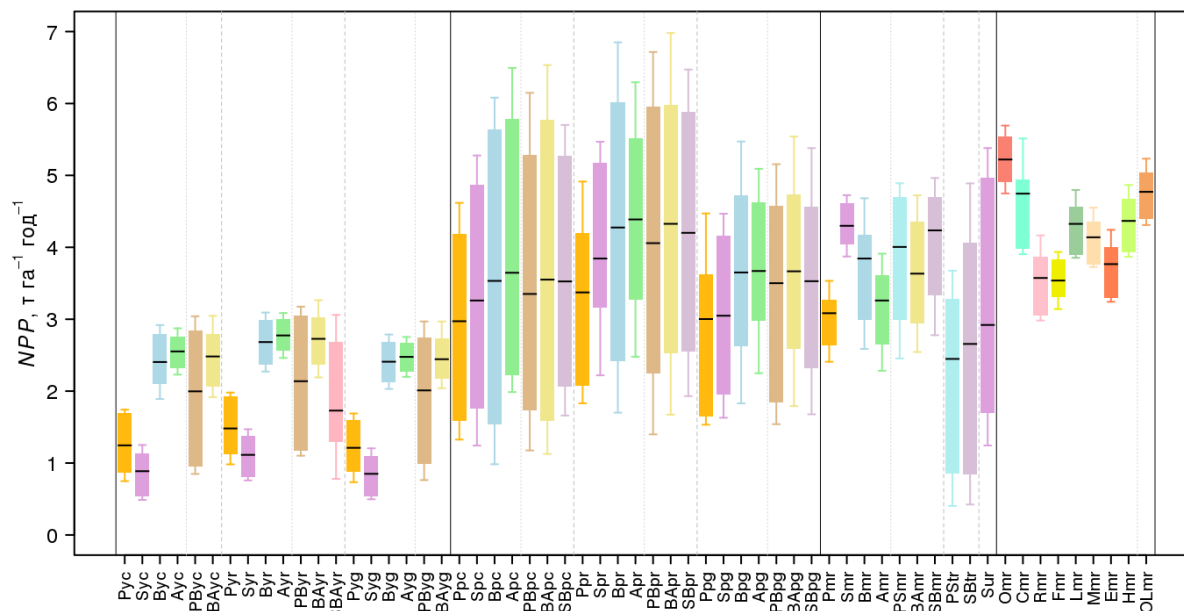
на ячейки размером  $0.5 \times 0.5$  м. Для устранения краевого эффекта был использован прием «заворачивания на тор» [3]. Имитировалось три вида пространственной структуры: регулярная (посадка деревьев по квадратной решетке), случайная и групповая (расположение деревьев несколькими плотными кластерами по алгоритму Ньюмана–Скотта [4]).

Данное тестирование можно рассматривать как предварительное в силу ряда допущений. Во-первых, описанная в статье модель расчета чистой первичной продукции является составной частью комплексной модели лесной экосистемы, часть блоков которой на данный момент только находится в разработке, что исключает возможность динамического моделирования развития древостоя. Чтобы нивелировать данное ограничение, для имитационных экспериментов были подобраны древостои разного возраста, позволяющие оценить изменение чистой первичной продукции на разных стадиях развития. В качестве входных данных использовалось количество перехваченной каждым деревом ФАР и потребленного азота почвы, рассчитанные ранее в ходе тестирования моделей корневой [5] и кроновой [6] конкуренции для древостоев, сформированных сосной, березой и елью. Поскольку параметризация моделей корневой и кроновой конкуренции для остальных видов (лиственница, пихта, дуб, бук, липа, клен, вяз, ясень) не завершена, использовалось второе допущение: количества перехваченной ФАР и потребленного азота почвы для лиственницы было принято равными таковым у сосны, для пихты данные показатели были приняты равными таковым у ели. Для широколиственных видов деревьев количество перехваченной ФАР было принято равным аналогичному показателю у березы, а количество потребленного азота – равным таковому у ели. Почвенно-климатические условия были приняты соответствующими ТЛУ СЗ [7]. Для имитационных экспериментов с сосной, елью, березой, осиной, пихтой и лиственницей использовались погодные условия, соответствующие зоне южной тайги, для широколиственных видов – соответствующие подзоне хвойно-широколиственных лесов.

Результатом моделирования являлась оценка годичной чистой первичной продукции (*NPP*) в пересчете на 1 га. Поскольку модели конкуренции, примененные для оценки количества ресурса, полученного каждым деревом, позволяют учитывать неравномерность в их распределении между особями, данные имитационные эксперименты могут в неявном виде служить для оценки степени влияния этих показателей на продукцию биомассы. Оценка влияния неопределенности значений остальных параметров в данном исследовании не проводилась, но может быть выполнена аналитически на основе уравнений модели.

**Таблица 1.** Начальные параметры древостоев, использованные в имитационных экспериментах

древостой	возраст, лет	густота, шт·га <sup>-1</sup>	высота, м	диаметр ствола на высоте 1.3 м, см
молодняк	5	10000	$1.8 \pm 0.45$	$1 \pm 0.25$
средневозрастной	30	1600	$5 \pm 1.25$	$5 \pm 1.25$
спелый	70	448	$22 \pm 3.3$	$25 \pm 3.75$
2-ярусный	полог	70	$22 \pm 3.3$	$25 \pm 3.75$
	подрост	30	$5 \pm 1.25$	$5 \pm 1.25$
разновозрастной	20–230	768	1.9–19.2	4.1–38.9



**Рис. 16.** Результаты моделирования: чистая первичная продукция (в пересчете на углерод) древостоев разного состава. Расшифровка кодов сценариев: прописные буквы – вид дерева («А» – осина, «В» – береза, «Р» – сосна, «S» – ель, «О» – дуб, «С» – бук, «R» – лиственница, «F» – пихта, «L» – липа, «M» – клен, «Е» – вяз, «Н» – ясень); строчные буквы – возраст и пространственная структура древостоя («у» – молодняки, «р» – средневозрастные, «т» – спелые, «t» – двухярусные, «и» – разновозрастные, «г» – случайное расположение деревьев, «с» – групповое (кластеризованное), «g» – регулярное (по квадратной решетке). Показаны медианное значение, 1-й и 3-й квартили, стандартное отклонение.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Landsberg J.J., Waring R.H. *For. Ecol. Manag.* 1997. V. 95. № 3. P. 209–228. doi: [10.1016/S0378-1127\(97\)00026-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00026-1).
2. Быховец С.С., Комаров А.С. *Почвоведение*. 2002. № 4. С. 443–452.
3. Haefner J.W., Poole G.C., Dunn P.V., Decker R.T. *Ecol. Model.* 1991. V. 56. P. 221–244. doi: [10.1016/0304-3800\(91\)90201-B](https://doi.org/10.1016/0304-3800(91)90201-B).
4. Illian J., Penttinen A., Stoyan H., Stoyan. D. *Statistical analysis and modelling of spatial point patterns*. Chichester: John Wiley & Sons, 2008. 560 p. ISBN: 978-0-470-01491-2.
5. Shanin V., Mäkipää R., Shashkov M., Ivanova N., Shestibratov K., Moskalenko S., Rocheva L., Grabarnik P., Bobkova K., Manov A., Osipov A., Burnasheva E., Bezrukova M. *Eur. J. For. Res.* 2015. V. 134. № 6. P. 1055–1074. doi: [10.1007/s10342-015-0909-8](https://doi.org/10.1007/s10342-015-0909-8).
6. Шанин В.Н., Шашков М.П., Иванова Н.В., Быховец С.С., Фролов П.В., Грабарник П.Я. Модель конкуренции за свет в смешанных древостоях бореальной зоны. В: *Математическое моделирование в экологии: материалы Пятой Национальной научной конференции с международным участием, 16–20 октября 2017 г.* Пушино: ИФХиБПП РАН, 2017. С. 252–254.
7. Желдак В.И., Атрохин В.Г. *Лесоводство, ч. I*. М.: ВНИИЛМ, 2002. 336 с.