

УДК 630\*991+631

## ПОСТРОЕНИЕ КРИВЫХ ХОДА РОСТА ДРЕВОСТОЕВ НА ОСНОВЕ ОБОБЩЕННОЙ МОДЕЛИ БЕРТАЛАНФИ ПО ДАННЫМ ГОСУДАРСТВЕННОГО ЛЕСНОГО РЕЕСТРА

© 2019 г. М. Д. Корзухин\*

*Институт глобального климата и экологии Росгидромета и РАН,  
ул. Глебовская, 20Б, Москва, 107258 Россия*

\*E-mail: mdkorz@gmail.com

Поступила в редакцию 10.01.2018 г.

После доработки 10.04.2018 г.

Принята к публикации 03.12.2018 г.

Сформулирована модель роста древостоя, примененная к данным Государственного лесного реестра за 2013 г. в разрезе субъектов РФ. Определена динамика удельных запасов древесины с возрастом  $t$ ,  $V(t)$  ( $\text{м}^3 \text{га}^{-1}$ ): построены кривые хода роста (КХР) пород по наблюдаемым значениям удельных запасов  $U_k$ ,  $\text{м}^3 \text{га}^{-1}$  в шести группах возраста. Модель имеет вид двух динамических уравнений и выведена из физически правдоподобных предположений; за основу взята модель роста Берталанфи. Отличие предлагаемой модели от имеющихся в литературе – способность описывать немонотонную динамику, а именно, часто наблюдаемое падение  $U_k$  в старших возрастах (для спелых и перестойных древостоев). Полученные интерполирующие кривые (1326 шт.) предполагается использовать при подготовке Национального доклада о кадастре парниковых газов, где применяется алгоритм модели РОБУЛ (Региональная оценка баланса углерода лесов).

*Ключевые слова:* кривая хода роста, Государственный лесной реестр, модель роста древостоя.

DOI: 10.1134/S0024114819020049

Отчетные данные Государственного лесного реестра содержат величины:  $V_k$  – запас древесины,  $\text{м}^3$ ,  $S_k$  – площади преобладающей породы, га;  $k = 1, \dots, 6$  – номер группы возраста. В совокупности они позволяют найти значения удельных запасов  $U_k = V_k/S_k$ ,  $\text{м}^3 \text{га}^{-1}$ . Существенно, что  $U_k$  – это возрастные распределения, измеренные в некоторый момент времени, а не собственно кривые хода роста (КХР) (развитие во времени). Считать непосредственно по ним, например, прирост биомассы (а это частое использование КХР) некорректно ввиду отсутствия данных в некоторых группах, немонотонности по возрасту или очевидного измерительного “шума”. Единственная допускаемая немонотонность – это падение  $U_k$  в старших возрастах (для спелых и перестойных древостоев). Независимо от экологических причин этого падения есть все основания считать его не измерительным артефактом, а реальным явлением; на это, в частности, указывают модальные таблицы хода роста (ТХР) (Швиденко и др., 2008), индивидуальные пробные площади (Кузьмичев, 1977), ТХР для Онтарио, Канада (Penner et al., 2008).

Прямые наблюдения хода роста на протяжении развития древостоя затруднены из-за низкой

скорости процесса. В такой ситуации применяется эргодическая гипотеза: средние по пространству значения  $U_k$ , измеренные в некоторый момент времени, в разумной мере дают возможность оценить развитие древостоя с возрастом  $k$  (подробнее см. (Карев, 2001)). Эргодическая гипотеза (явно или неявно) широко применяется в естественных науках.

Для получения КХР из величин  $U_k$  последние необходимо интерполировать гладкими кривыми того или иного типа. Лесоведение изобилует формулами, используемыми для этой цели; большинство из них является формально-регрессионными кривыми, почти или совсем не имеющими физической интерпретации. Часть моделей имеет механизмную (“process based”) и экофизиологическую основу. Большинство моделей динамики насаждений основываются на формализации углеродного баланса (Карев, 2001; Суховольский, Иванова, 2013; Aleksandrov, Golitsyn, 2015), в более реалистических случаях дополняемого балансом  $\text{H}_2\text{O}$  и введением климатических, почвенных и биотических факторов (см. обзоры в работах (Jorgensen, 2011; Pretzsch et al, 2015)). Предложены также модели, основанные на термодинамических гипотезах, предлагающие целостное описа-

ние леса (в частности – интересующих лесников одновозрастных насаждений) небольшим числом макроскопических параметров (Alexandrov, 2008; Александров, Голицын, 2012; Aleksandrov, Golitsyn, 2015). Однако до сих пор связь между регрессионным и экофизиологическим типами описаний слаба – КХР строятся тем или иным “сглаживанием” натуральных данных, а экологические модели ограничиваются точечными примерами. Экофизиологическую основу имеют все DGVMs (Dynamical global vegetation models), однако их цель не состоит в решении достаточно специальной задачи нахождения КХР (см. сравнительно полные обзоры в работах (Методы оценки ..., 2012, гл. 6; Корзухин, 2015)).

Специфика предлагаемой статьи заключается в применении физически обоснованной модели к массовому материалу по удельным запасам  $U_k$ , содержащихся в данных ГЛР. Прикладной аспект работы состоит в стремлении приобрести опыт интерполяции отчетных данных, с возможным формированием в будущем банка данных кривых хода роста для основных лесобразующих пород списка ГЛР.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Для исследования привлечены отчетные данные по площадям и запасам насаждений для покрытых лесом земель по состоянию на 01.01.2014 г. (форма 4-ДЛР “Распределение площади лесов и запасов древесины по преобладающим породам и группам возраста” ГЛР). Структура данных, использованных в расчетах, соответствовала принятой в методике РОБУЛ (Региональная оценка бюджета углерода лесов) для расчета баланса углерода лесов (Замолотчиков и др., 2011), а именно, площади и запасы исходных 66 пород списка ГЛР были сгруппированы в 12 индивидуальных и 4 обобщенных породы с заданными размерами возрастных классов (табл. 1). Данные дифференцированы по преобладающим породам, группам возраста, категории землепользования (леса защитные, резервные, эксплуатационные), субъекту Российской Федерации и широтной полосе. Каждый субъект Российской Федерации сопоставлен с макрорегионом (Европейско-Уральская часть, Западная Сибирь, Восточная Сибирь, Дальний Восток) и широтной полосой (северная – северные редколесья и северная тайга, средняя – средняя тайга и южная – южная тайга, смешанные, широколиственные леса и лесостепь).

Всего получено 1326 ненулевых независимых возрастных распределений  $U_k$ , каждое из которых рассматривается как оценка соответствующей КХР. Полнота данных ГЛР, имеющих отношение к задаче, приведена в табл. 2; число ненулевых то-

чек среди  $U_k$  для каждого случая (записи в банке данных) обозначено как  $Pn$ .

Расположение эмпирических точек радикально влияет на вид получаемой кривой хода роста  $V(t)$ . В частности, особый интерес представляет расположение точек  $U_k$  в старших группах возраста. Некоторые характеристики этого случая для информационно значимых 5 и 6 точек приведены в табл. 3. Как видим, суммарная площадь и число случаев с падением запасов в старших возрастах заметны среди всех вариантов. Прочие немонотонности (в младших группах) естественно считать измерительным шумом.

Модель Берталанфи (Bertalanffy, 1957) (утвердившееся в литературе название; в реальности модель имеет длительную предысторию с 20-х годов XX в.) состоит из одного динамического уравнения для биомассы организма  $m$ , описывающего рост за счет поглощения ресурса и ограничение роста за счет расхода ресурса:

$$dm/dt = fgm^q - rm. \quad (1)$$

Поглощение пропорционально поглощающей поверхности организма  $s$  (или соответствующей ей биомассе):

$$s = gm^q. \quad (2)$$

В уравнениях (1), (2)  $f$  – удельная скорость поглощения ресурса;  $g$ ,  $q$  – аллометрические параметры, связывающие биомассу  $m$  и поглощающую поверхность  $s$ ; ресурс расходуется пропорционально полной биомассе с удельной скоростью  $r$ . Согласно обзору L. von Bertalanffy (1957) для животных в зависимости от типа метаболизма  $2/3 \leq q \leq 1.0$ . В случае, когда рассматривается рост дерева,  $s$  – это его листовая поверхность, а расход состоит из опада, отмирания корней, некоторых компонентов дыхания. В то время как первое слабое имеет серьезные биологические основания, второе, ограничивающее рост, по существу полуэмпирично, поскольку причины ограничения роста дерева достоверно неизвестны, не говоря о том, что описание набора сложных процессов одним слагаемым  $r \times m$  – сильное огрубление.

Такое же по структуре уравнение применяется для описания динамики биомассы  $M$  единицы площади древостоя (например, Zeide, 1989; в популярной модели TRIFFID-Cox, 2001; Shvidenko et al., 2007; West et al., 2009; Alexandrov, Golitsyn, 2015; и др.), иногда – с обобщениями (Day, Taylor, 1997):

$$dM/dt = pM^q - rM, \quad (3)$$

где  $p = f \times g$ . Этот переход с методической точки зрения далеко не тривиален, так как  $M = m \times N$  ( $N$  – число деревьев) и описание динамики  $M$  требует по крайней мере двух уравнений (см. (Корзухин, Семевский, 1992)). Мощная теория

Таблица 1. Список пород (мета-пород) РОБУЛ с сопутствующими параметрами, данные ГЛР за 2013 г.

№ п/п	Название породы	Код породы ГЛР	Код породы РОБУЛ	Площадь занимаемая породой, км <sup>2</sup>	Доля в полной облесенной площади ("Всего")	Число записей в банке данных	Размер возрастного класса, лет
1	Сосна	101	101	1194931	0.155060	139	20
2	Ель	102	102	777069	0.100836	128	20
3	Пихта	103	103	142959	0.018551	72	20
4	Лиственница	104	104	2753201	0.357267	126	20
5	Сосна кедровая	105	105	388825	0.050456	63	40
6	Можжевельник	106	106	22	0.000003	1	20
7	Дуб высокоствольный	110	110	36788	0.004774	70	20
8	Дуб низкоствольный	111	111	31815	0.004128	75	10
9	Береза каменная	117	117	88898	0.011536	14	20
10	Прочие твердолиственные	112..116, 120..121	122	24134	0.003132	81	20
11	Береза	124	124	1175952	0.152597	143	10
12	Осина	125	125	240420	0.031198	138	10
13	Прочие мягколиственные	126..132	133	94356	0.012244	139	10
14	Прочие древесные породы	141..180	135	7584	0.000984	48	20
15	Кедровый стланик	191	191	385710	0.050051	29	20
16	Прочие кустарники	181..190, 193..204	139	363543	0.047175	99	5
	Всего			7706207	1.000000	1326	

**Таблица 2.** Встречаемость записей в базе данных с различным числом ненулевых точек среди  $U_k$  и другие характеристики данных ГЛР за 2013 г.

Число $Pn$ ненулевых точек среди $U_k$	Число записей в базе данных	Площадь, км <sup>2</sup>	Доля в полной площади
6	741	7422430	0.9632
5	175	239477	0.0311
4	128	29514	0.0038
3	85	7042	0.0009
2	89	4307	0.0006
1	108	3437	0.0004
Сумма	1326	7706207	1.0000

**Таблица 3.** Анализ монотонности–немонотонности величин  $U_k$ 

Тип расположения	Число случаев	Площадь, км <sup>2</sup>	Доля в полной площади
$Pn = 6$			
Все случаи	741	7422430	
Монотонный рост	317	2563070	0.345
Немонотонный рост для любых групп	424	4859360	0.655
$U_5 > U_6$ среди последних случаев	327	3081209	0.415
$Pn = 5$			
Все случаи	175	239477	
Монотонный рост	34	27160	0.113
Немонотонный рост для любых групп	141	212317	0.887
$U_5 > U_6$ среди последних случаев	82	106826	0.446

роста организмов, структуры и динамики леса (реально – древостоя) MST (Metabolic Scale Theory-Enquist et al., 2009; Kerkhoff and Enquist, 2006; West et al., 2009) предсказывает, что в соотношении (2) для организма  $q = 3/4$ , и что при определенных предположениях (в частности, при сомкнутом пологе) прирост биомассы древостоя также пропорционален поглощающей поверхности:

$$dM/dt = fS, \quad (4)$$

$$S = gM^q, \quad (5)$$

где  $S$  – площадь листы, соответствующая биомассе  $M$  но уже со степенью  $q = 3/5$  (Enquist et al., 2009). Все указывает на то, что величина  $q$  меняется в ходе развития насаждения.

В нашем случае в качестве исходного будет использоваться уравнение (3), с напоминанием, что оно менее обосновано, чем (1) и по существу является его аналогом. Общее решение уравнения (3) с начальным условием  $M(0) = M_0$  имеет вид:

$$M(t) = \left[ e^{-r(1-q)t} (M_0^{1-q} - p/r) + p/r \right]^{1/(1-q)}. \quad (6)$$

Очевидно, что это монотонная функция, которая непригодна для описания важного для нас случая немонотонности  $U_k$  в старших возрастах. Более

того, никакая немонотонная кривая  $X(t)$  не может быть решением любого одного (автономного) уравнения, поэтому искомая модель должна состоять по меньшей мере из двух динамических уравнений. Предлагаемое обобщение уравнения Бергаланфи, преодолевающее недостаточность одного уравнения, состоит: а) в разбивании популяции деревьев на несколько возрастных когорт; б) во введении конкурентного подавления роста младших когорт старшими.

В простейшем случае вводим две когорты. Подавление роста описываем типичным для лесной экологии множителем, пропорциональным количеству света, проходящему через слой листы толщиной LAI при коэффициенте поглощения  $k$ :

$$Q \sim \exp(-k \times \text{LAI}). \quad (7)$$

Поскольку  $\text{LAI} = S$  (равенство (5)), можно записать два динамических уравнения, правые части которых формализуют введенные выше процессы. Проще всего принять, что все особи старшей когорты выше особей младшей, тогда LAI в (7) – это полная листовая поверхность старшей когорты; в противном случае это ее часть. Натурные данные ГЛР приведены в переменных запаса стволовой древесины ( $\text{м}^3 \text{га}^{-1}$ ), так что КХР будут получены в тех же единицах. Поэтому, считая,

что запасы пропорциональны биомассе, модель запишем в переменных запасов младшей ( $V_1$ ), и старшей ( $V_2$ ) когорт; единица времени – 1 год:

$$dV_1/dt = p_2 \exp(-p_3 V_2^{p_4}) V_1^{p_4} - p_5 V_1 - p_6 V_1; \quad (8a)$$

$$dV_2/dt = p_2 V_2^{p_4} + p_5 V_1 - p_7 V_2. \quad (8b)$$

Смысл первых двух слагаемых ясен из предыдущего изложения; слагаемое  $p_5 V_1$  описывает демографический переход из младшей когорты в старшую; слагаемые  $p_6 V_1$ ,  $p_7 V_2$  – потери углерода на дыхание и гибель деревьев в каждой когорте.

Система уравнений (8) применялась для построения КХР при наличии 4, 5 или 6 ненулевых значений  $U_k$ . Случаи  $Pn = 1, 2$  и 3, несмотря на ничтожную представленность в общей площади (табл. 2), из обсчета не устранились, но к ним применялось базовое уравнение Бергаланфи

$$dV_1/dt = p_2 V_1^{p_4} - p_5 V_1, \quad (9)$$

решавшееся с начальным условием  $V_1(0) = p_1$ . При  $Pn = 1$  свободным считался параметр  $p_1$  – начальное условие; следуя (Enquist et al. (2009)), бралось  $p_4 = 3/5$ ; назначался максимум  $V_1(t \rightarrow \infty) = V_{1max} = 1.2 \times U_k$  ( $U_k > 0$  – единственное ненулевое значение);  $p_5$  бралось как характерное время пребывания в состоянии 1,  $p_5 = 1/T_{max}$ , где  $T_{max}$  – старший возраст группы 6; окончательно из формулы, дающей максимум  $V_1$ :

$$V_{1max} = (p_2/p_5)^{1/(1-p_4)}, \quad (10)$$

$$p_2 = V_{1max}^{1-p_4} / T_{max}. \quad (11)$$

Целью всех этих манипуляций было добиться прохождения траектории в точности через значение  $U_k$ :  $V_1(t_k) = U_k$  ( $t_k$  – середина возрастного интервала группы  $k$ ). При  $Pn = 2$  схема оставалась той же, но траектория проводилась через значение  $U_{aver} = (U_{k1} + U_{k2})/2$ , где два значения  $U$  – единственные ненулевые величины, а  $U_{aver}$  соответствует возрасту  $t_{aver} = (t_{k1} + t_{k2})/2$ . При  $Pn = 3$  свободными считались параметры  $p_1, p_2, p_5$  (при  $p_4 = 3/5$ ).

Система уравнений (8) решалась численно с начальными условиями:

$$V_1(0) = p_1; \quad V_2(0) = 0 \quad (12)$$

на промежутке времени  $[0, T_{max}]$ . Расчетная кривая хода роста  $V(t)$  находилась как суммарный запас обеих когорт:

$$V(t) = V_1(t) + V_2(t). \quad (13)$$

Параметры получены минимизацией среднеквадратического отклонения

$$SD = \left[ \sum_{k=1}^{k=6} (U_k - V_k)^2 / Pn \right]^{1/2}. \quad (14)$$

**Таблица 4.** Качество подгонки модели (8) к данным ГЛР при 5 и 6 ненулевых значениях удельного запаса в группах возраста

ME	0	0.2	0.4	0.8	0.9	0.99	0.999	0.9999	1.0*
nn	13	5	32	51	333	384	95	3	

\* Получено округлением  $ME > 0.99995$  до 1. Примечание. Всего проанализировано 916 кривых.  $ME$  – эффективность модели (формула (15));  $nn$  – число случаев в банке данных (кривых хода роста), имеющих  $ME$  в указанном интервале.

Сумма берется только для  $U_k > 0$ ;  $V_k$  – значения  $V(t)$  в моменты времени, равные серединам возрастных интервалов групп возраста.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Собственно результаты состоят в найденных семи параметрах  $p_1..p_7$  для каждого из 1326 набора эмпирических точек  $U_1..U_6$ . Качество описания задается абсолютной величиной стандартного отклонения  $SD$  (см. уравнение (14)) в  $m^3 \text{ га}^{-1}$  на одну точку, точностью интерполяции и безразмерным критерием “эффективности модели”  $ME$  (“model efficiency” – по (Nash, Sutcliffe, 1970), который регулярно используется в современных экологических работах):

$$ME = 1 - \frac{\sum (U_k - V_k)^2}{\sum (U_k - U^{mean})^2}. \quad (15)$$

Значение  $ME$  может находиться в интервале  $(-\infty, 1)$ , где 1 соответствует наилучшему описанию данных моделью, 0 – качеству описания, совпадающему с описанием эмпирическим средним,  $ME < 0$  – непригодности используемой модели.

Прямым счетом до больших  $t$  были также найдены  $V_{max}$  – равновесные значения  $V(t)$ .

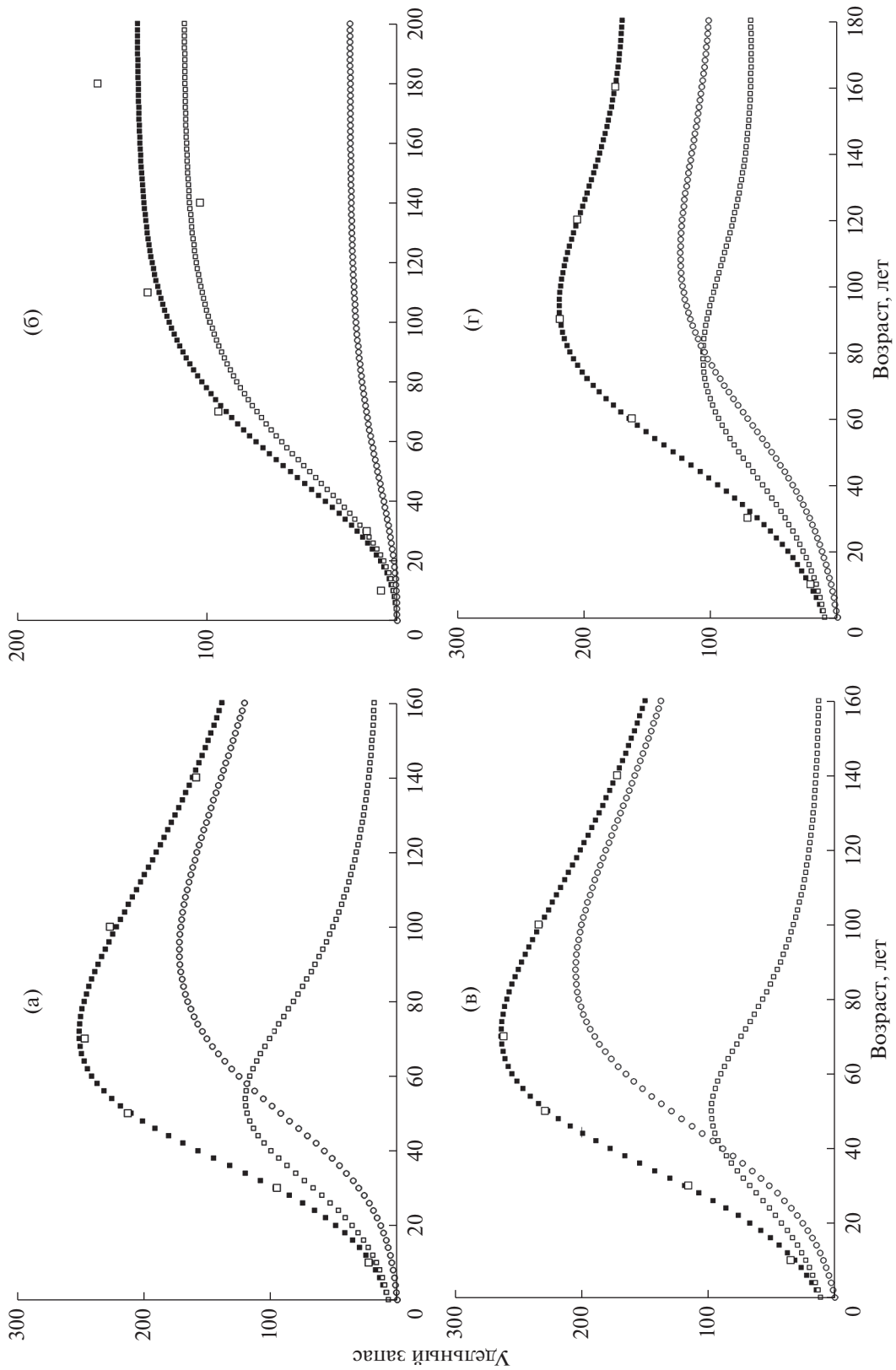
Распределение значений  $ME$  (15) для наиболее информационно надежных случаев с  $Pn = 5, 6$  дано в табл. 4.

Примеры полученных КХР приведены на рисунке. А, В, Г – случаи с немонотонным ростом; Б – случай монотонного роста, с которым прекрасно справляется модель.

Возможны два взгляда на уравнение (8).

Оно рассматривается только как инструмент интерполяции. В этом случае исследователь не обращает внимания на полученные значения параметров и вид кривых, но лишь на точность описания данных.

Также его можно рассмотреть и как инструмент интерполяции, и как физическую модель. В этом случае приходится оценивать реалистичность полученных величин параметров и вида



**Рис. 1.** Примеры интерполяции удельных запасов по данным ГЛР моделью (8):  
 □ — эмпирические значения, □ —  $V_1(t)$ , ○ —  $V_2(t)$ , ■ —  $V(t)$ . Подробную информацию см. в табл. 5.

Таблица 5. Параметры для примеров интерполяции КХР, приведенных на рисунке

Параметр	Рис. (а)	Рис. (б)	Рис. (с)	Рис. (д)
Субъект Федерации	Алтайский край	Красноярский край	Нижегородская обл.	Пермская обл.
Порода	Сосна	Лиственница	Сосна	Ель
Площадь, занятая породой, га	1042900	21103500	815000	4501600
Категория земель лесного фонда	Защитная	Эксплуатационная	Эксплуатационная	Эксплуатационная
$p_1, \text{м}^3 \text{га}^{-1}$	7.068970	0.221740	11.426892	10.149989
$p_2, \text{м}^{3(1-p_4)} \text{га}^{p_4-1} \text{год}^{-1}$	0.143978	0.328352	0.182715	0.175568
$p_3, \text{м}^{3p_4} \text{га}^{-p_4}$	0.010393	0.012665	0.004406	0.003682
$p_4$ , безразм.	0.990003	0.814332	0.990000	0.989536
$p_5, \text{год}^{-1}$	0.039546	0.018336	0.056431	0.043010
$p_6, \text{год}^{-1}$	0.009971	0.096691	0.046486	0.073705
$p_7, \text{год}^{-1}$	0.140527	0.167454	0.139587	0.124363
Точность интерполяции $SD$	3.26	15.47	2.25	3.22
Эффективность модели $ME$	0.9983	0.9218	0.9992	0.9980

кривых, корректировать их в случае нереалистичности; эта процедура существенно неформальна. Для  $Pn = 1, 2$  алгоритм подгонки исключал возможность “патологических” результатов; в остальных 1129 случаях эта ситуация встретилась примерно в 30 из них, и почти всегда нереально большим оказывалось значение  $V_{\max}$  в результате вырожденных случаев, когда найденные величины  $p_3$  или  $p_5$  равнялись нулю. Для устранения “патологии” достаточно было зафиксировать  $p_3 = p_{3\min} \sim 0.1$  (близко к типичным значениям для остальных случаев) или  $p_5 = p_{5\min} = 1/T_{\max}$  и пересчитать случай с небольшой потерей точности. Таким образом, исследователь всегда будет стоять перед альтернативой: предпочесть ли более высокую точность описания при нереалистических результатах или уменьшить ее в пользу физического правдоподобия.

Применение модели с семью параметрами для интерполяции эмпирической кривой, заданной шестью (а тем более меньшим числом) точек выглядит модельным излишеством. Распространено мнение, что если число параметров равно или более больше числа точек, то модель может с идеальной точностью описать “любые” данные; это очевидное заблуждение, легко опровергаемое примерами. В нашем случае численные эксперименты показали, что любое упрощение модели (8), например, положение  $p_3 \equiv 0$  (устранение конкурентного подавления), взятие  $p_6 \equiv p_7$  или фиксация  $p_4 = 3/5$  (строгое следование MST), лишает ее возможности описать падение  $U_k$  в старших возрастах — кривые  $V(t)$  становятся монотонными. Конечно, справедлив тезис, что в принципе воз-

можно другая модель с нужными свойствами, но с меньшим числом параметров; однако пока ее нет.

Представляет серьезный интерес сравнение значений найденных параметров с таковыми, измеряемыми в лесной экологии. Возможны следующие сопоставления:

Параметр  $p_2$  пропорционален произведению удельной скорости ассимиляции  $f$  и морфологического параметра  $g$  в равенстве (5); введя конверсионный коэффициент [запас  $\rightarrow$  биомасса]  $h$ , нетрудно получить, что  $p_2 = f \times g \times h^{p_4-1}$ .

Произведение  $p_3 \times V^{p_4}$  равно произведению коэффициента экстинкции  $k$  и  $S = LAI$  (листового индекса), откуда нетрудно получить, что  $p_3 = k \times g \times h^{p_4}$ .

Параметр аллометрии  $p_4$  ( $q$  в (2)) многократно измерялся в лесной экологии для отдельных деревьев, имеется также его теоретическая оценка; в нашем случае  $p_4$  ( $q$  в (5)) относится к насаждению и также может быть сопоставлен с соответствующими результатами.

При известных  $g, p_4$  и биомассе  $M$  можно найти величину LAI (5).

В итоге, четыре экологически важнейшие величины ( $f, k, q, LAI$ ) возможно сравнить с результатами их измерений и вычислений, содержащихся в огромной экологической литературе по проблеме. Однако данное сравнение достаточно объемно и не могло быть предпринято в рамках решавшейся в настоящей статье задачи.

Была испытана модель, аналогичная (8), но с большим числом возрастных когорт, конкретно — с четырьмя, и теми же параметрами  $p_1 \dots p_7$ . Качество описания данных практически не улучши-

лось, однако ввиду большей гибкости модель чаще стала вести себя как формально проведенный интерполяционный полином, т.е. фактически стала менее устойчивой (при использовании модели (8) встретилось лишь несколько таких случаев). В качестве базового рабочего варианта была оставлена модель (8).

Нам известны два модельных описания падения удельного запаса  $U$  в старших возрастах — W.A. Kurz, M.J. Apps (1999) (модель СВМ) и A. Shvidenko et al. (2007); оба используют эмпирически введенное экспоненциальное уменьшение  $I(t)$ . Две недавние модели динамики насаждения (Ogawa, 2017, 2018) сформулированы в механизменных терминах, однако описывают уменьшение в старших возрастах только биомассы листвы и дыхания насаждения.

Специфика отчетных данных ГЛР такова, что они игнорируют многопородность насаждений, сводя их к однопородной ситуации так называемой “преобладающей” породы (которая может представлять меньше половины суммарного запаса). В этом случае применение формально однопородной модели (8) означает, что мы описываем динамику некоторой обобщенной породы, состоящей из суммы реально наличествующих пород; соответственно, и полученные параметры являются обобщенными.

Любая модель или подразумевает, или явно использует какие-либо экологические механизмы. В нашем случае — это конкурентное подавление меньших деревьев большими. Это возможный (Binkley et al., 2002), но не единственный механизм, могущий объяснить падение запасов в старших возрастах. Например, М.В. Рогозин и Г.С. Разин (2015) указывают на возможные изменения классов бонитета, в частности, в старших возрастах насаждений, и для этого есть реальные экологические основания; тогда же могут ухудшаться условия воспроизводства насаждений или повышаться вероятность гибели деревьев. Скорее всего, имеют место разные причины эффекта, реализующиеся в различных ситуациях, их обзор выходит за рамки данной публикации.

**Заключение.** Динамическая модель использована для описания кривых хода роста, полученных по данным ГЛР. Все слагаемые в правых частях уравнений имеют прямую физическую интерпретацию. При построении модели использован один из возможных механизмов, объясняющих падение запасов в спелых и перестойных древостоях, а именно, конкурентное подавление когорты второго яруса старшей когортой. Полученное высокое качество описания всех 1326 описания кривых хода не исключает других вариантов описания немонотонной динамики.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александров Г.А., Голицын Г.С.* Критерий подобия для роста лесных насаждений // Доклады Академии наук. 2012. Т. 446. С. 110–113.
- Замолодчиков Д.Г., Грабовский В.И., Краев Г.Н.* Динамика бюджета углерода лесов России за два последних десятилетия // Лесоведение. 2011. № 6. С. 16–28.
- Карев Г.П.* Системное моделирование лесных сообществ // Сибирский экологический журн. 2001. № 4. С. 518–528.
- Корзухин М.Д.* Возможные расчетные оценки влияния климата на продуктивность лесов (обзор подходов) // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. М.: 2015. Т. XXVI. № 2. С. 33–58.
- Корзухин М.Д., Семевский Ф.Н.* Синэкология леса. — СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 192 с.
- Кузьмичев В.В.* Закономерности роста древостоев. Новосибирск: Наука, 1977. 160 с.
- Методы оценки последствий изменения климата для физических и биологических систем. Под ред. С.М. Семенова, М.: Росгидромет, 2012. 508 с.
- Рогозин М.В., Разин Г.С.* Модели динамики и моделирование развития древостоев // Сибирский лесной журн. 2015. № 2. С. 50–70.
- Суховольский В.Г., Иванова Ю.Д.* Оценка первичной продуктивности лесных насаждений с использованием модели распределения фитомассы по фракциям // Лесоведение. 2013. № 5. С. 20–28.
- Швиденко А.З., Щепаченко Д.Г., Нильссон С., Булуй Ю.И.* Таблицы и модели роста и биологической продуктивности насаждений основных лесообразующих пород Северной Евразии (нормативно-справочные материалы). Изд. 2-е. М.: Рослесхоз, Международный институт прикладного системного анализа, 2008. 886 с.
- Alexandrov G.A.* Forest growth in the light of the thermodynamic theory of ecological systems // Ecological Modelling. 2008. V. 216. № 2. P. 102–106.
- Alexandrov G.A., Golitsyn G.S.* Biological age from the viewpoint of the thermodynamic theory of ecological systems // Ecological Modelling. 2015. V. 313. № 2. P. 103–108.
- Bertalanffy L., von.* Quantitative laws in metabolism and growth // The Quarterly Review of Biology. 1957. V. 32. P. 217–231.
- Binkley D., Stape J.L., Ryan M.G., Barnard H.R., Fownes J.* Age-related decline in forest ecosystem growth: an individual-tree, stand-structure hypothesis // Ecosystems. 2002. V. 5. № 1. P. 58–67.
- Cox P.M.* Description of the ‘TRIFFID’ dynamic global vegetation model // (Hadley Centre Technical note 24). London, UK: Hadley Centre, Meteorological Office, 2001. 16 p.
- Day T., Taylor P.D.* Von Bertalanffy’s growth equation should not be used to model age and size at maturity // The American Naturalist. 1997. V. 149. № 2. P. 381–393.
- Enquist B.J., West G.B., Brown J.H.* (II) Extensions and evaluations of a general quantitative theory of forest structure and dynamics // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. 2009. V. 106. № 17. P. 7046–7051.
- Jorgensen S.E.* Chapter 6 Models of forest ecosystems // Handbook of ecological models used in ecosystem and environmental management / Ed. by S.E. Jorgensen, Boca Ra-



- ton, Florida, USA: CRC Press, Taylor & Francis Group. 2011. P. 161–174.
- Kerkhoff A.J., Enquist B.J. Ecosystem allometry: the scaling of nutrient stocks and primary productivity across plant communities // *Ecology Letters*. 2006. V. 9. № 4. P. 419–427.
- Kurz W.A., Apps M.J. A 70-year retrospective analysis of carbon fluxes in the Canadian forest sector // *Ecological Applications*. 1999. V. 9 (2). P. 526–547.
- Nash J.E., Sutcliffe J.V. River flow forecasting through conceptual models part I – A discussion of principles // *J. Hydrology*. 1970. V. 10. № 3. P. 282–290.
- Ogawa K. Modeling age-related stand respiration changes in forest stands under the self-thinning law // *Ecological Modelling*. 2017. V. 349. № 1. P. 62–68.
- Ogawa K. Mathematical consideration of the age-related decline in leaf biomass in forest stands under the self-thinning law // *Ecological Modelling*. 2018. V. 372. № 1. P. 64–69.
- Penner M., Woods M., Parton J., Stinson A. Validation of empirical yield curves for natural-origin stands in boreal Ontario // *The Forestry Chronicle*. 2008. V. 84. № 5. P. 704–717.
- Pretzsch H., Forrester D.I., Rötzer T. Representation of species mixing in forest growth models. A review and perspective // *Ecological Modelling*. 2015. V. 313. P. 276–292.
- Shvidenko A., Schepschenko D., Nilsson S., Boulouï Y. Semi-empirical models for assessing biological productivity of Northern Eurasian forests // *Ecological Modeling*. 2007. V. 204. № 1–2. P. 163–179.
- West G.B., Enquist B.J., Brown J.H. (I) A general quantitative theory of forest structure and dynamics // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 2009. V. 106. № 17. P. 7040–7045.
- Zeide B. Accuracy of equations describing diameter growth // *Canadian J. Forest Research*. 1989. V. 19. № 10. P. 1283–1286.

## Generalized von Bertalanffy's Model Applied to Yield Curve Calculation Based on the State Forest Inventory Data

M. D. Korzukhin\*

*Institute of Global Climate and Ecology  
Glebovskaya st. 20B, Moscow, 107258, Russia*

\*E-mail: mdkorz@gmail.com

Received 10 January 2018

Revised 13 March 2018

Accepted 3 December 2018

The stand growth model was described. It was applied to data of the State Forest Inventory (SFI) 2013, classified by administrative units of the Russian Federation. Age dynamics of total yields of timber,  $V(t)$ ,  $\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$  (where  $t$  is stand age), were specified with yield curves based on observed storages  $U_k$ ,  $\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$  in six age groups. The model represents the system of two dynamic equations derived from realistic physical hypothesis. It was inspired by the von Bertalanffy growth model. Compared to published analogues, our model is capable to describe non-monotonous dynamics, involving drops of  $U_k$ , a common feature in mature and old growth stands. 1326 interpolated yield curves will be used in the National Inventory of Greenhouse Gases, employing ROBUL (Regional Assessment of a Forest Carbon Budget) model.

*Keywords: yield curves, the State Forest Inventories, stand growth models.*

### REFERENCES

- Alexandrov G.A., Forest growth in the light of the thermodynamic theory of ecological systems, *Ecological Modelling*, 2008, Vol. 216, No. 2, pp. 102–106.
- Alexandrov G.A., Golitsyn G.S., Biological age from the viewpoint of the thermodynamic theory of ecological systems, *Ecological Modelling*, 2015, Vol. 313, No. 2, pp. 103–108.
- Alexandrov G.A., Golitsyn G.S., A similarity criterion for the forest stand growth, *Doklady Biological Sciences*, 2012, Vol. 446, No. 1, pp. 293–296.
- Binkley D., Stape J.L., Ryan M.G., Barnard H.R., Fownes J., Age-related Decline in Forest Ecosystem Growth: An Individual-Tree, Stand-Structure Hypothesis, *Ecosystems*, 2002, Vol. 5, No. 1, pp. 58–67.
- Karev G.P., Sistemnoe modelirovanie lesnykh soobshchestv (System modeling of forest communities), *Sibirskii ecologiccheskyi zhurnal*, 2001, Vol. 8, No. 5, pp. 519–528.
- Day T., Taylor P.D., Von Bertalanffy's growth equation should not be used to model age and size at maturity, *The American Naturalist*, 1997, Vol. 149, No. 2, pp. 381–393.
- Enquist B.J., West G.B., Brown J.H., Extensions and evaluations of a general quantitative theory of forest structure and dynamics, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2009, Vol. 106, No. 17, pp. 7046–7051.  
[http://climate.uvic.ca/model/common/HCTN\\_24.pdf](http://climate.uvic.ca/model/common/HCTN_24.pdf), (26 November 2018).
- <http://forestresearch.ca/Projects/fibre/YC-PJ1-SP1-SB1-PO1-SF1.pdf>, (26 November 2018).
- Jørgensen S.E., Models of forest ecosystems, In: *Handbook of ecological models used in ecosystem and environmental management* Boca Raton: CRC Press, 2011, pp. 161–174 (636 p.).

- Kerkhoff A.J., Enquist B.J., Ecosystem allometry: the scaling of nutrient stocks and primary productivity across plant communities, *Ecology Letters*, 2006, Vol. 9, No. 4, pp. 419–427.
- Korzukhin M.D., Raschetnye otsenki vliyaniya izmeneniya klimata na produktivnost' lesov (obzor podkhodov) (Quantitative estimates of the impact of climate change on forest productivity (review of approaches)), *Problemy ekologicheskogo monitoringa i modelirovaniya ekosistem*, 2015, Vol. 26, No. 2, pp. 33–58.
- Korzukhin M.D., Semevskii F.N., *Sinekologiya lesa* (Synecology of forest), Saint Petersburg: Gidrometeoizdat, 1992, 192 p.
- Kurz W.A., Apps M.J., A 70-year retrospective analysis of carbon fluxes in the Canadian forest sector, *Ecological Applications*, 1999, Vol. 9, No. 2, pp. 526–547.
- Kuz'michev V.V., *Zakonomernosti rosta drevostoev* (Features of stand growth), Novosibirsk: Nauka, 1977, 160 p.
- Nash J.E., Sutcliffe J.V., River flow forecasting through conceptual models part I – A discussion of principles, *Journal of Hydrology*, 1970, Vol. 10, No. 3, pp. 282–290.
- Ogawa K., Mathematical consideration of the age-related decline in leaf biomass in forest stands under the self-thinning law, *Ecological Modelling*, 2018, Vol. 372, pp. 64–69.
- Ogawa K., Modeling age-related stand respiration changes in forest stands under the self-thinning law, *Ecological Modelling*, 2017, Vol. 349, pp. 62–68.
- Penner M., Woods M., Parton J., Stinson A., Validation of empirical yield curves for natural-origin stands in boreal Ontario, *The Forestry Chronicle*, 2008, Vol. 84, No. 5, pp. 704–717.
- Pretzsch H., Forrester D.I., Rötzer T., Representation of species mixing in forest growth models. A review and perspective, *Ecological Modelling*, 2015, Vol. 313, pp. 276–292.
- Rogozin M.V., Razin G.S., Modeli dinamiki i modelirovanie razvitiya drevostoev (Dynamics models and modeling of tree stand development), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2015, No. 2, pp. 50–70.
- Semenov S.M., *Metody otsenki posledstviya izmeneniya klimata dlya fizicheskikh i biologicheskikh sistem* (Methods of assessment of climate change effect on physical and biological systems), Moscow: Planeta, 2012, 511 p.
- Shvidenko A., Schepaschenko D., Nilsson S., Bouloui Y., Semi-empirical models for assessing biological productivity of Northern Eurasian forests, *Ecological Modelling*, 2007, Vol. 204, No. 1, pp. 163–179.
- Shvidenko A.Z., Shchepashchenko D.G., Nil'son S., Bului Y.I., *Tablitsy i modeli khoda rosta i produktivnosti nasazhdenii osnovnykh lesoobrazuyushchikh porod Severnoi Evrazii: normativno-spravochnye materialy* (Tables and models of growth and productivity of forests of major forest forming species of Northern Eurasia), Moscow: Izd-vo Rossleskhoz, IIASA, 2008, 886 p.
- Soukhovolsky V.G., Ivanova J.D., Estimation of forest-stand net primary productivity using fraction phytomass distribution model, *Contemporary Problems of Ecology*, 2013, Vol. 6, No. 7, pp. 700–707.
- Bertalanffy L., von, Quantitative Laws in Metabolism and Growth, *The Quarterly Review of Biology*, 1957, Vol. 32, No. 3, pp. 217–231.
- West G.B., Enquist B.J., Brown J.H., A general quantitative theory of forest structure and dynamics, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2009, Vol. 106, No. 17, pp. 7040.
- Zamolodchikov D.G., Grabovskii V.I., Kraev G.N., A twenty year retrospective on the forest carbon dynamics, *Contemporary Problems of Ecology*, 2011, Vol. 4, No. 7, pp. 706–715.
- Zeide B., Accuracy of equations describing diameter growth, *Canadian Journal of Forest Research*, 1989, Vol. 19, No. 10, pp. 1283–1286.