

УДК 574.5:51-7:62

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПЕРЕХОДОВ МЕЖДУ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИМИ СОСТОЯНИЯМИ ЛИСТВЕННИЦЫ, СОСНЫ И КЕДРА В СЕВЕРНОЙ ТАЙГЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ¹

© 2021 г. В. Р. Цибульский^{a, *}, И. Г. Соловьев^{a, b}, Д. В. Московченко^{a, c}, Д. А. Говорков^{a, b}
^aФИЦ “Тюменский научный центр СО РАН”, структурное подразделение “Институт проблем освоения Севера”, ул. Малыгина, 86, Тюмень, 625026 Россия

^bТюменский индустриальный университет, ул. Володарского, 38, Тюмень, 625000 Россия

^cТюменский государственный университет, ул. Володарского, 6, Тюмень, 625003 Россия

*E-mail: v-tsib@yandex.ru

Поступила в редакцию 30.07.2018 г.

После доработки 30.12.2018 г.

Принята к публикации 07.10.2020 г.

Для оценки изменения биоразнообразия на уровне видов необходима динамическая модель популяции эдификатора, определяющего соответствующий биом территории. В статье предложен аналитический метод определения возрастных границ между ювенильным и виргинильным, виргинильным и генеративным онтогенетическими состояниями деревьев хвойных пород, имеющих важное значение при идентификации популяционных моделей. В основе метода определения указанных границ принята функция роста Томазиуса, применимая как для объемных оценок, так и для высоты и диаметра деревьев. В нашем случае она описывает рост радиуса на уровне 1.3 м как наиболее доступный параметр при проведении натуральных наблюдений. Эта функция представляет собой симметричную сигмоиду, что не соответствует реальным данным роста для хвойных пород. Для устранения этого недостатка предложено ввести нелинейность в степенной показатель модели. Идентификация модели осуществлялась путем последовательных приближений модели и кривых роста, полученных как усреднение реальных временных рядов на основе древесно-кольцевых хронологий деревьев – эдификаторов северной тайги Западной Сибири: лиственницы, сосны и кедра. Ранее авторами была опробована методика определения искомых границ онтогенетических состояний в моменты равенства нулю второй и третьей производных кривых роста, заданных в виде полиномов третьей и четвертой степени и полученных на основе статистической обработки реальных данных. В данном случае предлагается границы определять по функциям, имеющим биофизический смысл, т.е. дожитие и рождаемость или рост и торможение. Кроме того, границы определяются по второй производной кривой роста по достижении ею в первом случае максимума, во втором – минимума. Это значительно облегчает понимание и получение результатов. В статье приведены усредненные кривые роста лиственницы, сосны и кедра для районов вблизи поселков Сидоровск, Вынгапур, Красноселькуп и Толька (Ямало-Ненецкий автономный округ), а также временные отметки границ исследуемых онтогенетических состояний и коэффициенты моделей для них.

Ключевые слова: хвойные деревья, онтогенетические состояния, границы, определение, модели.

DOI: 10.31857/S0024114821010101

Проблема оценки устойчивости биоразнообразия на севере климатической зоны Западной Сибири в значительной степени определяется деревьями-эдификаторами, отражающими специфический для них биом и в конечном счете – фитоценоз территории (Свирижев, Логофет, 1978; Лукина и др., 2015). На границе лесотундры и тундры такими эдификаторами являются лиственница, сосна и кедр. Искомая оценка может быть реализована на основе динамических мате-

матических моделей популяции указанных деревьев (Смирнова и др., 1993).

Для проведения исследований влияния различных внешних факторов на продуктивность древостоя во времени разрабатывались динамические модели начиная от Г. Бэкмана, Х. Томазиуса (Лир и др., 1974) и заканчивая более поздними публикациями (Хильми, 1957; Петровский, 1968; Карев, 1983; Куль, Оя, 1984; Носова и др., 2005; Желдак и др., 2013; Колобов, 2014). Большинство из указанных моделей являются нелинейными и содержат различные трудно определяемые пока-

¹ Работа выполнена в соответствии с планом НИР ТюмНЦ СО РАН на 2018–2020 гг. (0371-2018-0032).

Таблица 1. Временные ряды древесно-кольцевых хронологий лиственницы, сосны и кедра

Сидоровск (66°40' с.ш., 82°20' в.д.) (Лиственница)		Вынгапур (62°93' с.ш., 76°38' в.д.) (Сосна)		Толька (64°00' с.ш., 82°02' в.д.), Красноселькуп (65°07' с.ш., 82°46' в.д.) (Кедр)	
№	годы	№	годы	№	годы
863051	1786–1990	080421	1796–1994	С-10	1729–1994
863071	1779–1990	080431	1792–1994	С-0	1585–1994
863072	1786–1990	080441	1802–1994		
863102	1767–1990	080442	1796–1994		

затели. Модели полученные на основе теории вероятностей и “теории встреч”, впервые предложенные Р. Глокером (Лир и др., 1974) успешно применяются и сейчас.

В настоящее время некоторые ученые рассматривают модели динамики древостоев с позиций уточнения влияния изреживания и возрастного умирания на воспроизводимость: например, это (Березовская, Карев, 2015; Soukhovolsky, Ivanova, 2018). Для мониторинга биоразнообразия лесов интересны работы по моделям биологических сообществ в виде проекционных матриц (Уланова и др., 2002; Кузнецов, 2006, Авдеева, Кузьмичев, 2007). Эти модели базируются на возрастной оценке фаз роста популяций и периодических натуральных наблюдениях плотности в этих фазах. Имеются только отдельные попытки разработать и идентифицировать такие модели для лесных сообществ (Фардеева, Исламова, 2007; Евстигнеев, 2014).

Одной из проблем в таких работах является соответствие возрастного разделения фаз роста и данных по рождаемости, полученных при натуральных мониторинговых наблюдениях. Если плотность по возрастам можно определить, применяя возрастную классификацию (Загреев и др., 1992), то для определения границ фаз необходимо использовать традиционные показатели: высота, высота основания кроны, порядок ветвления, диаметр ствола на уровне 1.3 м и др. (Евстигнеев, 2014). Это затрудняет работу при коротких экспедиционных исследованиях.

Авторами предпринята попытка определить эти границы по изгибу кривых роста на модельных деревьях самых больших диаметров и высоты, чаще всего субсенильного возраста, из предположения, что выделенный участок является частью нормальной ценопопуляции по Т.А. Работнову (Смирнова и др., 1993). По Г.П. Кареву (1999) это ближе всего к “ценнону”, т.е. участку (“ячейке”) в географическом и фазовом пространстве с однородной лесной субпопуляцией. Такой метод позволяет более определенно, в математическом смысле, привязывать границы фаз онтогенеза дерева к свойствам функции роста (прироста).

Конечной целью наших исследований является разработка модели популяции дерева-эдификатора на основе получения информации (кernов) роста по радиусу (диаметру) внутри каждого класса роста, в том числе и в субсенильной части возраста.

В данной статье предлагается формализация известной методики выделения “фаз развития” точками перегиба хода роста древостоя (см., например, (Березовская, Карев, 2015)), используя кривые роста (прироста) по диаметру модельного дерева (группы) в субсенильной фазе.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА.

Для апробации предлагаемой методики были взяты по четыре временных ряда древесно-кольцевых хронологий (ДКХ) деревьев-эдификаторов: лиственницы и сосны в международной базе данных древесных колец (The International Tree-Ring Data Bank of National Centers for Environmental Information) вблизи поселков Сидоровск и Вынгапур (Ямало-Ненецкий автономный округ) и два ряда кедров около поселков Красноселькуп и Толька (Ямало-Ненецкий автономный округ). И первые и вторые получены С.П. Арефьевым в результате экспедиционных исследований. Районы исследований с координатами отбора kernов и номерами временных рядов приведены в табл. 1, что позволяет любому исследователю найти соответствующие ряды данных. Для усреднения кривых роста временные ряды приведены к единице путем деления на r_{\max} на дату взятия пробы (керна) на уровне 1.3 м. Временные ряды выбирались для деревьев без угнетения роста, т.е., для более освещенных участков леса.

При выборе выделенного участка для идентификации модели популяции рекомендуется для определения границ фаз использовать деревья субсенильного возраста со здоровой кроной.

Для хвойных пород различают онтогенетические состояния как у большинства деревьев. При описании их будем отмечать только признаки, говорящие о скорости роста по высоте и диаметру и биофизическом смысле этих состояний.

1. Проростки, всходы (*p*). Начинаются после выхода зародыша из оболочки семени (прорастание) и длятся до появления первых хвоинок-семядолей (чаще 6–7 шт.) не более года. Завершается образованием верхушечной почки, из которой на второй год формируется центральный побег со своей хвоей. Корневая система представлена обычно осевым корнем. Чаще всего большинство авторов объединяют эти два состояния, называя предювенильной фазой (Николаева и др., 2008), проростками (Фардеева, Исламова, 2007). Для хвойных растений – лиственницы сибирской, сосны и кедра средняя высота 4–9 см, средняя глубина проникновения корневой системы от 4 до 12 см. Биофизический смысл этих состояний заключается вначале в гетеротрофном, а затем в автотрофном питании.

На второй год (автотрофный) происходит формирование центрального неветвящегося побега со своей хвоей и корневой системой с малочисленными боковыми корнями. Верхушечная почка раскрывается и образует прирост ствола в высоту (1–4) см – надсемядольное междоузлие (эпикотиль). Корень проникает в почву на глубину до 10–15 см. Продолжительность фазы составляет 2–5 лет до отмирания семядолей и появления укороченных побегов (Николаева и др., 2008; Евстигнеев, 2014; Evstigneev, Korotkov, 2016).

2. Ювенильная фаза (*j*) начинается с отмирания семядолей до первого ветвления и продолжается 2–3 г. В этой фазе годичный прирост в высоту невелик 5–10 см, корни углубляются на 5–10 см, образуются боковые корни с ответвлениями. Растения находятся в травяно-кустарничковом ярусе (Смирнова и др., 2001; Николаева и др., 2008; Евстигнеев, 2014). Недоразвитость системы питания (корневая и ветвление) не позволяют обеспечивать значительный рост в высоту и в диаметре. При этом у большинства хвойных в этом состоянии наблюдается хорошая теневыносливость.

3. Имматурная фаза (*im*) начинается с появления боковых ветвей. Происходит усиление роста ствола в высоту, при этом его диаметр в первые годы остается небольшим. Формируются боковые и придаточные корни. Фаза длится 2–9 лет, в течение которой растения выходят к кустарниковому ярусу (Смирнова, Бобровский, 2001). Годичный прирост составляет по высоте 3–20 см, по диаметру 0.05–1.5 мм (Фардеева, Исламова, 2007; Николаева и др., 2008; Евстигнеев, 2014).

Эта фаза считается промежуточной между ювенильной и виргинильной, в ней уже в достаточной степени организованы процессы фотосинтеза и ассимиляции (Крамер, Козловский, 1983; Смирнова, Бобровский, 2001), что создает предпосылки для перехода от небольшого прироста к максимально возможному.

4. Виргинильная фаза (*v*) характеризуется сформировавшейся удлиненной кроной с отсутствием у лиственницы и сосны сухих боковых ветвей на большей части высоты ствола (до 60%). Происходит фотосинтез, ассимиляция и функционирование меристем в полном объеме. При этом ускоряется рост центрального побега и боковых. Наблюдается формирование значительного количества мощных боковых корней. В конце виргинильной фазы растения переходят в древесный ярус (Смирнова, Бобровский, 2001), появляются мужские и женские стробилы и после опыления первые шишки. Годичный прирост по высоте в южных зонах может достигать 60 см, в северных – до 30 см, по радиусу 0.3–5 мм. (Фардеева, Исламова, 2007; Николаева и др., 2008; Евстигнеев, 2014).

Именно в этой фазе происходит перегиб кривой роста, т.е. достижение максимального значения годичного прироста. Принято считать, что появление первых шишек является пограничным признаком виргинильной и генеративной фаз.

5. Генеративная фаза (*g*). Характерными процессами являются цветение, образование шишек и семян и их распространение на фоне замедления процессов относительного роста. По публикациям многих авторов генеративная фаза начинается от 60 до 100 лет и длится около 200 лет (Каппер, 1954). Характерно для этой фазы уменьшение скорости роста и по высоте, и по диаметру ствола.

6. Фазы старости: субсенильная (SS) и сенильная (S) характеризуются слабым вегетативным ростом, уменьшением образования стробил и созревания шишек.

Таким образом, даже при кратком описании онтогенетических состояний очевидно, что максимальный рост во всех рассматриваемых деревьях находится в виргинильной фазе. Кроме того, между более медленной ювенильной и замедляющейся генеративной и быстрой виргинильной фазами должен быть перегиб (граница). На рисунке 1 приведена типичная кривая прироста, на которой отмечены фазы и места перегиба.

При разработке популяционной матрицы важно знать границы между фазами ювенильной и виргинильной, виргинильной и генеративной, причем не статистические или взятые из справочника, а полученные от модельного дерева исследуемого выделенного участка.

Авторы в своих исследованиях предлагали при обработке временных рядов на основе ДКХ определять границы ювенильной, виргинильной и генеративной фаз путем установления точек перегиба на кривых роста и прироста радиуса $r(t)$ после сглаживания временных рядов авторегрессионным методом. Однако разброс при этом в зависимости от порядка полинома был достаточно велик (около 50%). На рисунках 2–4 приведены усредненные кривые роста лиственницы, сосны и кедра. Они

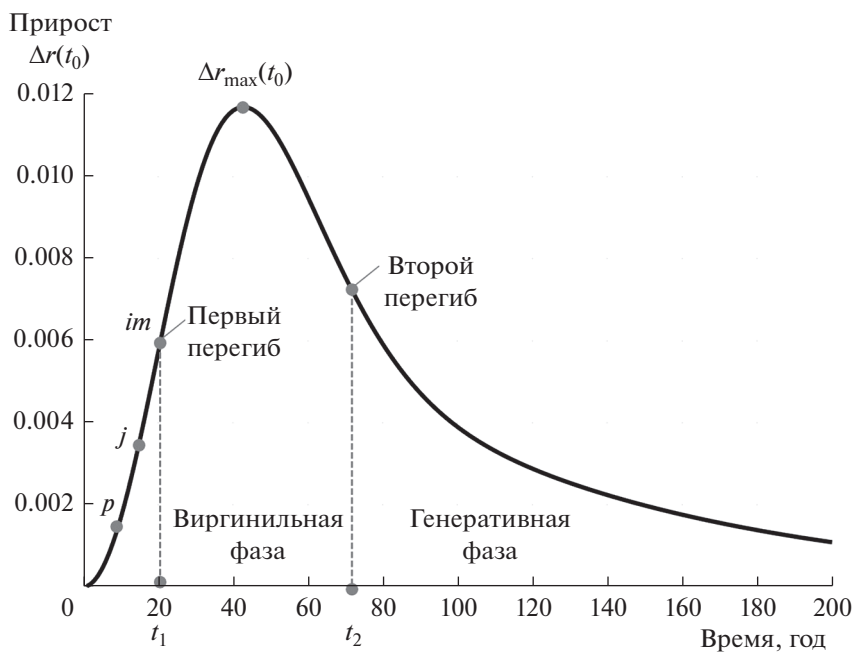


Рис. 1. Типичная кривая прироста радиуса дерева t_1 – первый момент перегиба кривой радиуса дерева, t_2 – второй момент перегиба, p – момент окончания стадии всходов, j – момент окончания ювенильной стадии, im – момент окончания иматурной стадии.

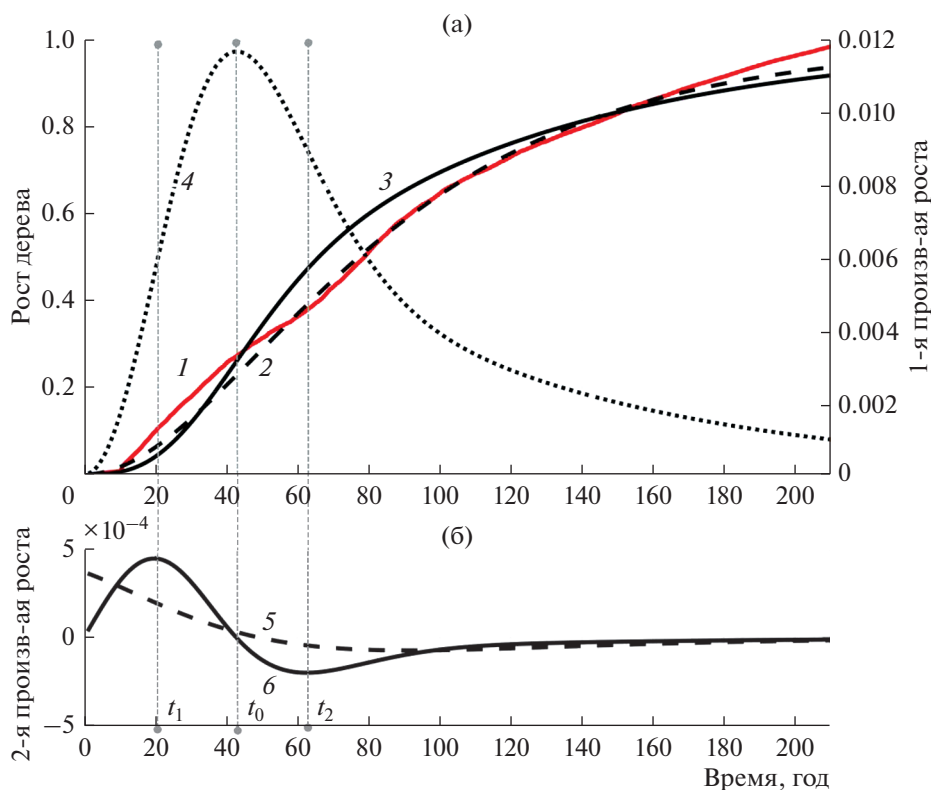


Рис. 2. Кривая роста лиственницы, ее аппроксимация и ее производные первой и второй степени. а – кривая роста лиственницы, ее аппроксимация и первая производная от аппроксимации; б – графики второй производной от аппроксимации. 1 – кривая роста лиственницы, 2 – аппроксимация кривой по функции (1), 3 – аппроксимация кривой по функции (2), 4 – первая производная от аппроксимированной функции (2), 5 – вторая производная от аппроксимированной функции (1), 6 – вторая производная от аппроксимированной функции (2).

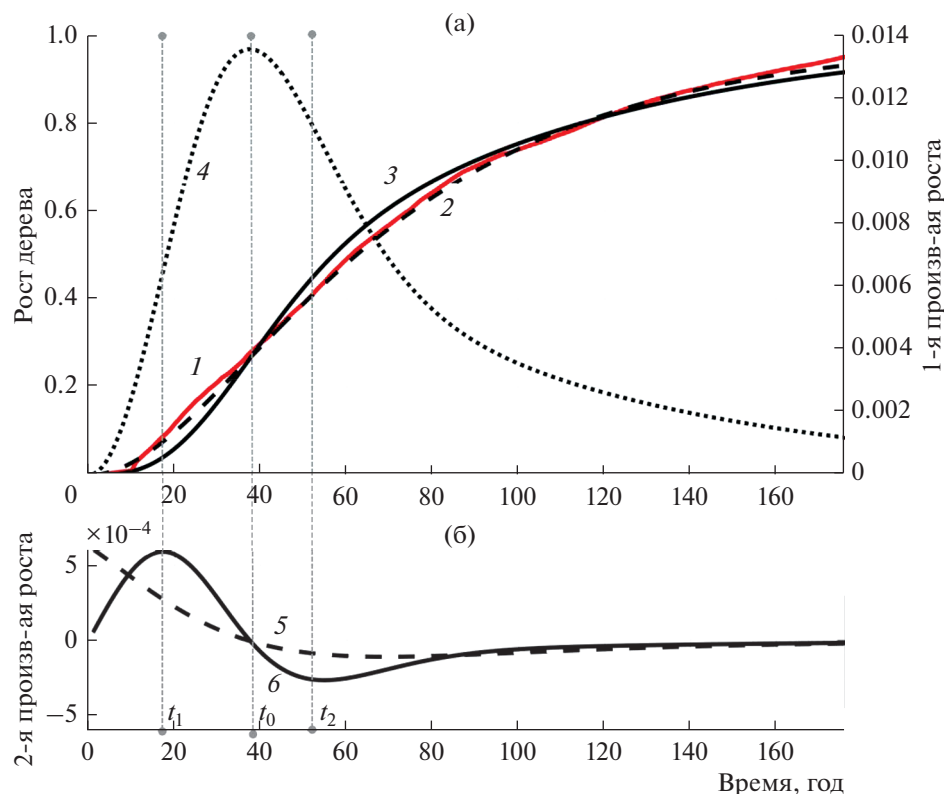


Рис. 3. Кривая роста сосны, ее аппроксимация и ее производные первой и второй степени. а – кривая роста сосны, ее аппроксимация и первая производная от аппроксимации; б – графики второй производной от аппроксимации. 1 – кривая роста сосны, 2 – аппроксимация кривой по функции (1), 3 – аппроксимация кривой по функции (2), 4 – первая производная от аппроксимированной функции (2), 5 – вторая производная от аппроксимированной функции (1), 6 – вторая производная от аппроксимированной функции (2).

показывают, что определить точку перегиба между усиленным ростом и началом замедления на них достаточно сложно.

Нами предложено аппроксимировать усредненную кривую роста известной функцией роста Глокерса, распространенной на деревья, в том числе хвойные (Thomasius, 1963; Лир и др., 1974). Ее нормированный (приведенный к единице) вид выглядит для радиуса ствола дерева следующим образом:

$$r(t) = 1 - e^{-at(1-e^{-ct})}, \quad (1)$$

где $r(t)$ – радиус ствола на отметке 1.3 м, a и c – скоростные показатели роста и замедления соответственно.

Исследования показали, что приведенная функция роста (1) отличается от реальной кривой роста в начале и конце (рис. 2–4) и от кривых, приведенных, например, для хвойного подростка (Нурин, 1958). На рисунках видно, что вторая производная этой кривой (1) не имеет первого максимума. Это создает трудности получения уверенного определения границ.

Для уточнения кривой роста предлагается ввести нелинейность в показатели замедления роста. В этом случае формула (1) будет выглядеть следующим образом:

$$r(t) = 1 - e^{-at(1-e^{-ct^2})}. \quad (2)$$

Раскроем скобки при показателе и запишем в виде удобном для интерпретации:

$$r(t) = 1 - e^{-at+ate^{-ct^2}} = 1 - \frac{e^{ate^{-ct^2}}}{e^{at}} = 1 - \frac{e^{at/e^{ct^2}}}{e^{at}}.$$

Из этого выражения понятно, что второе слагаемое представляет собой относительный (приведенный) рост с показателем, изменяющимся в зависимости от квадрата произведения скорости процесса замедления, отражая влияние не только генеративных функций, но и истощения физиологических возможностей прежнего роста растения.

Аналитическая форма кривой роста (2), полученная путем аппроксимации реальных временных рядов, позволяет более уверенно определить точки перегиба. На кривой роста первая точка пе-

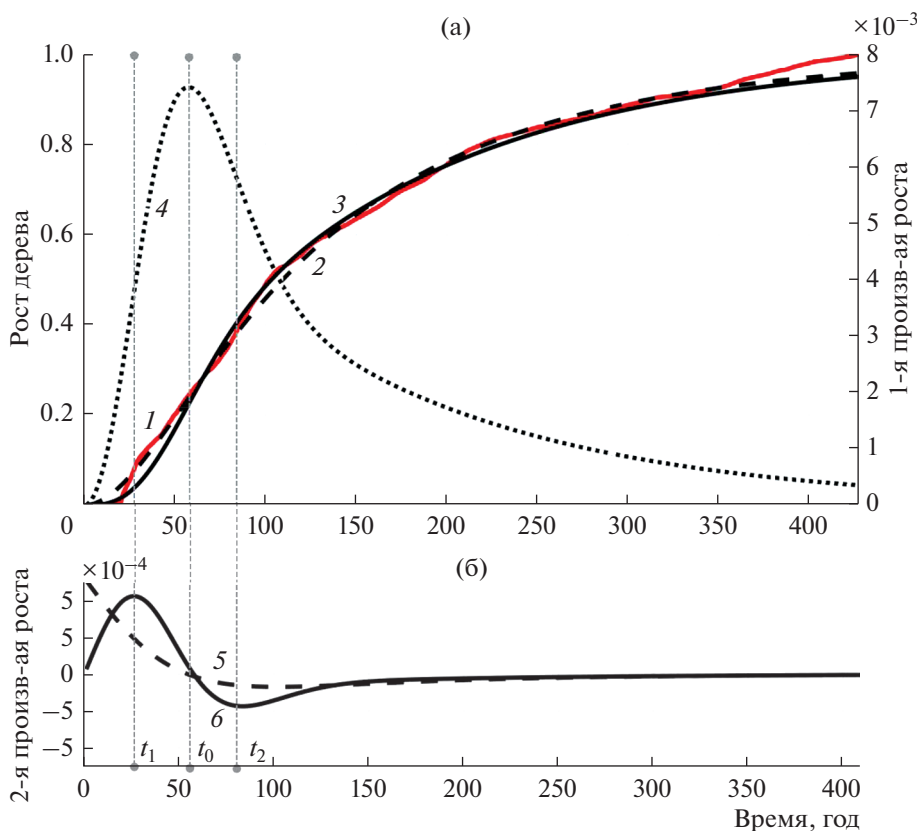


Рис. 4. Кривая роста кедр, ее аппроксимация и ее производные первой и второй степени. а – кривая роста кедр, ее аппроксимация и первая производная от аппроксимации; б – графики второй производной от аппроксимации. 1 – кривая роста кедр, 2 – аппроксимация кривой по функции (1), 3 – аппроксимация кривой по функции (2), 4 – первая производная от аппроксимированной функции (2), 5 – вторая производная от аппроксимированной функции (1), 6 – вторая производная от аппроксимированной функции (2).

региба t_0 определяется по условию $\frac{dr}{dt} = \max$. Кроме того видно, что это соответствует максимуму кривой прироста $\Delta r(t)$. Аналогично, если мы хотим определить перегибы на кривой прироста, что соответствует искомым границам t_1, t_2 , необходимо взять вторую производную $\frac{d^2r(t)}{dt^2}$ от аналитической кривой роста. Первый перегиб будет соответствовать максимуму, второй – минимуму $\frac{d^2r(t)}{dt^2}$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ

Наиболее распространенными деревьями эдификаторами на севере Западной Сибири являются лиственница, сосна и кедр. В таблице 1 приведены координаты отбора их кернов на территории лесотундры и тайги Ямало-Ненецкого автономного округа.

Из предыдущих исследований авторов известно, что аппроксимация $r(t)$ значительно отклоняется от реального ряда на начальном участке (от 0 до 45 лет) (Цибульский и др., 2016). Это связано с тем, что для получения ДКХ керн берется на уровне 1.3 м и часть возраста не учитывается: для лиственницы и сосны это 10–12 лет, для кедр – 10–20 лет (Норин, 1958; Загреев и др., 1992).

Приведенные на рис. 2–4 кривые дополнены временным интервалом: для лиственницы и сосны он составляет 10 лет, для кедр – 20 лет по линейному закону от 0 до радиуса на отметке 1.3 м.

Как указывалось выше, из рисунков понятно, что во всех трех случаях аппроксимация (1) не позволяет получить временную отметку t_1 так как ее вторая производная не имеет максимума. Напротив, предлагаемая модель (2) и ее вторая производная имеют ярко выраженный максимум в точке t_1 .

Таким образом аппроксимация кривой роста на основе ДКХ по предлагаемой модели (2) позволяет получить численным графоаналитиче-

Таблица 2. Модели роста лиственницы, сосны, кедра и границы онтогенетических состояний

Показатель	Лиственница	Сосна	Кедр
a	0.012	0.014	0.007
c	0.022	0.025	0.017
t_1	20	17	26
t_0	43	37	58
t_2	63	55	83
Модель	$r(t) = 1 - e^{-0,012t(1 - e^{-(0,022t)^2})}$	$r(t) = 1 - e^{-0,014t(1 - e^{-(0,025t)^2})}$	$r(t) = 1 - e^{-0,007t(1 - e^{-(0,017t)^2})}$

a , c – скоростные показатели роста и замедления дерева, t_1 – временная граница ювенильной и виргинильной фаз, t_0 – момент максимального значения роста дерева, t_2 – временная граница виргинильной и генеративной фаз.

Таблица 3. Временные ряды ДКХ лиственницы

Данные по керну	р. Полуи		г. Надым		п. Самбург	
	кern	возраст	кern	возраст	кern	возраст
	Лц 7 – 1.2	1533–2013	Лц 9 – 1.2	1581– 991	Лц 5 – 1.2.3	1503–2014
Лц 6 – 1.2	1542–2013	Лц 25 – 1.2 Лц 27 – 1	1650–1991 1651–1991	Лц 1 – 3.2.1	1557–2014	
Местность	Долина реки лиственнично-брусничный лес 66°20'. 691 с.ш. 67°32'. 12 в.д.		Лиственничник, лиственнично-травяно-пустырничковое редколесье 65°53' с.ш. 72°51' в.д.		Долина р. Пур, разнотравянное лиственничное редколесье 67°00' с.ш. 78°13' в.д.	
t_1	6		24		8	
t_0	15		54		19	
t_2	20		78		27	

t_1 – временная граница ювенильной и виргинильной фаз, t_0 – момент максимального значения роста дерева, t_2 – временная граница виргинильной и генеративной фаз.

ским путем временные границы онтогенетических состояний: ювенильного, виргинильного и генеративного, характерные для данного ландшафта и почвенно-климатических условий. Для выбранных модельных эдификаторов значения коэффициентов a и c и границ фаз ювенильной и виргинильной t_1 и виргинильной и генеративной t_2 и максимального значения роста t_0 сведены в табл. 2.

После получения значений коэффициентов a и c возможно уточнение модели (2). Получение возрастных границ фаз за счет дополнения начальных значений кривой роста уже не по линейному закону, как это было сделано в начале, а по полученному (2). Такое уточнение влияет в основном на первую границу между ювенильной и виргинильной фазами на 1–2 года. В результате появляется реальная возможность разработки и идентификации модели популяции видов-эдификаторов и программного продукта на ее основе и проведения мониторинга устойчивости биоце-

ноза на территории их преобладания. Для этого необходимо:

- 1) Определить выделенный участок леса, отвечающий требованиям для мониторинга состояния.
- 2) Разбить на классы роста и в каждом получить усредненные значения плотности. Построить кривую плотности выделенного участка по возрастам.
- 3) Определить урожайность шишек в определенных возрастных классах и построить кривую урожайности.
- 4) Для уточнения границ ювенильной, виргинильной и генеративной фаз получить керн в трех взаимно перпендикулярных направлениях здорового представителя суперсениальной фазы, усреднить по предложенной методике определить эти границы.
- 5) Составить проекционную матрицу, имея информацию пп. 2 и 4 и определить ее собственное число. Если оно меньше единицы, т.е. попу-

ляция деградирует, если больше, то развивается. Если получать такую информацию, например, каждые 10 или 20 лет, то можно построить траекторию поведения популяции, оценить и прогнозировать устойчивость биоценоза.

В настоящей статье приведено решение задачи по пункту 4.

Для определения разброса значений t_0 , t_1 и t_2 для одного вида (лиственницы) по широтному “ходу” авторы на основе ДКХ полученных С.П. Арефьевым в результате экспедиционных исследований сформировали усредненные модельные деревья для районов долины реки Полуй (г. Салехард, Ямало-Ненецкий автономный округ) и долины реки Пур (п. Самбург, Ямало-Ненецкий автономный округ). Временные ряды также дополнены в начале ряда недостающими значениями в виде линейной зависимости от 0 до первого значения ширины кольца. Номера кернов, район взятия проб и возраст деревьев приведены в таблице 3. Там же приведены значения полученных временных отметок t_0 , t_1 и t_2 . Разброс значений для лиственницы включая таблицу 2 (п. Сидоровск, Ямало-Ненецкий автономный округ) достаточно велик и подтверждает предположение, что для каждой выбранной площадки необходимо определять свои значения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авдеева Е.В., Кузьмичев В.В. Специфика онтогенеза и индикаторная роль лиственницы сибирской (*Larix Sibirica* Ledeb) в условиях городской среды // Хвойные бореальные зоны. 2007. № 4–5. С. 362–367.
- Березовская Ф.С., Карев Г.П. Моделирование динамики древостоев // Сибирский лесной журн. 2015. № 3. С. 7–19.
- Евстигнеев О.И. Поливариантность сосны обыкновенной в брянском полевье // Лесоведение. 2014. № 2. С. 69–77.
- Желдак В.И., Чижов Б.Е., Гаркунов Г.А., Захаров А.И. О лесоводственных мероприятиях в притундровых лесах Западной Сибири // Лесоведение. 2013. № 3. С. 19–29.
- Зagreев В.В., Сухих В.И., Швиденко А.З., Гусев Н.Н., Моцнассеев А.Г. Общесоюзные нормативы для таксации лесов. М.: Колос, 1992. 495 с.
- Каннер О.Г. Хвойные породы. Л.: Гослесбумиздат, 1954. 303 с.
- Карев Г.П. Математическая модель роста в светолимитированных древостоях // Журн. общей биологии. 1983. Т. XLIV. № 4. С. 474–479.
- Карев Г.П. Структурные модели лесных экосистем // Сибирский Экологический журн. 1995. № 4. С. 381–396.
- Колобов А.Н. Моделирование пространственно-временной динамики древесных сообществ: индивидуально-ориентированный подход // Лесоведение. 2014. № 5. С. 72–82.
- Краммер П.Д., Козловский Т.Т. Физиология древесных растений. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 464 с.
- Кузнецов В.И. Динамические системы в задачах вычислительной экологии леса. М.: Политбук Мультимедия, 2006. 111 с.
- Куль К., Оя Т. Структура физиологических моделей роста деревьев // Известия АН ЭССР. Биология, 1984. Т. 33. Выпуск 1. С. 33–40.
- Лир Х., Польстер Г., Фидлер Г.Н. Физиология древесных растений / Пер. с немецкого Н. В. Лобанова. М.: Лесн. пром-сть, 1974. с. 423 с.
- Лукина Н.В., Исаев А.С., Крышень А.М., Онучин А.А., Сиринов А.А., Гагарин Ю.Н., Барталев С.А. Приоритетные направления развития лесной науки как основы устойчивого управления лесами // Лесоведение. 2015. № 4. С. 243–254.
- Николаева С.А., Велисевич С.Н., Савчук Д.А. Онтогенез кедров сибирского в условиях Кеть-Чулымского междуречья // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2008. № 3(4). С. 24–34.
- Норин Б.Н. К познанию семенного и вегетативного возобновления древесных пород в лесотундре // Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. М.: Л.: АН СССР, 1958 Вып. 3. С. 154–244.
- Носова Л.М., Тихонова Е.В., Леонова Н.Б. Воздействие деревьев-эдификаторов на биологическое разнообразие лесных экосистем // Лесоведение. 2005. № 4. С. 40–48.
- Петровский В.С. Математические модели лиственничных стволов, их точность и применение. // Лиственница. Красноярск: Изд-во СТИ, 1968. Т. 3. С. 76–85.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.
- Смирнова О.В., Бобровский М.В. Онтогенез дерева и его отражение в структуре и динамике растительного покрова // Экология. 2001. № 3. С. 177–181.
- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Попадюк Р.В. Популяционная концепция в биогеоценологии // Журн. общей биологии. 1993. Т. 54. № 3. С. 438–448.
- Уланова Н.Г., Демидова А.Н., Клочкова И.Н., Логофет Д.О. Структура и динамика популяций вейника седеющего *calatagrostis canescens*: модельный подход // Журн. общей биологии. Т. 63. № 6. С. 509–521.
- Фардеева М.В., Исламова Г.Р. Особенности популяционной организации древесных видов хвойно-широколиственных лесов // Вестник Татарского государственного гуманитарно-педагогического университета. 2007. № 2–3(9–10). С. 112–121.
- Хильми Г.Ф. Теоретическая биофизика леса. М.: Издво. АН ССР, 1957. 206 с.
- Цибульский В.Р., Коновалов А.А., Арефьев С.П. Кривые хода роста и прироста хвойных деревьев на севере Западной Сибири // Вестник ТюмГУ. Экология и природопользование. Т. 2. № 3. С. 59–69.
- Евстигнеев О.И., Korotkov V.N. Ontogenetic stages of trees: an overview // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2016. V. 1. № 2. P. 1–31.
- Soukhovolsky V., Ivanova Y. Modeling Production Processes in Forest Stands: An Adaptation of the Solow Growth Model // Forests. 2018. № 9. P. 391–403.
- Thomasius H. Untersuchungen über die Brauchbarkeit einiger Wachstumgrößen von Bäumen und Beständen für die quantitative Standortsbewertung // Archiv Forst. 1963. Bd. 12. H 12. S. 1267–1323.

Determining the Transition between the Ontogenetic States of Larch, Pine and Cedar in Northern Taiga of Western Siberia

V. R. Tsibul'skiy^{1,*}, I. G. Solov'ev^{1,2}, D. V. Moskovchenko^{1,3}, and D. A. Govorkov^{1,2}

¹*Institute of the Problems of Northern Development, Siberian Branch of the RAS, Malygina st., 86, Tyumen, 625026 Russia*

²*Tyumen Industrial University, Volodarskogo st., 38, Tyumen, 625000 Russia*

³*Tyumen State University, Volodarskogo st., 6, Tyumen, 625000 Russia*

*E-mail: v-tsib@yandex.ru

To assess the changes in biodiversity at the species level, a dynamic model of the edifiers population is required, which determines the corresponding biome of the territory. The article proposes an analytical method for determining the age boundaries between juvenile and virginal, virginal and generative ontogenetic states of coniferous trees, which are important in identifying population models. The method for determining the indicated boundaries is based on the Tomasius growth function, which is applicable both for volumetric estimates and for the height and diameter of trees. In our case, it describes the radial growth at the height of 1.3 m as the most accessible parameter when carrying out field observations. This function is a symmetrical sigmoid, which does not correspond to real growth data for conifers. To eliminate this drawback, it is proposed to introduce nonlinearity into the power exponent of the model. The model was identified by successive approximations of the model and growth curves obtained as averaging of real time series based on annual ring chronologies of the edifier trees of the northern taiga of Western Siberia: larch, pine and cedar. Previously, the authors tested a method for determining the desired boundaries of ontogenetic states at the moments when the second and third derivatives of the growth curves, specified in the form of third and fourth degree polynomials and obtained on the basis of statistical processing of real data, were equal to zero. In this case, it is proposed to determine the boundaries by functions that have a biophysical meaning, i.e. survival and fertility or growth and inhibition. In addition, the boundaries are determined by the second derivative of the growth curve when it reaches a maximum in the first case, and a minimum in the second. This makes it much easier to understand and get results. The article presents averaged growth curves of larch, pine and cedar for areas near the villages of Sidorovsk, Vyngapur, Krasnosel'kup and Tol'ka (Yamalo-Nenets Autonomous Region), as well as timestamps of the boundaries of the studied ontogenetic states and the coefficients of the models for them.

Keywords: coniferous trees, ontogenetic states, boundaries, determination, models.

Acknowledgements: The study was carried out according to the plan of scientific research of TRC SB RAS of 2018–2020 (0371-2018-0032).

REFERENCES

- Avdeeva E.V., Kuz'michev V.V., Spetsifika ontogeneza i indikatornaya rol' listvennitsy sibirskoi (*Larix Sibirica* Ledeb) v usloviyakh gorodskoi sredy (The specifics of ontogeny and the indicator role of Siberian larch (*Larix Sibirica* Ledeb) in the urban environment), *Khvoynye boreal'nye zony*, 2007, No. 4–5, pp. 362–367.
- Berezovskaya F.S., Karev G.P., Modelirovanie dinamiki drevostoev (Modeling of Forest Dynamics), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2015, No. 3, pp. 7–19.
- Evstigneev O.I., Korotkov V.N., Ontogenetic stages of tress: an overview, *Russian J. Ecosystem Ecology*, 2016, Vol. 1(2), pp. 1–31.
- Evstigneev O.I., Polivariantnost' sosny obyknovnoy v Bryanskom poles'e (Ontogenesis polyvariancy of Scotch pine in Bryansk Polesia), *Lesovedenie*, 2014, No. 2, pp. 69–77.
- Fardeeva M.V., Islamova G.R., Osobennosti populyatsionnoi organizatsii drevesnykh vidov khvoino-shirokolistvennykh lesov (The peculiarities of the population of arboretum' organization of deciduous-coniferous woods), *Vestnik Tatarskogo gosudarstvennogo gumanitarno-pedagogicheskogo universiteta*, 2007, No. 2–3(9–10), pp. 112–121.
- Kapper O.G., *Khvoynye porody* (Coniferous species), Moscow-Leningrad: Goslesbumizdat, 1954, 303 p.
- Karev G.P., Matematicheskaya model' rosta v svetolimitirovannykh drevostoyakh (Mathematical model of growth in light-limiting tree stands), *Zhurnal obshchei biologii*, 1983, Vol. XLIV, No. 4, pp. 474–479.
- Karev G.P., Strukturnye modeli lesnykh ekosistem (Structural models of forest ecosystems), *Sibirskii Ekologicheskii zhurnal*, 1995, No. 4, pp. 381–396.
- Khil'mi G.F., *Teoreticheskaya biofizika lesa* (Theoretical biophysics of the forest), Moscow: Izdvo. AN SSR, 1957, 206 p.
- Kolobov A.N., Modelirovanie prostranstvenno-vremennoi dinamiki drevesnykh soobshchestv: individual'no-orientirovannyi podkhod (Modeling of spatiotemporal dynamics of the wooden communities: individually aligned approach), *Lesovedenie*, 2014, No. 5, pp. 72–82.
- Kramer P.D., Kozlovskii T.T., *Fiziologiya drevesnykh rastenii* (Physiology of woody plants), M.: Lesnaya promyshlennost', 1983, 462 p.
- Kull' K., Oya T., Struktura fiziologicheskikh modelei rosta derev'ev (Dynamic modelling of tree growth), *Izvestiya AN ESSR. Biologiya*, 1984, Vol. 33, No. 1, pp. 33–40.
- Kuznetsov V.I., *Dinamicheskie sistemy v zadachakh vychislitel'noi ekologii lesa* (Dynamical systems in problems of computational forest ecology), M.: Politbuk Mul'timediya, 2006, 111 p.

- Lir K., Pol'ster G., Fidler G.I., *Fiziologiya drevesnykh rastenii* (Trees physiology), M.: Lesnaya prom-st', 1974, 423 p.
- Lukina N.V., Isaev A.S., Kryshen' A.M., Onuchin A.A., Sirin A.A., Gagarin Y.N., Bartalev S.A., *Prioritetnye napravleniya razvitiya lesnoi nauki kak osnovy ustoychivogo upravleniya lesami* (Research priorities in forest science – the basis of sustainable forest management), *Lesovedenie*, 2015, No. 4, pp. 243–254.
- Nikolaeva S.A., Velisevich S.N., Savchuk D.A., *Ontogenez kedra sibirskogo v usloviyakh Ket'-Chulym'skogo mezhdurech'ya* (Ontogeny of siberian stone pine in the Ket-Chulym divide), *Vestnik Tom'skogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya*, 2008, No. 3, pp. 24–34.
- Norin B.N., *K poznaniyu semennogo i vegetativnogo vozobnovleniya drevesnykh porod v lesotundre* (Understanding seed and vegetative recovery of tree species in forest-tundra), In: *Rastitel'nost' Krainego Severa i ee osvoenie (Vegetation of High Arctic: the exploration)* Moscow-Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1958, Vol. 3, pp. 154–244.
- Nosova L.M., Tikhonova E.V., Leonova N.B., *Vozdeistvie derev'ev-edifikatorov na biologicheskoe raznoobrazie lesnykh ekosistem* (The effects of tree edificators on biological diversity of forest ecosystems), *Lesovedenie*, 2005, No. 4, pp. 40–48.
- Petrovskii V.S., *Matematicheskie modeli listvennichnykh stvolov, ikh tochnost' i primeneniye* (Mathematical models of larch trunks, their accuracy and application), In: *Listvennitsa* (Larch), Krasnoyarsk: Izd-vo STI, 1968, Vol. 3, pp. 76–85.
- Smirnova O.V., Bobrovskii M.V., *Ontogenez dereva i ego otrazheniye v strukture i dinamike rastitel'nogo i pochvennogo pokrova* (Tree ontogeny and its reflection in the structure and dynamics of plant and soil covers), *Ekologiya*, 2001, No. 3, pp. 177–181.
- Smirnova O.V., Zaigol'nova L.B., Popadyuk R.V., *Populyatsionnaya kontseptsiya v biotsenologii* (The concept of population in biocoenology), *Zhurnal obshchei biologii*, 1993, Vol. 54, No. 4, pp. 438–448.
- Soukhovolsky V., Ivanova Y., *Modeling Production Processes in Forest Stands: An Adaptation of the Solow Growth Model*, *Forests*, 2018, Vol. 9, No. 7, pp. 391.
- Svirezhev Y.M., Logofet D.O., *Ustoychivost' biologicheskikh soobshchestv* (Sustainability of biological communities), M.: Nauka, 1978, 352 p.
- Thomasius H., *Untersuchungen über die Brauchbarkeit einiger Wachstumsgrößen von Bäumen und Beständen für die quantitative Standortsbewertung*, *Archiv Forst*, 1963, Vol. 12, No. 12, pp. 1267–1323.
- Tsibul'skii V.R., Kononov A.A., Aref'ev S.P., *Krivye khoda rosta i prirosta khvoynykh derev'ev na severe Zapadnoi Sibiri* (Restoration of age and gain curves in the tree-ring chronologies of coniferous plants in the north of the Western Siberia), *Vestnik TyumGU. Ekologiya i prirodopol'ovanie*, 2016, Vol. 2, No. 3, pp. 59–69.
- Ulanova N.G., Demidova A.N., Klochkova I.N., Logofet D.O., *The structure and dynamics of a woodreed *Calamagrostis canescens* population: a modelling approach*, *J. General Biology*, 2002, Vol. 63, No. 6, pp. 509–521.
- Zagreev V.V., Sukhikh V.I., Shvidenko A.Z., Gusev N.N., Moshkalev A.G., *Obshchesoyuznye normativy dlya taksatsii lesov* (All-Union norms of forest taxation), M.: Kolos, 1992, 494 p.
- Zheldak V.I., Chizhov B.E., Garkunov G.A., Zakharov A.I., *O lesovodstvennykh meropriyatiyakh v pritundrovnykh lesakh Zapadnoi Sibiri* (On silvicultural practice in near-tundra forests of Western Siberia), *Lesovedenie*, 2013, No. 3, pp. 19–29.