На правах рукописи

Falpor-

Гавриков Владимир Леонидович

Моделирование роста деревьев и древостоев в контексте углеродного цикла

03.02.08 – Экология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук

Работа выполнена в федеральном государственном автономном образовательном учреждении высшего образования «Сибирский федеральный университет»

Научные консультанты доктор биологических наук, профессор,

академик РАН

Ваганов Евгений Александрович

доктор физико-математических наук,

профессор

Хлебопрос Рем Григорьевич

Официальные оппоненты Усольцев Владимир Андреевич, доктор

сельскохозяйственных наук, профессор, ФГБУН Ботанический сад УрО РАН

Суслов Виктор Иванович, доктор экономических наук, профессор, член-корреспондент РАН, ФГБУН Институт

экономики и организации промышленного

производства СО РАН

Харук Вячеслав Иванович, доктор

биологических наук, профессор, ФГБУН Институт леса им. В.Н.Сукачева СО РАН

Ведущая организация ФГБОУ ВПО Санкт-Петербургский

государственный лесотехнический университет имени С.М. Кирова

Защита состоится «15» июня 2016 г. в 10.00 часов на заседании диссертационного совета Д 212.306.03 при ФГАОУ ВПО «Северовосточный федеральный университет имени М.К. Аммосова» по адресу: 677000, г. Якутск, ул. Белинского, 58; e-mail: dsovet_nefu@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГАОУ ВПО СВФУ им. М.К. Аммосова: www.s-vfu.ru

Автореферат разослан « » 2016 г.

Ученый секретарь диссертационного совета

Данилова Надежда Софроновна

Общая характеристика работы

Актуальность темы исследования. За последние два-три десятилетия в экологических и экономических науках было ясно осознано, что в реальной практике прежние парадигмы в области природопользования и охраны биосферы достигают предела своей применимости. Продолжительное время социально-экономические теории, с одной стороны, и эколого-природоохранные, с другой, характеризовались предметно-центрированными подходами. Естественные ресурсы рассматривались как средство экономического роста, а почти любая экономическая деятельность представлялась однозначно враждебной естественной природной среде. Глобализация, невозможность дальнейшего расширения рынков, нарастающий дефицит важнейших ресурсов жизнедеятельности (чистой воды и чистого воздуха), гуманитарные проблемы демонстрируют исчерпание узко предметных взглядов на взаимоотношения человека и живой природы.

На современной повестке уже давно стоит вопрос о том, что при анализе природных процессов, особенно в природоохранных аспектах, должен присутствовать также и экономический взгляд. В реальности люди и их сообщества живут в рамках социально-экологических систем, включающих равноправным образом как природный, так и экономический компонент. Причем ни один из этих компонентов не может быть принесен в жертву другому, так как это неизбежно с течением времени приведет к деградации всей системы (Букварева, 1994).

Исследования показывают (Хлебопрос, Фет, 1999; Khlebopros et al., 2007), что развитие социальных и экономических систем не является «враждебным» по отношению к экологической среде жизни человека. Катастрофы, которые могут случиться либо в социальной либо в экологической сферах человеческой деятельности, могут быть исследованы и предсказаны средствами современного математического анализа и моделирования.

Исторически актуальность регуляции оборота атмосферного диоксида углерода была связана с гипотезой антропогенной причины глобального потепления. Представляется, что этот взгляд является чрезмерно зауженным. В действительности, речь идет о сохранности глобального углеродного цикла как такового. Несомненен факт, что человеческая цивилизация в течение последних ста лет выбрасывает в биосферу дополнительные количества углерода, находившегося ранее в ископаемом состоянии.

Одной из идей, выработанных в рамках международных соглашений, было поощрение стран, которые принимают меры к тому, чтобы на их территориях экосистемы поглощали избыточный углерод. Особое внимание уделялось и уделяется поглощению атмосферного диоксида углерода растущими лесами, которые способны депонировать ее на длительное время.

Лес всегда выполнял свою биосферную функцию по связыванию атмосферного диоксида углерода и его консервации в органических тканях. Потенциал секвестра CO_2 различными природными системами является в настоящее время предметом широкого научного интереса (Кнорре и др., 2003; Нильсон и др., 2003). Согласно существующим представлениям, в наземных биогеоценозах существует три основных пула, где углерод мог бы длительное время депонироваться в связанном виде, это – почва, торф сфагновых болот и стволовая древесина лесов.

Атмосферный диоксид углерода связывается только растущим древостоем, и именно такой древостой выполняет требуемые биосферные функции или биосферную «работу», которая может быть соответствующим образом экономически оценена. С другой стороны, у древостоев остается и традиционное экономическое измерение как ресурса разнообразного сырья, в первую очередь древесины, для хозяйственной деятельности. Если стоять на почве реальности, то эту его традиционную роль невозможно игнорировать, какими бы высокими природоохранными целями люди ни руководствовались.

Деятельность человека по модификации каких-либо функций древостоев обычно описывается в терминах управления. Международными организациями разработаны подходы к определению того, что можно именовать «управляемыми лесами» (managed forests). Важность таких определений обусловливается тем, что, согласно современным представлениям, именно «управляемые леса» должны учитываться при подведении баланса источников и стоков углерода. Существенными компонентами понятия «управляемых лесов» являются: наличие явного или неявного плана, который регулярно претворяется в жизнь; следствия воздействия, проявляющиеся в изменении структуры леса; наличие системы практических действий для управленческих органов, направленной на выполнение экологических, экономических и социальных функций; существенный уровень взаимодействия человека с лесом (FAO, 2002).

Таким образом, возникает потребность в анализе различных аспектов роста древостоев в связи с выполнением ими биосферных и социально-экономических функций с целью разработки подходов к комплексному измерению их ценности. Актуальность такого анализа определяется: 1) необходимостью сохранения лесов и их биосферных функций и 2) необходимостью разработки экономических механизмов, способствующих как сохранению леса, так и развитию региональных социально-экономических систем.

Цели и задачи диссертационной работы:

Цель работы состоит в анализе феномена роста древостоев в бореальных лесах (на примере древостоев южной Сибири) с позиций различных уровней биологической организации, результаты которого могут быть использованы для оценки поглощения и депонирования атмосферного диоксида углерода древостоями. Целью является также разработка подхода, позволяющего встроить экономические реалии в модели создания «угле-

родных» лесов и управления ими.

Задачи исследования:

- 1. Проанализировать по отечественной и зарубежной литературе текущее положение и методы исследований роста деревьев и древостоев в эколого-экономических оценках и задачах стабилизации углеродного цикла.
- 2. Разработать и проанализировать модель роста хвойного дерева, основанную на представлении древесного организма популяцией относительно независимых и взаимодействующих модулей роста.
- 3. Разработать биологическую модель отложения прироста древесины на основе отдельных ветвей и применить ее для измерения корреляции между количеством хвои и депонированием углерода в древесине.
- 4. Проанализировать влияние конкуренции различных поколений деревьев на стабильность пространственно-временной и возрастной структуры ценопопуляции.
- 5. Разработать и проанализировать модель изреживания в одноразмерном древостое, учитывающую локальное взаимодействие соседних деревьев. Установить математическое выражение закономерности изреживания, включающее параметры скорости роста и взаимодействия индивидуальных деревьев. Расширить область применимости модели изреживания на случаи многоразмерной структуры древостоя.
- 6. Разработать и проанализировать геометрическую модель изреживания древостоя, основанную на динамике суммарной боковой поверхности, и определить с ее помощью наличие или отсутствие в структуре древостоя вторичных связей (связей между параметрами различных соотношений).
- 7. На основе геометрической модели разработать подход, позволяющий решить основные задачи при управлении «углеродным» лесом: принятие решений на среднесрочную перспективу и оценку производительности древостоя (скорости поглощения углерода).
- 8. Определить и проанализировать комплексную функцию ценности древостоя, учитывающую специфику использования роста «углеродного» леса прирост древесины и секвестр атмосферного диоксида углерода.
- 9. Разработать корректную систему пересчета живой древесины на корню в поглощенный диоксид углерода (углерод). С ее помощью сравнить экономические составляющие выращивания древесины и секвестра углерода молодым древостоем.

10. Разработать и проанализировать модель динамики секвестра углерода, которая позволяет сравнивать между собой проекты, направленные на достижение разных управленческих целей. С помощью нее проанализировать предельные случаи создания «углеродного» леса.

Научная новизна.

Разработана и проанализирована модель модульного роста хвойного дерева, позволяющая осуществить «сборку» макрокартины терминального роста хвойного дерева на основе учета локальных актов роста. Показано, что популяционная модель роста дерева позволяет предложить более биологичный подход к моделированию роста, чем классические модели, общей чертой которых является асимптотическое «бессмертие» организма. Представление дерева как баланса между появлением и отмиранием живых тканей расширяет возможности моделирования, включая в рассмотрение стадии старения дерева.

Показано, что отложение макроскопически измеряемого прироста древесной ткани концентрируется вблизи источника производства пластических веществ (побега с хвоей) в условиях явного дефицита последних. Инструментальными измерениями на биологических моделях (ветвях) установлено, что связи между количеством 1–2-х-летней хвои и количеством углерода, запасенного в древесных тканях прироста для ели европейской являются нелинейными, а для сосны сибирской – линейными. Установлено, что для сосны сибирской 1 гр. абсолютно сухого веса хвои соответствует 0,05–0,07 гр. углерода текущего прироста. Для ели европейской этот показатель оценивается как 0,15 гр. углерода текущего прироста на 1 гр. хвои.

Показано, что модель растущих кругов с фиксированным их положением в пространстве позволяет из элементарных актов взаимодействия модельных объектов аналитически вывести закон самоизреживания для одновозрастных древостоев, который описывается экспоненциальной функцией. Найдено, что модель растущих кругов позволяет анализировать динамику численности гетерогенных популяций. С помощью модели показано, что сложная динамика самоизреживания представима в виде суммы простых (экспоненциальных) динамик, каждая из которых описывает субпопуляцию со своими характерными параметрами численности и скорости роста.

Разработана и исследована геометрическая модель древостоя, которая позволяет проанализировать связь между динамикой суммарной боковой поверхности, с одной стороны, и зависимостями, связывающими высоту с диаметром и диаметр с густотой, с другой. Показано, что в структуре древостоя в процессе его роста существуют вторичные связи, т.е. связи между параметрами первичных связей. В частности, показатели степени в зависимостях высоты l от радиуса ствола r, т.е. l(r), и радиуса ствола r от густоты древостоя N, т.е. r(N), могут быть пересчитаны друг в друга, ес-

ли имеется дополнительная информация о динамике суммарной боковой поверхности. Показано, что несмотря на упрощающие допущения модель предсказывает соотношения вторичных связей из опубликованных в литературе эмпирических данных. Для естественных рядов составленных из древостоев сосны обыкновенной одного географического произрастания в случае постоянства оценочной суммы боковых поверхностей полученные в результате аппроксимации параметры γ_1 и γ_2 , входящие в выражения l(r)и r(N), равны друг другу со значительной точностью. Тот же результат наблюдается для одного древостоя, прослеженного в течение длительного времени (Marshall, Curtis, 2001). Для одного и того же древостоя соотношение между γ_1 и γ_2 закономерно меняется с возрастом от $\gamma_1 > \gamma_2$ до $\gamma_1 < \gamma_2$. При этом $\gamma_1 > \gamma_2$ соответствует возрастающей тенденции в динамике суммарной боковой поверхности, а $\gamma_1 < \gamma_2$ – убывающей. Для участков возрастающей и убывающей тенденции в динамике суммарной боковой поверхности может быть определен параметр степени α , который определяет знак в соотношении γ_1 и γ_2 , а также помогает количественно связать эти параметры.

Показано, что на основе геометрической модели древостоя может быть разработан подход, позволяющий решить основные задачи при управлении «углеродным» лесом: принятие решений на среднесрочную перспективу и оценку производительности древостоя (скорости поглощения углерода). Показателем, который служит сигналом изменения производительности древостоя в среднесрочной перспективе, является некоторая легко оцениваемая мера суммарной боковой поверхности. Торможение роста суммарной боковой поверхности происходит раньше, чем торможение роста запаса. На основе знания фазы развития древостоя в терминах боковой поверхности возможно сделать среднесрочный прогноз перспектив данного лесонасаждения как «углеродного» леса. Найдено, что средний прирост запаса в древостое находится в очень тесной и близкой к линейной связи с суммарной боковой поверхностью живых стволов. Параметры связи среднего прироста с суммарной боковой поверхностью очень близки для древостоев, демонстрирующих сходную общую производительность (рост в высоту), несмотря на различия в начальных условиях.

Установлено, что возможно построить корректную систему пересчета живой древесины на корню в поглощенный диоксид углерода (углерод). Такая система пересчета является более корректной, чем использование коэффициента 0,5 для всех пород. Установлены коэффициенты пересчета для основных лесообразующих пород Сибири.

Показано, что экономическая эффективность «работы» древостоя по секвестру атмосферного диоксида углерода вполне соизмерима с экономической эффективностью реализации круглой древесины и в долгосрочной перспективе может быть выше последней.

Сформулирована теоретическая платформа для сравнения между со-

бой проектов, направленные на достижение разных управленческих целей. В частности — для анализа предельных случаев, один из которых нацелен на получение максимально большого объема выросшей древесины независимо от того, в какой момент времени этот максимум достигается, а второй — на получение значимой массы как можно раньше. Показано, что существуют области значений цен и ставок дисконтирования, в которых экономическое преимущество приобретает либо первый, либо второй случай «углеродного» леса. Установлено, что существует эффект влияния уровня ставки дисконтирования на разницу экономических результатов первого и второго случая «углеродного» леса. Выдвинуто предположение, что в конкретных условиях может быть вычислено пороговое значение ставки дисконтирования, разделяющее данные ситуации.

Теоретическая и практическая значимость.

Результаты исследования могут быть использованы для построения и исследования моделей роста модульной структуры индивидуальных деревьев, а также моделей самоизреживания древостоев. Эти модели основаны на подходе «из микро- в макро-», т.е. учитывают элементарные взаимодействия отдельных структурных единиц и осуществляют «сборку» общей картины роста. Методы биологического моделирования позволяют установить ряд закономерностей отложения макроскопического прироста в зависимости от размера и пропорций величины фотосинтетического аппарата и осей роста (ветвей, стволов). Анализ геометрической модели имеет теоретическое значения для поиска и оценки вторичных связей в структуре древостоев. Значение для теории структуры древостоя имеет также установленная связь между суммарной боковой поверхностью и средним приростом.

С практической точки зрения, значение имеют:

- способ измерения количества углерода, депонируемого на осях роста в зависимости от величины фотосинтетического аппарата (количества хвои);
- способ анализа самоизреживания древостоя на основе представлений о нем как суперпозиции суб-популяций, каждая из которых самоизреживается по экспоненциальному закону;
- способ анализа структуры древостоя на основе соотношений геометрической модели;
- способ оценки среднего прироста (средней скорости депонирования углерода) на основе однократного измерения суммарной боковой поверхности стволов;
- способ пересчета живой древесины в количество депонированного углерода;

- модельная схема расчета для определения сравнительной экономической эффективности проектов, нацеленных на биосферную «работу» леса или коммерческое (традиционное) использование древесины;
- способ эколого-экономического сравнения проектов «углеродного» леca.

Положения, выносимые на защиту:

- 1. На основе анализа элементарных ростовых актов «размер почки → размер побега → размер почки» либо «размер побега → размер побега» получены уравнения, позволяющие аналитически вывести макроскопическую картину роста дерева, в которую явным образом входят параметры элементарных актов, а именно коэффициент между размерами последовательных ростовых модулей. В противоположность классическим моделям роста, включающим асимптотическое «бессмертие» организма, уравнения могут описывать стадию старения и отмирания дерева. Макроскопическая картина роста представляется в виде элементов экспоненциального роста, линейного роста, экспоненциального затухания и падения. Представление дерева как баланса между появлением и отмиранием элементарных модулей роста расширяет возможности моделирования.
- 2. Впервые экспериментально показано, что зоны вторичного роста ветвей хвойных (камбий), непосредственно прилегающие к источникам пластических веществ (охвоенные побеги), имеют наивысший приоритет роста. Макроскопически измеряемый прирост древесной ткани концентрируется в первую очередь вблизи этих источников и при определенном соотношении количества хвои и размера ветви целиком остается в пределах ветви. Этот феномен позволяет оценить связь между количеством 1–2-х-летней хвои и количеством углерода, запасенного в древесных тканях прироста.
- 3. Модель растущих кругов с фиксированным их положением в пространстве позволяет из элементарных актов взаимодействия модельных объектов аналитически вывести закон самоизреживания для одноразмерных древостоев. Закон самоизреживания формулируется в хорошо наблюдаемой величине густоте (плотности) деревьев на площади в зависимости от скорости роста. Получено новое уравнение для одноразмерного (гомогенного) древостоя, связывающее скорость роста индивидуальных деревьев и изменение численности всей популяции. Динамика самоизреживания одноразмерного древостоя следует экспоненциальной функции времени. Динамика гетерогенных многоразмерных древостоев представляет собой сумму экспоненциальных динамик одноразмерных субпопуляций.

- 4. Геометрическая модель древостоя в виде популяции конусов обладает достаточной степенью подобия по отношению к реальным древостоям, которое позволяет анализировать и предсказывать особенности их структуры. На основе геометрической модели древостоя может быть разработан подход, позволяющий решить основные задачи при управлении «углеродным». Торможение роста суммарной боковой поверхности происходит раньше, чем торможение роста запаса. На основе знания фазы развития древостоя в терминах боковой поверхности возможно сделать среднесрочный прогноз перспектив данного лесонасаждения как «углеродного» леса. Средний прирост запаса в древостое находится в очень тесной и близкой к линейной связи с суммарной боковой поверхностью живых стволов. Это явление можно использовать для оценки скорости поглощения атмосферного диоксида углерода древостоями одного и того же бонитета.
- 5. Нелинейность роста древостоев служит источником разнонаправленных экономических стратегий в управлении «углеродным» лесом. Одна из предельных стратегий направлена на получение максимально большого объема углерододепонирования, другая на возможно более ранние объемы поглощенного углерода. Существуют области значений цен и ставок дисконтирования, в которых экономическое преимущество приобретает либо первая, либо вторая стратегия управления «углеродным» лесом. Учет этого эффекта имеет прикладное значение для формирования политики в отношении «углеродных» проектов на конкретной территории.

При реалистичных параметрах стоимости хранения и депонирования углерода существование «углеродного» национального рынка экономически возможно, т.к. экологическая и экономические стоимости леса соизмеримы.

Апробация результатов.

Результаты исследования докладывались на всесоюзных, российских и международных конференциях:

Секретенко О.П., Гавриков В.Л. О пространственной структуре лесного древостоя в связи с проблемами моделирования /под ред. Ю.М. Свирежева в: Мат. модел. в биоцен. (материалы Всесоюзной конференции «Математическое моделирование в экологии»), Петрозаводск, 1985. - стр. 80-81.

Бузыкин А.И., Гавриков В.Л., Секретенко О.П., Хлебопрос Р.Г. О структуре и стабильности лесных древостоев/под ред. Т.Е.А.Фрея в: Стаб. и продук. лесн. экосис., Материалы Всесоюзной конференции «Стабильность и продуктивность лесных экосистем», Тарту, 1985. - стр. 10-11.

Бузыкин А.И., Гавриков В.Л., Секретенко О.П., Хлебопрос Р.Г. Структура древесных сообществ / под ред. И.А.Шилова в: Сукачевские

чтения, V, Струк. и функ. лесн. биоцен. Сиб.Москва, Наука, 1987. - стр. 64-91.

Shakirov A.A., Gavrikov V.L., Gan P.A. Edge effect in a Scots pine plantation with plot structure / All-Division 5 Conference «Forest products», Nancy, August 23-28, 1992, Proceedings, v.1, 1992. - pp.184.

Gavrikov V.L., Stoyan D. Point process methods in ecological studies of Siberian forests / J.H. Tallis, Hazel J. Normann, R.A.Benton eds., Proceedings of the 6th International Congress of Ecology, Manchester, 21-26 August 1994. - pp. 238.

Gavrikov V.L. Zusammenhang zwischen raeumlicher Dynamik und Absterbeprozess in gleichaltrigen Waldbestaenden / Tagung der Sektion Ergragskunde, Deutscher Verband Forstlicher Forschungsanstalten, 29. - 31. Mai, 1995, Joachimsthal, Deutschland, S. 7.

Gavrikov V.L., Nuys G.-J. Increments of wood biomass on branches of young spruces / 3rd International congress «The Tree», 11 - 16 September 1995, Montpellier, France p. 16.

Gavrikov V.L. Stabile Alters- und Groessenverteilung des Plenterwaldes: einfache geometrische Ueberlegung ueber die Funktionsform / 8. Tagung der Sektion Forstliche Biometrie und Informatik, Deutscher Verband Forstlicher Forschungsanstalten, 26. - 28. September 1995, Grillenburg, Deutschland, S. 22.

Gavrikov V.L., Stoyan D. Uebersicht ueber Erfahrungen der Nutzung der PKF in der Forstwissenschaft: Erwartungen, Resultate, Software / 8. Herbst-kolloquium der Arbeitsgruppe Oekologie, Internationale Biometrische Gesellschaft - Deutsche Region, 19.–20. Oktober 1995, Goettingen, Deutschland, S. 31.

Секретенко О.П., Гавриков В.Л. Имитационное моделирование сегментного роста кроны и ствола дерева / Математические проблемы экологии. III-я международная конференция (МАПЭК-96) 2-4 июля 1996 г., Новосибирск, 1996. - С.9.

Гавриков В.Л., Хлебопрос Р.Г. Экономический аспект в моделировании роста древостоев: феноменология "углеродного"леса / Материалы Третьей конференции «Математическое моделирование в экологии» ЭкоМат-Мод-2013, г. Пущино, с. 66—67.

Гавриков В.Л. Простая модель сложного объекта: геометрия и древостой / Сложные системы в экстремальных условиях: тезисы докладов XVII Всероссийского симпозиума с международным участием. - Красноярск, 2014, с. 13.

Гавриков В.Л., Кашкин В.Б., Хлебопрос Р.Г. Оценка прироста древесины в «углеродном лесу» по ДЗЗ / Региональные проблемы дистанционного зондирования Земли: материалы международной науч. конф./ науч. ред. Е.А.Ваганов; отв. за вып. А.В.Машукова. - Красноярск: Сиб. федер. у-нт, 2014, с. 337-340.

Gavrikov V.L., Sharafutdinov R.A., Knorre A.A., Pakharkova N.V., Shabalina O.M., Bezkorovaynaya I.N., Borisova I.V., Khlebopros R.G. How much carbon the Siberian boreal taiga can preserve: a case study of partitioning among the above-ground and soil pools. 24th Working Group Meeting of the Montreal Process Criteria and Indicators for the Conservation and Sustainable Management of Temperate and Boreal Forests. Krasnoyarsk, Russia, 17-22 August 2014.

Гавриков В.Л., Хлебопрос Р.Г. Киотский протокол, национальные «углеродные» рынки и потенциал лесов Сибири / Международная научная конференция «Восточный вектор: перспективы развития Сибири в XXI веке» г. Красноярск, 2014

Гавриков В.Л., Хлебопрос Р.Г. Подход «микро-макро» в моделировании роста дерева и проблема бессмертия / Игорь Андреевич Полетаев. 1915-1983: Материалы семинара, посвященного 100-летию со дня рождения И.А. Полетаева. Новосибирск, Изд-во Института математики, 2015, с. 143-152.

Публикации.

Материалы диссертации опубликованы в 34 печатных работах, из них 2 монографии [18, 19], 17 статей в рецензируемых журналах, рекомендуемых ВАК РФ [1–17], 2 в прочих изданиях [20, 21], 14 статей в сборниках трудов конференций и тезисов докладов.

Личный вклад автора.

Содержание диссертации и основные положения, выносимые на защиту, отражают персональный вклад автора в опубликованные работы. Подготовка к публикации полученных результатов проводилась совместно с соавторами, причем вклад диссертанта в части основных положений диссертации был определяющим. Все представленные в диссертации результаты получены лично автором.

Структура и объем диссертации.

Диссертация состоит из введения, шести глав и заключения. Текст диссертации изложен на 490 страницах, из них 440 страниц текста, включая 88 рисунка и 18 таблиц. Список литературных источников состоит из 486 ссылок, из которых 310 – ссылки на работы на иностранных языках.

Содержание работы

Во Введении обоснована актуальность диссертационной работы, сформулирована цель и аргументирована научная новизна исследований, показана практическая значимость полученных результатов, представлены выносимые на защиту научные положения. Приведен список опубликованных по теме диссертации работ.

В первой главе осуществлен анализ литературных источников, в основе которого положен принцип уровней организации живой материи. С позиций анализа биологического роста древесного растения представляется разумным говорить о росте на следующих уровнях: клеточно-тканевом, уровне побега, уровне организма - дерева в целом, уровне популяции - древостоя, уровне экосистемы (биосферы). В контексте роли леса в социально-экономических системах важная часть анализа отводится рассмотрению процессов роста в качестве элемента экономики углеродного цикла.

В области исследований роста древесных растений, где основные объекты принадлежали клеточному и тканевому уровням организации, накоплен огромный потенциал знаний, касающийся различных аспектов динамики ростовых процессов. Была прослежена поклеточная динамика прироста, которая обуславливается, как совокупностью внутренних регуляционных процессов, так и внешними лимитирующими факторам - температурным и водным режимами. Корреляция роста отдельных клеток с суточным и сезонным ходом внешних факторов позволила строить имитационные модели нарастания годичного кольца, используемые при реконструкции климата Земли, а также оценке эффектов загрязняющих воздействий. Установлен химический состав откладывающейся древесины, что позволяет оценивать эффекты изъятия элементов из экологического круговорота.

Представление дерева в виде популяции побегов явилось, в целом, продуктивным допущением, которое принесло значительный объем знаний о функционировании дерева и леса. Этот подход позволил, в частности, широко применять экспериментальный подход, который на уровне целого леса сопряжен со значительными трудозатратами. Изучение популяций побегов выявило несколько важных моментов, касающихся роста леса. Побеги деревьев не являются независимыми квазиорганизмами, однако в некоторых случаях имеется возможность считать их таковыми. Ближнее взаимодействие между ними, особенно в верхней части кроны, является существенным. Побеги обладают значительными ресурсами компенсаторного роста, что, по-видимому, определяется их избыточной способностью производить карбогидраты в количествах, намного превышающих потребности их собственного роста. Взаимодействие между отдельными побегами из разных частей сложной трехмерной структуры маловероятно, и это в особенности может быть отнесено к ветвям нижней части кроны, которые имеют тенденцию к самоизоляции в смысле экспорта произведенных карбогидратов в ствол. Побеги обладают устойчивой структурой ветвления, что позволяет эффективно применять методы имитационного моделирования роста структуры популяций побегов. В совокупности с информацией о химическом составе побегов это дает возможность учета потоков углерода на макроскопическом уровне роста леса. Кроме того, трехмерное моделирование позволяет детально исследовать конкуренцию между деревьями в надземной сфере.

С биологической точки зрения важнейшие функции дерева осуществляются в кроне дерева. С хозяйственной же точки зрения важнейшим компонентом является многолетний результат деятельности кроны - ствол дерева. Именно стволу посвящен основной объем исследований. Еще одна причина уделять стволу повышенное внимание оформилась сравнительно недавно и относится к области глобальной экологии. В результате роста ствола происходит процесс долговременного связывания атмосферного диоксида углерода, являющейся одним из парниковых газов. На фоне того, что человеческая цивилизация на протяжение XX века ускоренными темпами сжигала ископаемое топливо, в научном сообществе не ослабевают попытки изучить естественные механизмы, могущие помочь компенсировать выбрасываемый диоксид углерода (Кнорре и др., 2003; Нильсон и др., 2003).

В области исследования процессов роста дерева давно применяются количественные методы, однако несмотря на систематические и уже более чем столетние поиски, общепризнанного и достаточно обоснованного варианта теории роста не существует (Кофман, 1986; Кузьмичев, 1977). Математическое моделирование роста дерева является очень развитой сферой научного поиска. Одной из заслуг этой сферы явилось значительное упорядочивание большого числа эмпирических данных о росте.

Феноменология биологического роста известна достаточно давно, и в различных вариациях она проявляется у разных организмов, в том числе и у деревьев. В самом общем виде она представляется как так называемая сигмоидная (или S-образная) кривая, описывающая динамику каких-либо измеримых показателей в зависимости от времени. Широко известной характерной чертой этой кривой является наличие более или менее явных стадий: первоначального медленного роста, быстрого роста и завершающего медленного роста.

Изучение роста леса на популяционном уровне является, с одной стороны, наиболее распространенным уровнем анализа, а с другой - наиболее важным, по крайней мере, в двух аспектах. Во-первых, системные процессы в целых популяциях оказывают решающее влияние на экономико-хозяйственную жизнь человека. Во-вторых, рост целых популяций, насаждений, древостоев и т.п. заметным образом определяет функционирование уже следующего уровня организации живой материи - экосистемно-биосферного.

Сложность устройства популяции побуждает разбивать ее на некоторые элементы, анализ которых возможен имеющимися в настоящее время средствами. В результате изучение динамики древостоя концентрируется на выделении и изучении таких его элементов, как поколения, когорты и пр. Этот подход в течение последних веков позволил выявить основную феноменологию лесной динамики. В тех случаях, когда упрощение могло быть успешно описано математическими средствами, были разработаны мо-

дели, отражающие на конечном временном интервале те или иные аспекты роста.

Особенность моделирования роста, имеющая также отношение к общенаучным методологическим проблемам, состоит в дихотомии «модель макропроцессов» и «модель микропроцессов». При моделировании макропроцессов, сюда относятся все классические уравнения роста, в качестве главных переменных берутся сразу макрохарактеристики объекта, на которые накладываются общие принципы. В результате получаются уравнения, описывающие изменение характеристики со временем в соответствии с примененным принципом. При моделировании микропроцессов делается попытка объяснить изменения макрохарактеристик на основе элементарных процессов, происходящих при взаимодействии частей организма/популяции. Нахождение решения в этом случае часто представляет большую техническую сложность и возможно лишь при принятии упрощающих предположений. В связи с этим, примеры успешного применения моделирования микропроцессов не часты. Наиболее известной моделью роста такого рода является модель Полетаева (Полетаев, 1980), в которой динамика массы организма объяснялась из процессов деления клеток.

Биосферная роль леса охватывает два класса явлений. Первый связан с участием лесного покрова планеты в глобальных биогенных циклах, прежде всего цикла углерода как одного из основных биогеохимических компонентов жизни. Наряду с лесными экосистемами углерод связывается и другими биомами, в частности, торфяными болотами. Большой объем углерода содержится в почвах. Однако лес отличается от этих пулов углерода тем, что он вовлечен в гораздо больший спектр видов хозяйственной деятельности человека и в значительной степени поддается хозяйственному управлению со стороны человека. Последнее обстоятельство дает возможность сформировать позитивную повестку в частичном управлении и охране глобального углеродного цикла.

Второй класс явлений определяется влиянием леса на климат как глобальный, так и региональный. Глобальное влияние леса на климат является медленным процессом и опосредуется через регуляцию одного из центральных парниковых газов – атмосферной двуокиси углерода. На региональном уровне климатическое влияние леса может быть осуществлено быстрее и выражается в снижении температуры почвы и увеличении количества осадков.

Равноправное рассмотрение биологической и индустриальной составляющей глобального углеродного цикла служит связующим звеном для комплексного эколого-экономического анализа баланса углерода. Кроме того, в литературе последних лет заметное место занимают публикации, в которых анализ углеродного баланса территории сопровождается соответствующими экономическими оценками.

Результаты первой главы опубликованы в [19].

Таблица 1. Параметры регрессии связей: «почка $(x) \to$ побег (y)» в экспериментах по удалению почек (DB) и дефолиации (DF); «междоузлие $(x) \to$ почка (y)» (SB). α и β - параметры уравнения $y = \alpha x + \beta$. Эксперименты и обработка данных проведены автором.

				Количество
Вариант				измеренных
обработки	α	β	r^2	почек
DB	30.3*	-81.22**	0.93	79
DF	21.3*	-70.49	0.89	68
SB	0.046*	2.07	0.80	67

 $[\]overline{}^*$ значимо при $p < 0.01; \, ^{**}$ не значимо при p = 0.05

Таблица 2. Параметры регрессии связей для коэффициентов, использованных при построении алгоритма, $Y = \alpha \cdot x + \beta$. Эксперименты и обработка данных проведены автором.

Определяемый	Коэффи-	Стандарт.	Конс-	Стандарт.	R^2	Число
параметр (у)	циент α	ошибка $lpha$	танта β	ошибка Y		набл.
Сумма разме-	4.47	0.15	6.22	1.67	0.90	95
ров почек в						
мутовке						
Количество по-	0.79	0.07	-0.72	0.77	0.716	95
чек в мутовке						
Длина почки	2.44	0.12	-0.93	1.16	0.794	100
Максимальная	30.3	0.92	-81.22	25.58	0.93	79
длина дочерне-						
го побега						

Во второй главе излагаются результаты исследований по моделированию роста дерева как системы терминальных побегов, а также имитационному моделированию 3-х-мерного роста молодого хвойного дерева.

В главе используются следующие натурные данные:

- 1) для изучения связей между размерами почек и побегов на растущих деревьях были выбраны молодые деревья сосны обыкновенной близкого возраста (8-12 лет), которые росли в условиях молодого чистого древостоя естественного происхождения. В таблице 1 приведены общие количества измеренных почек;
- 2) для реализации алгоритма имитации роста побегов были привлечены данные полевых исследований корреляций между побегами и почками молодых деревьев сосны обыкновенной. Статистические характеристики корреляционных соотношений приводятся в таблице 2.

Идеализация хвойного дерева, предполагающая представление его в виде системы взаимодействующих модулей, представляется перспективным



Рис. 1. Модельные зависимости длины побега l от длины почки x. k_1 и k_1' - коэффициенты зависимости l(x), k_2 - коэффициент зависимости x(l). Пунктирные ломаные линии отражают временной ход динамики. Предполагается, что $k_1k_2 > 1$, а $k_1'k_2 < 1$.

методологическим подходом. Он позволяет формулировать задачи поиска микрообоснований (локальных взаимодействий структурных единиц) для наблюдаемых макроскопических эффектов (закон роста целого организма). Для многих видов хвойных деревьев применима схема, согласно которой терминальный рост может быть представлен как последовательность «почка \rightarrow побег \rightarrow почка $\rightarrow \cdots$ » (рис. 1).

Простая аналитическая модель, основанная на предположении линейности связей «размер почки \to размер побега» и «размер побега \to размер почки» позволяет выявить микрооснования макроскопической картины терминального роста дерева.

Экспериментальные наблюдения над ростом и взаимосвязями размеров почек и побегов молодых деревьев сосны обыкновенной показывают обоснованность использования линейных связей при анализе модели терминального роста. Связи между размерами почек и побегов значимо реагируют на условия отсутствия ростовых конкурентов (других почек) либо на рост в условиях усиленной конкуренции (наличие конкурирующих почек при отсутствии хвои) (рис. 2).

Популяционная модель роста дерева, опирающаяся на элементарные акты роста, позволяет предложить более биологичный подход к моделированию роста, чем классические модели, общей чертой которых является асимптотическое «бессмертие» организма. Представление дерева как баланса между появлением и отмиранием живых тканей расширяет возможности моделирования, включая в рассмотрение стадии старения дерева.

Архитектурная модель роста дерева может быть построена на основе подхода максимально возможного роста и его ограничения ввиду конкуренции других побегов, а также принципе поддержания баланса (корреляции) между кроной и стволом дерева. Эта модель позволяет воспроизводить важные эффекты взаимодействия деревьев в процессе их совместного роста: рост в условиях древостоя и при «объедании» приводит к большему росту в высоту и меньшему по диаметру в сравнении со свободно растущим

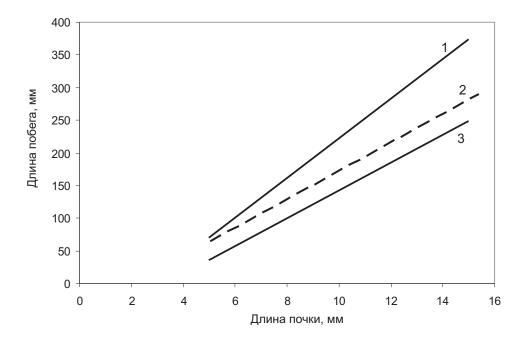


Рис. 2. Линии регрессии, полученные по результатам обработки экспериментальных данных: 1) линия связи «почка — побег» для эксперимента по удалению почек; 2) линия связи «междоузлие — почка»; 3) линия связи «почка — побег» для эксперимента по дефолиации. Эксперименты и обработка данных проведены автором.

деревом; дерево, подверженное подавленному росту в течение достаточно долгого времени, не чувствительно к улучшению условий роста в результате освобождения от подавляющего фактора; рост по диаметру более чувствителен к действию различных краткосрочных экологических факторов (подавление, освобождение, «объедание»).

Результаты второй главы опубликованы в [13, 16] и [19].

В третьей главе излагаются результаты биологического моделирования процесса прироста древесины на осях роста хвойных деревьев. Накопленная к текущему моменту сумма знаний о модульном строении древесных растений, в особенности – хвойных, свидетельствует о том, что отдельные структурные части дерева – ветви – могут быть успешно использованы для биологического моделирования роста целого древесного организма (рис. 3).

В главе использованы следующие данные:

- 1) измерения радиальных приростов, полученных в экспериментах (рис. 3) с ветвями ели европейской;
- 2) измерения радиальных приростов, полученных в экспериментах с ветвями сосны сибирской.

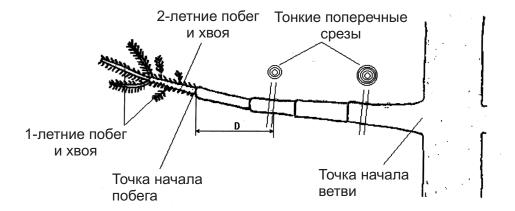


Рис. 3. Схема эксперимента. Экспериментальная ветвь содержала один побег с хвоей, пространство между точкой начала побега и точкой начала ветви была очищена от побегов и хвои. Контрольные ветви не содержали ничего выше точки начала побега. D – расстояние между точкой начала побега и точками отбора поперечных срезов. На ветви бралось 8–15 срезов. Схема и методика эксперимента разработана автором.

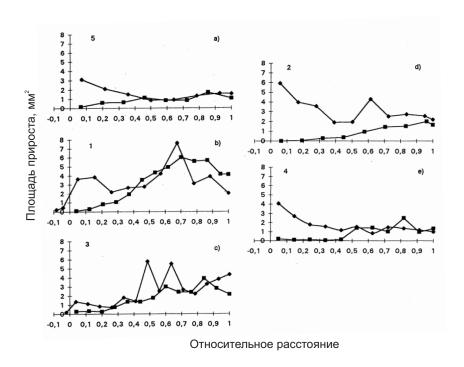


Рис. 4. Годичные приросты древесины на на экспериментальных и контрольных ветвях в единицах площади поперечного сечения. Относительное расстояние – расстояние между точкой начала побега и точкой взятия поперечного среза, нормированное на длину ветви между точками начала побегов и ветвей. Числа 1−5 – номера деревьев. ◆ – экспериментальные ветви, ■ – контрольные ветви. Эксперименты и обработка результатов проведены автором.

Использование ветвей в качестве биологических моделей деревьев позволяет поставить ряд вопросов, которые ранее могли ставиться в режиме наблюдения или теоретического моделирования, в экспериментальном контексте. В частности, являются ли процессы создания механической опоры

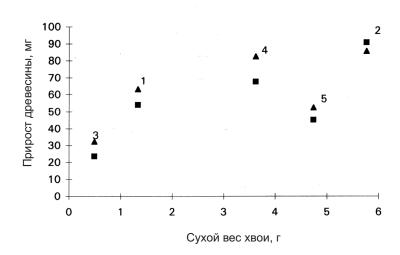


Рис. 5. Связь между оцененным общим количеством древесной биомассы и количеством хвои на экспериментальных ветвях. ■ – оценки количества древесины через объемную плотность, ▲ – оценки количества древесины через оптическую плотность. 1–5 – номера деревьев. Эксперименты и обработка результатов проведены автором.

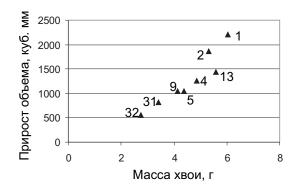


Рис. 6. Объем прироста на первых 6-ти междоузлиях ветви сосны сибирской, считая от ее дистальной части. Цифрами показаны номера деревьев. Эксперименты и обработка результатов проведены автором.

и экспорта ассимилятов из ветви в ствол (т.е. процессы вдали от источников ассимилятов) действительно «приоритетными» по сравнению с локальными процессами роста камбия (т.е. процессы непосредственно около источников ассимилятов) в условиях дефицита производства пластических веществ ввиду малых относительных размеров фотосинтетического аппарата.

Данные, полученные в результате экспериментов (рис. 3) по частичной дефолиации ветвей молодых деревьев ели европейской и сосны сибирской, свидетельствуют о том, что макроскопически измеряемый прирост древесной ткани, связанный с оставленным малым количеством хвои, концентрируется вблизи источника производства пластических веществ. Распределение древесного прироста вдоль экспериментальных ветвей в сравнении с контрольными ветвями показало, что прирост, в случае малого его коли-

чества, часто не достигает главного ствола. Чем крупнее ветвь, тем более выражена эта тенденция.

Зависимость количества прироста, отлагающегося на ветви, от расстояния до места прикрепления хвои (источника пластических веществ) может значительно варьировать. Однако, во всех случаях наблюдается общая схема, состоящая в том, что максимум прироста приходится на участки, непосредственно примыкающие к охвоенным побегам либо находящиеся на охвоенных побегах. По мере движения к основанию ветви наблюдается сначала минимум прироста, а затем ближе к основанию ветви – возрастание прироста, связанное, вероятно, с ростом за счет запасаемых в прошлом сезоне роста веществ. В то время, как кривые распределения прироста вдоль оси роста показывают существенную вариацию, в относительных единицах распределение прироста на всех ветвях следует очень близким траекториям, что свидетельствует о наличии подобия.

Общее количество прироста древесины положительно связано с количеством хвои на побегах (рис. 6, 5). Для ели европейской эта связь, вероятно, носит нелинейный характер, а для сосны сибирской – линейный.

Примененная методика позволяет сделать оценки связи между количеством 1-2-х-летней хвои и количеством углерода, запасенного в древесных тканях прироста. Для сосны сибирской 1 гр. абсолютно сухого веса хвои соответствует 0.05-0.07 гр. углерода текущего прироста. Для ели европей-

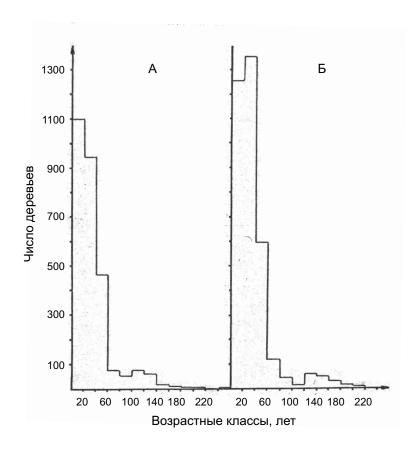


Рис. 7. Возрастное распределение растений в популяциях пихты сибирской на пробных площадях: A – I пп., Б – II пп. Натурные данные получены и обработаны автором.

ской этот показатель оценивается как 0.15 гр. углерода текущего прироста на 1 гр. хвои.

Результаты третьей главы опубликованы в [21].

В четвертой главе Излагаются результаты исследований пространственно-временной структуры популяций древесных растений.

В главе использованы следующие данные:

- 1) результаты измерений пространственного положения, размеров и возрастов деревьев в разновозрастных пихтарниках Западного Саяна (краткая характеристика пробных площадей в таблице 3);
- 2) результаты измерений пространственного положения деревьев в одновозрастных сосняках разного возраста, опубликованные А.И.Бузыкиным (Бузыкин и др., 2009).

Таблица 3. Основные характеристики пробных площадей. Пробные площади заложены и обработаны автором.

обработаны автором.						
$N_{\overline{0}}$ $\Pi\Pi$.	Тип леса ¹	Общая	Класс	Сумма пл.	Запас,	Крутизна
		площадь,	бони-	сечений	м $^3/$ га	склона
		га	тета	m^2/ra		
I	ПВЩЗ*	1,0	III	20,59	110	21^{0}
II	ПЩЗ**	1,5	III	29,59	220	14^{0}

^{*}Пихтарник вейниково-шитовниково-зеленомошный

Многие сообщества древесных растений далеки от состояния стабильности. Это может быть выяснено, как в процессе непосредственного длительного наблюдения, так и (чаще) при интерпретации возрастного строения популяций (рис. 7). Значительный интерес представляет анализ причин этой нестабильности, которые в обобщенном виде можно разделить на внешние по отношению к популяции и внутренние (внутрипопуляционные, фитоценотические). Анализ как математических моделей, так и литературных источников показывает, что периодические и непериодические колебания возрастного строения древесных популяций, происходящие на площадях, заведомо больших, чем расстояния непосредственного взаимодействия деревьев, не могут вызываться внутренними причинами и должны быть отнесены за счет мощных внешних воздействий. При отсутствии таких воздействий большие лесные массивы в течение нескольких смен поколений стабилизируют свои основные структурные и функциональные параметры. К последним, в частности, относится запас углерода в живых и не живых компонентах лесной экосистемы.

Между уровнями биологической организации «организм» и «популяция» можно выделить промежуточный, в котором впервые реализуется специфическая функция смены поколений. Этот уровень, который в слу-

^{**}Пихтарник шитовниково-зеленомошный

¹Типы леса согласно Назимовой (1975)

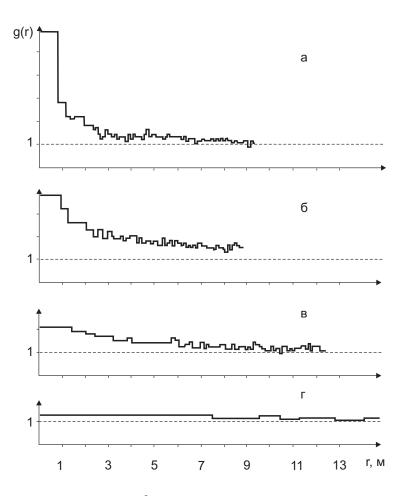


Рис. 8. Гистограммы радиальных функций распределения, характеризующие распределение по площади растений возрастных совокупностей растений на I пп.: a — до 20 лет; b — 21—40 лет; b — 41—100 лет; b — старше 100 лет. Натурные данные получены и обработаны автором.

чае древесных растений можно назвать «ценонным», характеризуется тем, что в пределах ценонных ячеек наблюдается ясная дискретность поколений. Горизонтальный размер ценонных ячеек представляет собой результат взаимодействия внешних синхронизирующих и внутренних десинхронизирующих факторов. В предельном случае отсутствия катастрофических внешних воздействий при приближении к состоянию абсолютной разновозрастности древостоя размер ценонной ячейки становится соизмерим с горизонтальным размером нескольких крупных деревьев.

Популяции деревьев с высокой степенью возрастной неоднородности неслучайным образом организованы в физическом пространстве. Молодые и мелкие растения, как правило, агрегированы в пространстве. С увеличением возраста и размера пространственное распределение особей приближается к случайному (за пределами горизонтальных физических размеров деревьев) (рис. 8). Взаиморасположение мелкого подроста и мелких деревьев показывает отрицательную пространственную сопряженность, что отражает наличие конкурентного подавления подроста. Взаиморасположение крупных деревьев и крупного подроста характеризуется положительной

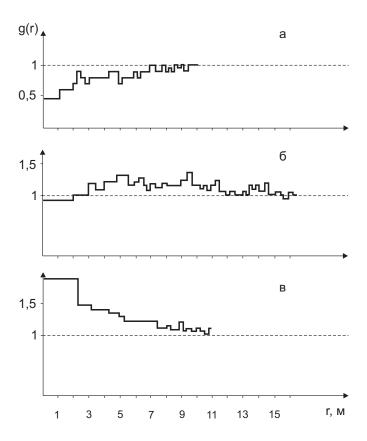


Рис. 9. Гистограммы парциальных радиальных функций распределения, характеризующие взаиморасположение растений возрастных совокупностей на I пп.: a — до 20 лет и 41—100 лет; b — до 20 лет и старше 100 лет; b — до 20 лет и старше 100 лет. Натурные данные получены и обработаны автором.

пространственной сопряженностью. Это свидетельствует о том, что разница по возрасту и размеру между этими совокупностями такова, что старшее поколение уже не препятствует закреплению и росту растений следующего (рис. 9). Эта разница и есть средний интервал (разрыв) между поколениями. Агрегации мелких (молодых) деревьев формируют ценонные ячейки, в которых неизбежно возникает разрыв между поколениями, одно из которых «наследует» пространство другого.

Анализ отклонений центров крон в одновозрастных древостоях показывает, что крона дерева как наиболее горизонтально лабильная его часть реагирует на наличие других деревьев – ближайших конкурентов. Наибольший эффект отклонения крон от деревьев ближайшего окружения обнаруживается, если при вычислении центра ближайшего окружения учитывается расстояние и размер деревьев, входящих в него. Другой вариант анализа показывает, что отклонение крон деревьев происходит в направлении разрежений, определяемых расположением ближайших соседей. В любом случае, расстояние, на котором ощутимо прямое взаимодействие деревьев, невелико и измеряется для взрослого древостоя несколькими метрами.

Результаты четвертой главы опубликованы в [18, 20] и [7, 17].

В пятой главе излагаются результаты моделирования структуры и

динамики одновозрастного древостоя.

В главе были использованы следующие данные:

- 1) результаты измерений в долговременных экспериментах с ростом древостоев дугласии, опубликованные рядом авторов. Были использованы материалы пяти экспериментов: Hoskins (Marshall, Curtis, 2001), Skykomish, Clemons (King et al., 2002), Iron Creek (Curtis, Marshall, 2009a), Rocky Brook (Curtis, Marshall, 2009b). Из приведенных публикаций использовались данные только по контрольным площадкам;
- 2) данные измерений на пробных площадях в древостоях, собранные и опубликованные В.А. Усольцевым (2010). Из этой сводки были взяты данные по сосновым древостоям некоторых авторов Успенского (сосновые культуры в Тамбовской области), Мироненко (сосновые культуры в Тамбовской области), Кожевникова (сосновые культуры в Белорусии), Грука (сосновые культуры в Белоруссии), Габеева (естественные сосновые древостои в Новосибирской области), Курбанова (естественные сосновые древостои в Чувашии), Хайнсдорфа (естественные сосновые древостои в Роберсвальде, Германия).

Одновозрастные древостои представляют собой важный объект изучения системных эффектов, имеющих место при взаимодействии совместно растущих и конкурирующих организмов. Упрощенная по сравнению с разновозрастными древостоями структура одновозрастных дает возможность в ряде случаев применить методы аналитического моделирования, что дает возможность понять тонкие механизмы функционирования экологических сообществ. Особенный интерес представляют случаи, позволяющие связать элементарные взаимодействия между особями и получающиеся макроэффекты.

Важность изучения одновозрастных древостоев лежит в плоскости глобальной экологии и нейтрализации избытка парниковых газов. Одновозрастные древостои в виде древесных плантаций много десятилетий используются для промышленного производства древесины, так как этот способ хозяйствования отличается высокой экономической эффективностью и технологичностью. В современных условиях лесными плантациями предполагается поглощать атмосферный углерод, накапливая его в древесных тканях (Forest Europe..., 2011).

Модель растущих кругов (рис. 10) с фиксированным их положением в пространстве позволяет из элементарных актов взаимодействия модельных объектов аналитически вывести закон самоизреживания для одновозрастных древостоев. Закон самоизреживания формулируется в хорошо наблюдаемой величине – густоте (плотности) деревьев на площади в зависимости от скорости роста. Кроме того, модель растущих кругов позволяет рассматривать и анализировать динамику численности не только гомогенных (состоящих из одинаковых организмов), но и гетерогенных популяций. Одной из существенных элементов модели динамики популяции неподвижных ор-

ганизмов является описание их пространственного размещения. Наиболее адекватный способ описания состоит в построении радиальных функций распределения, которые могут быть легко сформулированы в терминах вероятности.

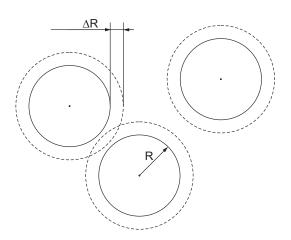


Рис. 10. Фрагмент процесса растущих одинаковых кругов.

Анализ модели растущих кругов показал, что в приближении достаточно больших площадей и больших количеств деревьев динамика самоизреживания (уменьшения числа деревьев) одновозрастного древостоя подчиняется экспоненциальному закону вида $D_n = D_0(1 - \Delta R/R_{max})^n$, где D_n – количество деревьев на дискретном шаге роста n, D_0 – начальное количество деревьев, ΔR – скорость роста (увеличение горизонтального размера за один дискретный шаг роста), R_{max} – максимальное расстояние.

Указанный экспоненциальный закон в полулогарифмических координатах представляет собой прямую линию, наличие которой можно зафиксировать в динамике некоторых реальных древостоев. Чем более однороден древостой в отношении скоростей роста слагающих его деревьев, тем больше оснований ожидать, что самоизреживание будет идти по простому экспоненциальному закону. В тех случаях, когда динамика самоизреживания в полулогарифмических координатах представляет собой не прямую линия, а вогнутую функцию, эта динамика может быть проанализирована с помощью модели растущих кругов с позиций гетерогенности популяции. Это означает, что сложная динамика самоизреживания представима в виде суммы простых (экспоненциальных) динамик, каждая из которых описывает субпопуляцию со своими характерными параметрами численности и скорости роста. Одна субпопуляция представляет собой «деревья будущего». Их число определяет общее число деревьев на поздних возрастных стадиях. Вторая субпопуляция – сопутствующие деревья, на ранних возрастных стадиях они определяют общее число стволов и динамику их падения. Для целей анализа достаточно допустить наличие только двух категорий деревьев, хотя в лесоведении разработана более подробная классификация классов роста.

Анализ данных самоизреживания реальных древостоев, состоящих из деревьев разных размеров и скоростей роста, показывает, что модель растущих кругов непротиворечиво объясняет взаимодействие параметров вероятности столкновения и скорости роста. Низкая вероятность столкновений для «деревьев будущего» сочетается с их высокой скоростью роста. Низкая скорость роста сопутствующих деревьев сочетается с высокой вероятностью столкновений на малых расстояниях, которая характерна для группового типа пространственного размещения.

Идеализация дерева не как вместилища древесины, а как живого организма, заставляет сместить внимание с объема ствола на показатель его поверхности, так как именно поверхность представляет собой наиболее естественный морфологический коррелят самой большой живой ткани дерева – камбия. В свою очередь, функционирование живой ткани лимитируется наличным объемом ресурсов для роста. Как правило, в реальной экологической обстановке ресурсы, необходимые как для дыхания, так и для роста, всегда ограничены. Их дефицит при этом усиливается в ситуации конкуренции. Можно ожидать, следовательно, что некоторая интегральная величина, например, суммарная боковая поверхность стволов в древостое, будет ограничена сверху некоторым значением, зависящим от объема ресурсов. В широком смысле значительный интерес представляет вопрос о динамике суммарной боковой поверхности древостоев.

Предлагаемая геометрическая модель древостоя (популяция конусов) позволяет проанализировать связь между динамикой суммарной боковой поверхности, с одной стороны, и зависимостями, связывающими высоту с диаметром и диаметр с густотой, с другой.

Идеализация деревьев в виде конусов оправдана, так как введение образующей фигур в виде распространенной в исследованиях степенной функции не меняет качественным образом выводы анализа. Кроме того, начиная с определенного размера и возраста, отношение между истинной боковой поверхностью ствола и поверхностью конической фигуры тех же размеров становится постоянной. В то же время, геометрического подобия не достаточно для реалистичного моделирования динамики одновозрастного древостоя. В процессе роста реальные древостои не сохраняют геометрическое подобие, но сохраняют аффинное подобие, которое может быть описано степенными функциями. В модели геометрическое подобие обеспечивается тем, что радиус фигур пропорционален $\sqrt{1/N}$, однако описание реальной динамики дается, когда радиус пропорционален $\sqrt{1/N^{\gamma}}$.

Разработанная модель популяции конусов предсказывает, что в структуре древостоя в процессе его роста существуют вторичные связи, т.е. связи между параметрами первичных связей. В частности, если суммарная боковая поверхность постоянна при меняющемся N, то показатели степени в l(r) и r(N) могут быть пересчитаны друг в друга, так как элементы в показателях степени γ_1 и γ_2 равны между собой. Если суммарная боковая

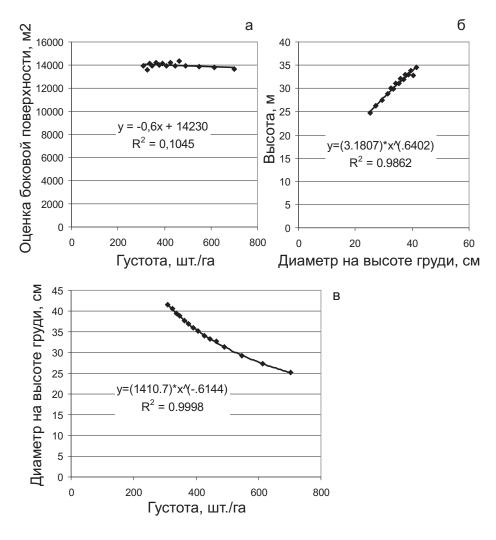


Рис. 11. Зависимость оценки суммарной боковой поверхности деревьев древостоя (а), среднего диаметра (в) от густоты и средней высоты (б) от среднего диаметра в плантациях сосны I класса бонитета в Тамбовской обл. На основе набора данных №1 В.А. Усольцева (2010), аппроксимация и обработка материалов диссертанта. Каждая точка графиков репрезентирует результат отдельной пробной площади.

поверхность меняется с N как N^{α} , то γ_1 , γ_2 и α демонстрируют наличие связей, так что когда известны два показателя, третий можно вычислить через них. Данные предсказания модели были проверены и подтверждены посредством обработки опубликованных В.А.Усольцевым (2010) данных о структуре одновозрастных древостоев (рис. 11).

Несмотря на упрощающие допущения модель является работающей, т.е. предсказанные ей соотношения обнаруживаются в эмпирических данных, опубликованных в литературе. Для естественных рядов составленных из древостоев сосны обыкновенной одного географического произрастания в случае постоянства оценочной суммы боковых поверхностей полученные в результате аппроксимации параметры γ_1 и γ_2 равны друг другу со значительной точностью. Тот же результат наблюдается для одного древостоя, прослеженного в течение длительного времени (эксперимент Хоскинса, рис. 12). Для одного и того же древостоя соотношение между γ_1 и γ_2

закономерно меняется с возрастом от $\gamma_1 > \gamma_2$ до $\gamma_1 < \gamma_2$. При этом $\gamma_1 > \gamma_2$ соответствует возрастающей тенденции в динамике суммарной боковой поверхности, а $\gamma_1 < \gamma_2$ – убывающей. Для участков возрастающей и убывающей тенденции в динамике суммарной боковой поверхности может быть определен параметр степени α , который определяет знак в соотношении γ_1 и γ_2 , а также помогает количественно связать эти параметры.

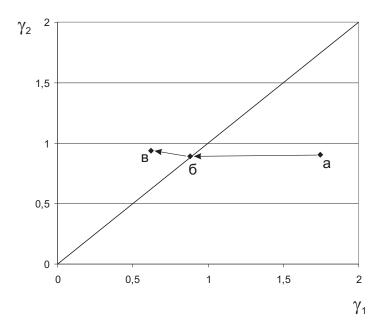


Рис. 12. Динамика оценочной суммарной боковой поверхности для контрольных площадок в эксперименте Хоскинса (Marshall, Curtis, 2011). Стрелками показано изменение состояния во времени. а – интервал 20–30 лет, б – 30–40 лет, в – 40–55 лет. Обработка данных проведена автором.

На основе геометрической модели древостоя может быть разработан подход, позволяющий решить основные задачи при управлении «углеродным» лесом: принятие решений на среднесрочную перспективу и оценку производительности древостоя (скорости поглощения углерода). Модель использует всего три параметра: средний диаметр, средняя высота древостоя, а также количество стволов на единице площади (густота). Эти параметры могут быть оценены средствами дистанционного зондирования, а также – они могут служить основой для простых расчетов без привлечения сложных моделей.

Показателем, который служит сигналом изменения производительности древостоя в среднесрочной перспективе, является некоторая легко оцениваемая мера суммарной боковой поверхности. Торможение роста суммарной боковой поверхности происходит раньше, чем торможение роста запаса. На основе знания фазы развития древостоя в терминах боковой поверхности возможно сделать среднесрочный прогноз перспектив данного лесонасаждения как «углеродного» леса.

Средний прирост запаса в древостое находится в очень тесной и линейной связи с суммарной боковой поверхностью живых стволов (рис. 13). Параметры связи среднего прироста с суммарной боковой поверхностью очень близки для древостоев, демонстрирующих сходную общую производительность (рост в высоту), несмотря на различия в начальных условиях. Это явление можно использовать для оценки скорости поглощения атмосферного диоксида углерода «углеродными» лесами одного и того же бонитета. Поскольку параметры связей между бонитетами существенно различаются, применение данного подхода требует некоторых калибровочных измерений.

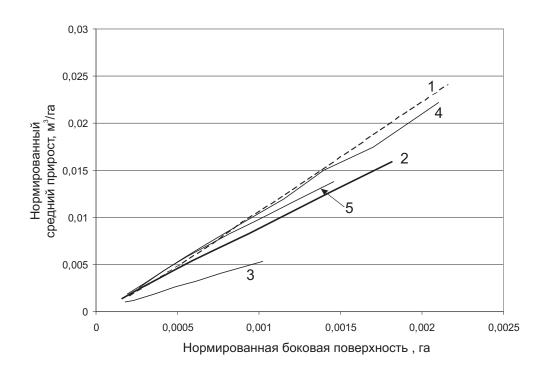


Рис. 13. Соотношение между расчетной суммарной боковой поверхностью и средним приростом по данным запаса и возраста, опубликованным в (Marshall, Curtis, 2001; Curtis, Marshall, 2009a, 2009b; King et al., 2002), нормированными на количество живых деревьев. Обозначения разных экспериментов: 1 — Hoskins, 2 — Iron Creek, 3 — Rocky Brook, 4 — Skykomish, 5 — Clemons. Обработка данных проведена автором.

Результаты пятой главы опубликованы в [9–12].

В шестой главе излагаются результаты моделирования роста леса как биологической составляющей эколого-экономического «углеродного» проекта.

В главе использованы следующие данные:

- 1) измерения плотности и влажности древесины в свежесрубленном состоянии для хвойных пород Сибири, опубликованные Л.Н. Исаевой (Исаева, Брюханова, 1967; Исаева, 1970);
 - 2) результаты исследования роста и продуктивности сосновых молод-

няков, опубликованные А.И. Бузыкиным с соавт. (2002);

3) данные хода роста естественных ельников при различных начальных густотах, опубликованные Разиным и Рогозиным (2009).

Процессы, происходящие при секвестре углерода, наиболее точно отражаются ходом роста древостоя в том виде, в котором его давно описывает лесная наука и который состоит во временном представлении динамики древесной массы. Вместе с тем, информация в такой форме представляет трудность для принятия решений при выборе оптимальных программы секвестра. Одна из причин такого положения дел состоит в том, что недостаточно разработаны подходы, позволяющие относительно просто сравнивать разные проекты секвестра на основе лесоведческой информации о росте древостоев.

Функция комплексной ценности древостоя как носителя традиционного продукта (древесины) и результатов биосферной «работы» по поглощению атмосферного диоксида углерода может быть представлена в аддитивном виде как сумма соответствующих компонентов, умноженных на сложившиеся на данном рынке цены. Ограничением аддитивной формы функции является то, что поглощение диоксида углерода и реализация товарной древесины являются независимыми переменными. Выращивание древесины невозможно без поглощения диоксида углерода, а вырубка и продажа древесины прекращают поглощение диоксида углерода. Функция комплексной ценности может иметь максимум, если цена поглощения диоксида углерода достаточно велика по сравнению с ценой древесины.

В условиях национального «углеродного» рынка комплексные проекты лесовыращивания («на углерод» и на древесину) представляют собой перспективный способ хозяйствования, который может обеспечить экономическое выживание проекта. Причина этого состоит в том, что отложенные на много лет доходы от реализации древесины в существенной степени уменьшаются дисконтированием, и доходы от поглощения углерода на ранних стадиях служат экономической стабильности проекта.

На основе накопленных в различных научных отраслях сведений возможно построить корректную систему пересчета живой древесины на корню в поглощенный диоксид углерода (углерод). Схема расчета может быть представлена следующим образом: объем прироста свежей древесины \rightarrow (плотность свежесрубленной древесины) \rightarrow масса свежей древесины \rightarrow (содержание сухой древесины во влажной) \rightarrow масса сухой древесины \rightarrow (содержание углерода в сухой древесине) \rightarrow масса углерода \rightarrow (содержание углерода в его диоксиде) \rightarrow масса диоксида углерода. Такая система пересчета является более корректной, чем использование коэффициента 0,5 для всех пород. Установлены коэффициенты пересчета для основных лесообразующих пород Сибири (табл. 4).

Проведенные с помощью установленных коэффициентов пересчета оценки показывают на примере сосновых молодняков, что экономическая эф-

Таблица 4. Исходные данные и коэффициенты для пересчета живого прироста древесины в массу поглощенной CO_2 для основных пород Сибири. Схема расчета разработана

втором.				
Порода	Объемный вес	Средняя	Содержание	CO_{2} -
	в свежесрублен-	влаж-	сухой***	ЭКВИ-
	ном состоянии,	ность,	древесины	валент,
	$\kappa_{\Gamma}/\mathrm{M}^{3*}$	%%**	в свежей	$\mathrm{K}\Gamma/\mathrm{M}^3$
Сосна	790	88	0,532	769
Сосна си-	760	92	0,521	724
бирская				
(кедр)				
Пихта	710	101	$0,\!497$	646
Листвен-	910	82	0,549	915
ница				
Ель	795	91	$0,\!524$	762

^{*(}Исаева, 1970), по графикам нормального распределения образцов

фективность «работы» древостоя по секвестру атмосферного диоксида углерода вполне соизмерима с экономической эффективностью реализации круглой древесины и в долгосрочной перспективе может быть выше последней.

Разработанная модель анализа динамики секвестра углерода позволяет сравнивать между собой проекты, направленные на достижение разных управленческих целей. Проанализировано два предельных случая, один из которых нацелен на получение максимально большого объема выросшей древесины независимо от того, в какой момент времени этот максимум достигается. Второй случай имеет целью получение значимой массы как можно раньше, что достигается высоким приростом на ранних стадиях. Показано, что важнейшую роль при оценке экономической выгодности проекта играет длина периода возврата вложенных средств. В зависимости от сочетания цен на секвестр и ставки дисконтирования этот период может заканчиваться до пика прироста или после него. Существуют области значений цен и ставок дисконтирования, в которых экономическое преимущество приобретает либо первый, либо второй случай «углеродного» леса.

Существует эффект влияния уровня ставки дисконтирования на разницу экономических результатов первого и второго случая «углеродного» леса. При низких значениях ставки дисконтирования рост цены секвестра ведет к росту разницы «вариант 1 — вариант 2», т.е. к большей привлекательности первого случая. При высоких значениях ставки дисконтирования рост цен ведет к снижению разницы «вариант 1 — вариант 2», т.е. к

^{** (}Древесина..., 1962)

^{***}древесина в абсолютно сухом состоянии

большей привлекательности второго случая (рис. 14). В конкретных условиях может быть вычислено пороговое значение ставки дисконтирования, разделяющее данные ситуации. Учет этого эффекта имеет прикладное значение для формирования политики в отношении «углеродных» проектов на конкретной территории.

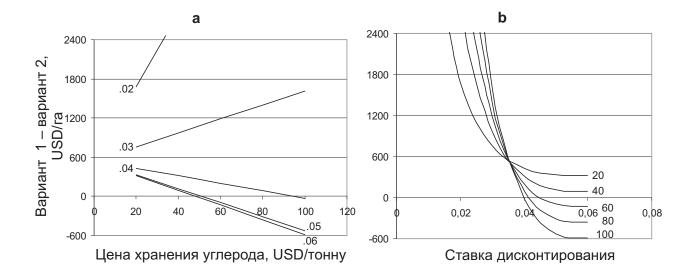


Рис. 14. Результаты сравнения суммарных дисконтированных доходов для вариантов «углеродного» леса. а: зависимость разницы «вариант 1 — вариант 2» от роста цены за единицу углерода при фиксированных значениях ставки дисконтирования (от 0,02 до 0,06 с шагом 0,01). b: зависимость разницы «вариант 1 — вариант 2» от роста ставки дисконтирования при фиксированных значениях цен за единицу углерода (от 20 USD до 100 USD с шагом 10 USD). Расчеты проведены автором.

Результаты шестой главы опубликованы в [2-6, 14, 15].

В Заключении дается концептуальное описание ситуации в экономике природопользования в связи с глобальным углеродным циклом, а также перспектив дальнейших исследований на основе проведенного анализа.

Очевидным искусственным потоком вещества является выброс двуокиси углерода в результате интенсивного сжигания ископаемого топлива. Объем этого потока непропорционально велик по отношению к выделению диоксида углерода, которое создавала бы биологическая популяция людей при нынешней численности народонаселения. По современным оценкам доля антропогенного углерода в общем поступлении его в атмосферу составляет 3,4 % (Solomon, 2007). Эта величина существенно меньше естественной эмиссии углерода, но она все же не является пренебрежимо малой, особенно если учитывать, что способности человеческого общества в данной области могут значительно возрасти.

Наиболее естественным решением обозначенной проблемы считается связывание диоксида углерода в биомассе растений в ходе природного процесса функционирования растительных сообществ. В качестве наиболее ве-

роятных претендентов на эту роль рассматриваются сфагновые болота и леса, а также почва. Однако необходимо учитывать, что из указанных трех пулов углерода – биомассы лесов, биомассы болот и почвы – только леса до известной степени поддаются управляющему воздействию человека.

Новая ситуация в экологии и экономике природопользования состоит в том, что глобальные соглашения придают статус рыночного товара поглощенному из атмосферы углероду. Накопление углерода как процесс и депонирование его в тканях растений происходит постольку, поскольку имеет место биологический рост, который превышает расходы на дыхание, что ведет к увеличению массы тканей. В терминах лесной экологии это означает, что рост леса становится экономической величиной задолго до того, как он станет коммерческой древесиной.

Оплата за биосферную «работу» леса может быть сопоставима или выше прямой поставки древесины на рынок. Разрабатываемую в заключительных главах диссертации модель можно рассматривать как определенную концептуальную основу, которая позволяет анализировать вопрос об эколого-экономическом значении этого объекта.

Выводы

- 1. Рост биологических лесных объектов может рассматриваться и анализироваться на нескольких уровнях организации живой материи: клеточно-тканевом, организменном, популяционном, экосистемном. Особенности деревьев как жизненной формы могут определять дополнительный и очень важный уровень организации суборганизменный (уровень вегетативного побега).
- 2. Идеализация хвойного дерева, предполагающая представление его в виде системы взаимодействующих модулей, представляется перспективным методологическим подходом. Он позволяет формулировать задачи поиска «микрообоснований» или «микропричин» (локальных взаимодействий структурных единиц) для наблюдаемых макроскопических эффектов (закона роста целого организма). Для многих видов хвойных деревьев применима схема, согласно которой терминальный рост может быть представлен как последовательность «почка побег почка · · · · ». Популяционная модель роста дерева, опирающаяся на элементарные акты роста, позволяет предложить более биологичный подход к моделированию роста, чем классические модели, общей чертой которых является асимптотическое «бессмертие» организма. Представление дерева как баланса между появлением и отмиранием живых тканей расширяет возможности моделирования, включая в рассмотрение стадии старения дерева.

- 3. Использование ветвей в качестве биологических моделей позволяет в экспериментальном контексте поставить ряд вопросов, которые ранее могли ставиться в режиме наблюдения или теоретического моделирования. В частности, являются ли процессы создания механической опоры и экспорта ассимилятов из ветви в ствол (т.е. процессы вдали от источников ассимилятов) действительно «приоритетными» по сравнению с локальными процессами роста камбия (т.е. процессы непосредственно около источников ассимилятов) в условиях дефицита производства пластических веществ ввиду малых относительных размеров фотосинтетического аппарата. Макроскопически измеряемый прирост древесной ткани, связанный с оставленным малым количеством хвои, концентрируется вблизи источника производства пластических веществ. Распределение древесного прироста вдоль экспериментальных ветвей в сравнении с контрольными ветвями показало, что прирост, в случае малого его количества, часто не достигает главного ствола.
- 4. Многие сообщества древесных растений далеки от состояния стабильности. Это может быть выяснено как в процессе непосредственного длительного наблюдения, так и (чаще) при интерпретации возрастного строения популяций. Значительный интерес представляет анализ причин этой нестабильности, которые в обобщенном виде можно разделить на внешние по отношению к популяции и внутренние (внутрипопуляционные, фитоценотические). Анализ как математических моделей, так и литературных источников показывает, что периодические и непериодические колебания возрастного строения древесных популяций, происходящие на площадях, заведомо больших, чем расстояния непосредственного взаимодействия деревьев, не могут вызываться внутренними причинами и должны быть отнесены за счет мощных внешних воздействий. При отсутствии таких воздействий большие лесные массивы в течение нескольких смен поколений стабилизируют свои основные структурные и функциональные параметры. К последним, в частности, относится запас углерода в живых и неживых компонентах лесной экосистемы.
- 5. На основе разработанной геометрической модели древостоя может быть разработан подход, позволяющий решить основные задачи при управлении «углеродным» лесом: принятие решений на среднесрочную перспективу и оценку производительности древостоя (скорости поглощения углерода). Модель использует три параметра: средний диаметр, средняя высота древостоя, а также количество стволов на единице площади (густота). Эти параметры могут быть оценены средствами дистанционного зондирования, а также они могут служить основой для простых расчетов без привлечения сложных моделей.

6. На основе накопленных в различных научных отраслях сведений возможно построить корректную систему пересчета живой древесины на корню в поглощенный диоксид углерода (углерод). Схема расчета может быть представлена следующим образом: объем прироста свежей древесины \rightarrow (плотность свежесрубленной древесины) \rightarrow масса свежей древесины \to (содержание сухой древесины во влажной) \to масса сухой древесины \rightarrow (содержание углерода в сухой древесине) \rightarrow масса углерода \rightarrow (содержание углерода в его диоксиде) \rightarrow масса диоксида углерода. Такая система пересчета является более корректной, чем использование коэффициента 0,5 для всех пород. Установлены коэффициенты пересчета для основных лесообразующих пород Сибири. Проведенные с помощью установленных коэффициентов пересчета оценки показывают на примере сосновых молодняков, что экономическая эффективность «работы» древостоя по секвестру атмосферного диоксида углерода вполне соизмерима с экономической эффективностью реализации круглой древесины и в долгосрочной перспективе может быть выше последней.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

В изданиях, рекомендуемых ВАК РФ:

- 1. Ветрова В. П., Гавриков В. Л. Роль черного усача в формировании возрастной структуры пихтовых древостоев // Лесоведение. 1988. N_2 5. С. 30–36.
- 2. Гавриков В. Л., Хлебопрос Р. Г. Концептуальная модель сравнительного анализа эколого-экономических ценностей леса // Инженерная экология. 2013. N 5. С. 38–47.
- 3. Гавриков В. Л., Хлебопрос Р. Г. Феноменологическая модель управления «углеродным лесом» // Лесоведение. 2013. № 5. С. 29–35.
- 4. Гавриков В. Л., Хлебопрос Р. Г. Проблема создания углеродного леса: много или быстро? // ВЕСТНИК РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК. 2014. Т. 84, № 6. С. 32–37.
- 5. Гавриков В. Л., Хлебопрос Р. Г. Экономика «киотского леса» // ЭКО. 2014. T. 12. С. 172–180.
- 6. Гавриков В. Л., Хлебопрос Р. Г. Киотский лес и экономическая возможность национального «углеродного» рынка» // Journal of Siberian

- Federal University. Humanities & Social Sciences. Supplement. 2015. \mathbb{N}^{9} 8. C. 144–153.
- 7. Gavrikov V., Grabarnik P. Y., Stoyan D. Trunk-top relations in a siberian pine forest // Biometrical journal. 1993. Vol. 35, no. 4. P. 487–498.
- 8. Gavrikov V., Stoyan D. The use of marked point processes in ecological and environmental forest studies // Environmental and ecological statistics. 1995. Vol. 2, no. 4. P. 331–344.
- 9. Gavrikov V. L. A model of collisions of growing individuals: a further development // Ecological modelling. 1995. Vol. 79, no. 1. P. 59—66.
- 10. Gavrikov V. L. A simple theory to link bole surface area, stem density and average tree dimensions in a forest stand // European Journal of Forest Research. 2014. Vol. 133, no. 6. P. 1087–1094.
- 11. Gavrikov V. L. An application of bole surface growth model: a transitional status of '-3/2' rule // European Journal of Forest Research.—2015.—Vol. 134, no. 4.—P. 715–724.
- 12. Gavrikov V. L. Whether respiration in trees can scale isometrically with bole surface area: A test of hypothesis // Ecological Modelling. 2015. Vol. 312. P. 318–321.
- 13. Gavrikov V. L., Karlin I. V. A dynamic model of tree terminal growth // Canadian Journal of Forest Research. 1993. Vol. 23. P. 326–329.
- 14. Gavrikov V. L., Khlebopros R. G. Phenomenological model of carbon-sequestering forest management // Contemporary Problems of Ecology. 2013. Vol. 6, no. 7. P. 707–712.
- 15. Gavrikov V. L., Khlebopros R. G. The problem of carbon forest creation: Much or fast? // Herald of the Russian Academy of Sciences. 2014. Vol. 84, no. 3. P. 211–216.
- 16. Gavrikov V. L., Sekretenko O. P. Shoot-based three-dimensional model of young Scots pine growth // Ecological modelling. 1996. Vol. 88, no. 1. P. 183–193.
- 17. Sekretenko O., Gavrikov V. Characterization of the tree spatial distribution in small plots using the pair correlation function // Forest Ecology and Management. 1998. Vol. 102, no. 2. P. 113–120.

В прочих изданиях:

- 18. Анализ структуры древесных ценозов / А. И. Бузыкин, В. Л. Гавриков, О. П. Секретенко, Р. Г. Хлебопрос. Новосибирск : Наука, 1985. 94 с.
- 19. Гавриков В. Л. Рост леса: уровни описания и моделирования: монография. Красноярск: Сиб. федер. ун-т, 2013. 176 с.
- 20. Структура древесных сообществ / А.И. Бузыкин, В.Л. Гавриков, О.П. Секретенко, Р. Г. Хлебопрос // Сукачевские чтения, V, Струк. и фукн. лесн. биоцен. Сиб. / Под ред. И.А. Шилов. М.: Наука, 1987. С. 64–91.
- 21. Gavrikov V. L. Distribution of wood increment along branches of 9-years-old Norway spruces (Picea abies [l.] Karst.) // Centralblatt fuer das gesamte Forstwesen. 1996. no. 1. P. 1–11.

Научное издание

Гавриков Владимир Леонидович

АВТОРЕФЕРАТ диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук на тему:

Моделирование роста деревьев и древостоев в контексте углеродного цикла

Подписано в печать 09.03.2016 г. Формат $60 \times 90\ 1/16$. Тираж 100 экз. Заказ 472.

Отпечатано в типографии ИП Дворядкина И.Д., г. Красноярск, Академгородок 50/28, оф. 156.