

## Новая версия модели продукционного процесса 3-PG для основных лесобразующих пород Европейской части РФ

Шанин В.Н.<sup>1,2,3</sup>, Грабарник П.Я.<sup>1</sup>, Быховец С.С.<sup>1</sup>, Чертов О.Г.<sup>4</sup>, Шашков М.П.<sup>1,3</sup>,  
Иванова Н.В.<sup>1,3</sup>, Фролов П.В.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН

<sup>2</sup>Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН

<sup>3</sup>ИМПБ РАН – филиал ИПМ им. М.В. Келдыша РАН

<sup>4</sup>Бингенский технический университет

[shaninvn@gmail.com](mailto:shaninvn@gmail.com)

Предлагаемая версия модели является модификацией хорошо известной модели продукционного процесса 3-PG (Physiological Principles Predicting Growth) с отдельными корректировками и дополнениями. В частности, были введены более детализованные функции отклика на температуру воздуха, влажность почвы и количество азота, потребляемого деревом из почвы. Введена новая процедура расчета эффективности поглощения фотосинтетически активной радиации (ФАР), учитывающая различие между светолюбивыми и теневыносливыми видами. Для описания распределения прироста биомассы между органами дерева было использовано уравнение рангового распределения. Оценены параметры модели для 12 типичных видов древесных растений Европейской части РФ: сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*), ели европейской (*Picea abies*), лиственницы сибирской (*Larix sibirica*), пихты сибирской (*Abies sibirica*), берёзы *Betula* sp. (для видов берёзы повислой *Betula pendula* и берёзы пушистой *Betula pubescens* были приняты одинаковые параметры), осины обыкновенной (*Populus tremula*), дуба черешчатого (*Quercus robur*), липы сердцевидной (*Tilia cordata*), бука европейского (*Fagus sylvatica*), клена остролистного (*Acer platanoides*), вяза шершавого (*Ulmus glabra*) и ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior*). Проведено тестирование работы модели в широком диапазоне экологических условий.

Ключевые слова: продуктивность, функции отклика, смешанные леса, распределение прироста.

## New version of the 3-PG model of biomass production for the most common tree species in European Russia

Shanin V.N.<sup>1,2,3</sup>, Grabarnik P.Ya.<sup>1</sup>, Bykhovets S.S.<sup>1</sup>, Chertov O.G.<sup>4</sup>, Shashkov M.P.<sup>1,3</sup>, Ivanova N.V.<sup>1,3</sup>,  
Stamenov M.N.<sup>1</sup>, Frolov P.V.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science of the Russian Academy of Sciences

<sup>2</sup>Center for Forest Ecology and Productivity of the Russian Academy of Sciences

<sup>3</sup>IMPB RAS – Branch of KIAM RAS

<sup>4</sup>University of Applied Sciences Bingen

The suggested model is the version of well-known biomass production model 3-PG (Physiological Principles Predicting Growth), with additional modifications of some procedures. In particular, more detailed response functions to air temperature, soil moisture and absorbed nitrogen were introduced. We also implemented new procedure of calculation of light use efficiency taking into account the difference between shade-tolerant and shade-intolerant tree species. The rank distribution equation was used for description of increment allocation to different tree biomass compartments. Model parameters were estimated for the following tree species: Scots pine (*Pinus sylvestris*), Norway spruce (*Picea abies*), Siberian larch (*Larix sibirica*), Siberian fir (*Abies sibirica*), birch *Betula* sp. (since the same parameters were set for silver birch, *Betula pendula*, and downy birch, *Betula pubescens*), common aspen (*Populus tremula*), pedunculate oak (*Quercus robur*), small-leaved lime (*Tilia cordata*), common beech (*Fagus sylvatica*), Norway maple (*Acer platanoides*), wych elm (*Ulmus glabra*),

and common ash (*Fraxinus excelsior*). The model performance was tested vs. the wide range of environmental conditions.

*Key words: productivity, response functions, mixed forests, allocation of increment.*

## 1. Расчет валовой и чистой первичной продукции

Аналогично базовой версии модели 3-PG [1, 2], валовая первичная продукция рассчитывается с месячным шагом как

$$GPP = uAPAR \cdot \varepsilon_{eff} \cdot P_{mod},$$

где  $uAPAR$  – перехваченная и использованная деревом ФАР,  $\varepsilon_{eff}$  – эффективность её использования, а  $P_{mod}$  – модификатор, отражающий различия между светолюбивыми и теневыносливыми видами. Для первых он равен отношению фактического радиуса проекции кроны дерева к радиусу проекции кроны свободно растущего дерева, рассчитываемому в модели кроновой конкуренции [3], в то время как для теневыносливых (ель, бук) зависимость является нелинейной [4]:

$$P_{mod} = 1 + 0.44 \cdot \log_{10} \left( \frac{CR}{CR_b} \right).$$

Величина  $uAPAR$  зависит от работающих с дневным шагом функций отклика на условия окружающей среды.

Биом-специфичная эффективность использования ФАР  $\varepsilon_0$  [5] модифицируется в зависимости от концентрации  $CO_2$  в атмосфере ( $f_C$ ) и обеспеченности дерева азотным питанием ( $f_N$ ):

$$\varepsilon_{eff} = \varepsilon_0 \cdot f_C \cdot f_N.$$

Чистая первичная продукция  $NPP$  является постоянной долей  $GPP$ , с учётом  $R_a$  – доли автотрофного дыхания [6]:

$$NPP_0 = GPP \cdot (1 - R_a).$$

## 2. Расчет функций отклика

Функция отклика на вариации температуры [7] моделируется с дневным шагом на основе модели задержки первого порядка:

$$T_{e_d} = T_{e_{d-1}} + \frac{T_d - T_{e_{d-1}}}{\tau},$$

где  $\tau$  – биом-специфичная константа, определяющая время задержки, дней [8],  $T_e$  – «сглаженная» температура, учитывающая инерцию температурной акклиматизации, и рассчитываемая на основе средней дневной температуры воздуха  $T$  за текущие ( $d$ ) и предшествующие ( $d-1$ ) сутки. Состояние температурной акклиматизации  $T_a$  выводится на основе порогового значения (биологического минимума) температуры  $T_0$ :

$$T_{a_d} = \max(T_{e_d} - T_0, 0).$$

Кроме того, в расчёт функции отклика был введён параметр  $T_2$ , позволяющий учитывать снижение продуктивности при росте температуры выше порогового уровня. Итоговая функция температурного отклика  $f_T$  рассчитывается относительно температуры уровня насыщения  $T_1$ :

$$f_T = \min \left( \frac{T_{a_d}}{T_1 - T_0}, 1 \right), T_{a_d} < T_2 - T_0$$

$$f_T = \max \left( \min \left( 2 - \frac{T_{a_d}}{T_2 - T_0}, 1 \right), 0 \right), T_{a_d} > T_2 - T_0$$

Функция отклика продуктивности на дефицит насыщения водяного пара  $VPD$  основана на аналогичной функции, применяемой в эколого-физиологической модели М.Д. Корзухина и Ю.Л. Цельникер [9–15]:

$$f_D = 1, VPD < D_0$$

$$f_D = \left( 1 + \frac{VPD - D_0}{D_1 - D_0} \right)^{-1}, VPD > D_0,$$

где  $VPD$  – дефицит насыщения водного пара (КПа);  $D_0, D_1$  – эмпирические параметры.

Функция отклика на доступность влаги в почве моделируется на основе потенциала почвенной влаги  $\psi$ . Отклик является линейной функцией от  $\psi$  в пределах от наименьшей полевой влагоёмкости  $\psi_{fc} = -0.033$  МПа до видоспецифичного  $\psi_{min}$  [16]:

$$f_W = \max \left( \min \left( \frac{\psi - \psi_{min}}{\psi_{fc} - \psi_{min}}, 1 \right), 0 \right).$$

Также в модели учитывается зависимость продуктивности от количества потребленного деревом азота  $f_N$ . Рассчитывается максимальное теоретическое потребление азота деревом (на 1 кг прироста) как сумма произведений видоспецифичного потребления азота разными органами на доли прироста данных органов. Продуктивность в зависимости от количества доступного азота рассчитывается в зависимости от количества азота, потребленного деревом из почвы –  $N_{uptake}$ :

$$NPP_{act}^N = \frac{N_{uptake}}{N_p}.$$

Значение функции отклика  $f_N$  рассчитывается, исходя из отношения прироста в зависимости от количества доступного азота и потенциального прироста, лимитированного прочими факторами. Значение функции ограничено сверху значением 1, характеризуя, таким образом, ее выход на насыщение:

$$f_N = \min\left(\frac{NPP_{act}^N}{GPP \cdot (1 - R_a)}, 1\right).$$

Чувствительность эффективности использования ФАР к концентрации  $CO_2$  рассчитывается как

$$f_C = \frac{K_1 \cdot (CO_2 - C_b)}{1 + K_2 \cdot (CO_2 - C_b)},$$

где

$$K_1 = \frac{1 + K_2 \cdot (C_0 - C_b)}{(C_0 - k_b)},$$

$$K_2 = \frac{(2 \cdot C_0 - C_b) - r \cdot (C_0 - C_b)}{(r - 1) \cdot (C_0 - C_b) \cdot (2 \cdot C_0 - C_b)},$$

где  $CO_2$  и  $C_0$  – текущая и базовая концентрации  $CO_2$ , соответственно. Базовой концентрацией является концентрация, при которой оценивалась биом-специфичная эффективность использования ФАР ( $\epsilon_0$ ).  $C_b$  соотносится с точкой компенсации фотосинтеза, равной 80 ppm [17–19].

Увеличение продуктивности при росте концентрации  $CO_2$  (множитель  $r$ ) описывается фактором  $\beta$ :

$$r = 1 + \ln(2) \cdot \beta.$$

Фактический отклик на концентрацию  $CO_2$  моделируется в зависимости от других факторов среды ( $f_N, f_W$ ) с месячным шагом по времени [20]:

$$\beta = \beta_0 \cdot f_N \cdot (2 - f_W).$$

Эффект снижения продуктивности в ходе старения дерева  $f_A$  [21] моделируется как простой модификатор NPP:

$$NPP = NPP_0 \cdot f_A.$$

Значение функции отклика  $f_A$  рассчитывается следующим образом:

$$f_A = \frac{1}{1 + \left(\frac{AI}{A_1}\right)^{A_2}},$$

где  $A_1$  и  $A_2$  – эмпирические коэффициенты, а  $AI$  рассчитывается следующим образом:

$$AI = 1 - \frac{2}{(1 - a_{rel})^{-1} + (1 - h_{rel})^{-1}}.$$

Относительный возраст  $a_{rel}$  и относительная высота  $h_{rel}$  (относительно видоспецифичных максимальных  $a_{max}$  и  $h_{max}$ ) являются показателями старения:

$$a_{rel} = \frac{a}{a_{max}},$$

$$h_{rel} = \frac{h}{h_{max}}.$$

### 3. Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда, проект № 18-14-00362 (оценка параметров и создание программной реализации модели) и Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 18-04-00527 (разработка концептуальной схемы модели).

### 4. Список литературы

1. Landsberg J.J., Waring R.H. A generalised model of forest productivity using simplified concepts of radiation-use efficiency, carbon balance and partitioning. *For. Ecol. Manage.* 1997. V. 95. P. 209–228. doi: [10.1016/S0378-1127\(97\)00026-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00026-1).
2. Seidl R., Rammer W., Scheller R.M., Spies T.A. An individual-based process model to simulate landscape-scale forest ecosystem dynamics. *Ecol. Model.* 2012. V. 231. P. 87–100. doi: [10.1016/j.ecolmodel.2012.02.015](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.02.015).
3. Шанин В.Н., Шашков М.П., Иванова Н.В., Быховец С.С., Грабарник П.Я. Модель конкуренции за свет между деревьями в смешанных древостоях бореальной зоны с учетом асимметрии крон. В: *Научные основы устойчивого управления лесами: материалы II Всероссийской научной конференции (с международным участием)*. М.: ЦЭПЛ РАН, 2016. С. 62–63.
4. Komarov A.S., Chertov O.G., Zudin S.L., Nadporozhskaya M.A., Mikhailov A.V., Bykhovets S.S., Zudina E.V., Zoubkova E.V. EFIMOD 2 – a model of growth and elements cycling of boreal forest ecosystems. *Ecol. Model.* 2003. V. 170. P. 373–392. doi: [10.1016/S0304-3800\(03\)00240-0](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(03)00240-0).
5. Seidl R., Lexer M.J., Jäger D., Hönninger K. Evaluating the accuracy and generality of a hybrid forest patch model. *Tree Phys.* 2005. V. 25. P. 939–951.
6. Waring R.H., Landsberg J.J., Williams M. Net primary production of forests: a constant fraction of gross primary production? *Tree Phys.* 1998. V. 18. P. 129–134. doi: [10.1093/treephys/18.2.129](https://doi.org/10.1093/treephys/18.2.129).
7. Mäkelä A., Hari P., Berninger F., Hänninen H., Nikinmaa E. Acclimation of photosynthetic capacity in Scots pine to the annual cycle of temperature. *Tree Phys.* 2004. V. 24. P. 369–376.
8. Mäkelä A., Pulkkinen M., Kolari P., Lagergren F., Berbigier P., Lindroth A., Loustau D., Nikinmaa E., Vesala T., Hari P. Developing an empirical model of stand GPP with the LUE approach: analysis of eddy covariance data at five contrasting conifer sites in Europe. *Glob. Change Biol.* 2008. V. 14. P. 92–108. doi: [10.1111/j.1365-2486.2007.01463.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01463.x).
9. Корзухин М.Д., Выгодская Н.Н., Милукова И.М., Татаринев Ф.А.,

- Цельникер Ю.Л. Применение объединенной модели фотосинтеза и устьичной проводимости к анализу ассимиляции углерода елью и лиственницей в лесах России. *Физиология растений*. 2004. Т. 51. № 3. С. 341–354.
10. Корзухин М.Д., Цельникер Ю.Л., Семенов С.М. Экофизиологическая модель первичной продуктивности древесных растений и оценка климатических пределов их произрастания. *Метеорология и гидрология*. 2008. № 12. С. 56–69.
  11. Цельникер Ю.Л., Корзухин М.Д., Суворова Г.Г., Янькова Л.С., Копытова Л.Д., Филиппова А.К. Анализ влияния факторов среды на фотосинтез хвойных Предбайкалья. *Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем*. 2007. Т. XXI. С. 265–292.
  12. Цельникер Ю.Л., Корзухин М.Д., Семенов С.М. Модельный анализ широтного распределения и продуктивности лесных пород России. *Лесоведение*. 2010. № 2. С. 36–45.
  13. Корзухин М.Д., Цельникер Ю.Л. Анализ распространения и чистой первичной продуктивности четырех лесных пород деревьев в России с помощью экофизиологической модели. *Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем*. 2009. Т. XXII. С. 92–123.
  14. Корзухин М.Д., Цельникер Ю.Л. Модельный анализ современных ареалов лесных древесных пород на территории России и их вариаций при возможных изменениях климата. *Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем*. 2010. Т. XXIII. С. 249–268.
  15. Farquhar G.D., von Caemmerer S., Berry J.A. A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species. *Planta*. 1980. V. 149. P. 78–90. doi: [10.1007/BF00386231](https://doi.org/10.1007/BF00386231).
  16. Wullschlegel S.D., Hanson P.J. Sensitivity of sapling and mature-tree water use to altered precipitation regimes. In: *North American temperate deciduous forest responses to changing precipitation regimes*. Eds. Hanson P.J., Wullschlegel S.D. New York: Springer, 2003. P. 87–98.
  17. Friedlingstein P., Fung I., Holland E., John J., Brasseur G., Erickson D., Schimel D. On the contribution of CO<sub>2</sub> fertilization to the missing biospheric sink. *Glob. Biogeochem. Cycles*. 1995. V. 9. P. 541–556. doi: [10.1029/95GB02381](https://doi.org/10.1029/95GB02381).
  18. Swenson J.J., Waring R.H., Fan W., Coops N. Predicting site index with a physiologically based growth model across Oregon, USA. *Can. J. For. Res.* 2005. V. 35. P. 1697–1707. doi: [10.1139/x05-089](https://doi.org/10.1139/x05-089).
  19. Coops N.C., Waring R.H., Law B.E. Assessing the past and future distribution and productivity of ponderosa pine in the Pacific Northwest using a process model, 3-PG. *Ecol. Model.* 2005. V. 183. P. 107–124. doi: [0.1016/j.ecolmodel.2004.08.002](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2004.08.002).
  20. Norby R.J., DeLucia E.H., Gielen B., Calfapietra C., Giardina C.P., King J.S., Ledford J., McCarthy H.R., Moore D.J.P., Ceulemans R., De Angelis P., Finzi A.C., Karnosky D.F., Kubiske M.E., Lukac M., Pregitzer K.S., Scarascia-Mugnozza G.E., Schlesinger W.H., Oren R. Forest response to elevated CO<sub>2</sub> is conserved across a broad range of productivity. *PNAS*. 2005. V. 102. P. 18052–18056. doi: [10.1073/pnas.0509478102](https://doi.org/10.1073/pnas.0509478102).
  21. Räm O., Kaurilind E., Hallik L., Merilo E. Why does needle photosynthesis decline with tree height in Norway spruce? *Plant Biol.* 2012. V. 14. P. 306–314. doi: [10.1111/j.1438-8677.2011.00503.x](https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2011.00503.x).