

УДК 630\*524:581.5

## ПРОДУКТИВНОСТЬ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ ПРОИЗРАСТАНИЯ

© 2025 г. С. И. Тарасов\*, Н. В. Герлинг\*\*

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН

Коммунистическая, 28, Сыктывкар, 167982 Россия

\*E-mail: tarasov@ib.komisc.ru

\*\*E-mail: gerling@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 06.03.2024 г.

После доработки 01.08.2024 г.

Принята к печати 15.01.2025 г.

Предлагается метод оценки биологической продуктивности лесных экосистем, позволяющий преодолеть недостатки, присущие традиционному методу, не учитывающему значительную статистическую неоднородность древостоев по ряду морфометрических параметров, изменяющихся в процессе развития лесной экосистемы. При разработке метода использовались концепции и средства теории стационарных случайных функций. Центральной идеей предлагаемого метода является понятие гипотетического среднего дерева, характеризующего рост чистого древостоя на основных стадиях его развития. Итоговым результатом такого методического подхода является индекс биопродуктивности древостоя, дающий количественную оценку биопродуктивности и позволяющий сравнивать биопродуктивность чистых древостоев, произрастающих в различных климатогеографических условиях. Практическое применение метода рассматривается на примере древостоев пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.). Даётся оценка относительной погрешности индекса биопродуктивности древостоя пихты. Осуществлена валидация метода на основе выявления корреляционных зависимостей между индексом биопродуктивности древостоев пихты и экологическими оценками местообитаний, полученными с использованием фитоиндикаторных свойств напочвенного покрова.

DOI: 10.31857/S0044459625010017, EDN: SOUZHJ

### ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПРЕДПОСЫЛКИ

Способность живого вещества продуцировать биомассу является неотъемлемым свойством биосфера и носит название биологической продуктивности (Базилевич и др., 1986). Наиболее важная количественная оценка биологической продуктивности – это биологическая продукция сухого органического вещества или энергии, выражаемая в единицах массы (энергии) в единицу времени. В отношении наземных растительных сообществ биологическая продукция, понимаемая как интенсивность продукцииного процесса (накопления органического вещества), подразделяется на четыре категории: общая первичная (GPP), чистая первичная (NPP), чистая экосистемная (NEP) и чистая биомная (NBP) (Базилевич и др., 1986). Чистая первичная продукция (NPP) может быть измерена

таксационными методами учета прироста фитомассы и используется как мера при сравнении биопродуктивности растительных сообществ.

Один из основных методов оценки первичной продукции деревьев и насаждений, основанный на прямом измерении фитомассы, предусматривает отбор образцов древесины стволов, ветвей и корней, вывод аллометрических уравнений, связывающих размеры структурных частей дерева с их фитомассой, последующую оценку абсолютно сухого вещества (а.с.в.) фитомассы отдельного дерева в начале и конце исследуемого периода и экстраполяцию последней на древостой (Newbould, 1970; Усольцев, Залесов, 2005; Kloepel et al., 2007). В общем случае оценка первичной продукции отдельного дерева выполняется по соотношению:

$$Z = \Delta P + \Delta L + \Delta G, \quad (1)$$

где  $Z$  – первичная (чистая) продукция общей фитомассы дерева за период времени  $\Delta t = t_2 - t_1$ ;

$\Delta P$  – разность значений общей фитомассы дерева, измеренных в моменты времени  $t_1$  и  $t_2$ ;  $\Delta L$  – опад общей фитомассы за период наблюдения;  $\Delta G$  – фитомасса, потребленная консументами за период наблюдения. Оценка опада общей фитомассы и фитомассы, потребленной консументами, затруднена, поэтому на практике слагаемыми  $\Delta L$  и  $\Delta G$  пренебрегают и определяют первичную продукцию как сумму приростов составляющих дерево фракций (с последующим пересчетом на насаждение (древостой)):

$$\Delta P = \Delta P_s + \Delta P_b + \Delta P_f + \Delta P_r, \quad (2)$$

где  $\Delta P_s$ ,  $\Delta P_b$ ,  $\Delta P_f$ ,  $\Delta P_r$  – прирост стволов, ветвей, листвы и корней соответственно за период наблюдения. В связи с трудоемкостью оценки фитомассы корней, особенно у деревьев с большими диаметрами стволов, последнее слагаемое  $\Delta P_r$  также часто отбрасывается или оценивается теоретически (Newbould, 1970; Усольцев, Залесов, 2005; Kloeppel et al., 2007).

Как правило, на практике оценкой NPP выступает величина

$$Z_t = \frac{\Delta P}{\Delta t}, \quad (3)$$

которая рассматривается как годичный прирост надземной части древостоя; чем больше величина  $Z_t$ , тем больше биопродуктивность древостоя.

Однако использование показателя “чистая первичная продукция” для сравнения биопродуктивности лесных насаждений не лишено недостатков в силу неоднозначности оценки NPP.

Морфоструктура чистого древостоя естественного происхождения в любой момент времени представлена индивидуумами разного возраста. Количество элементов древостоя изменяется со временем (подрост переходит в категорию деревьев, по разным причинам происходит отпад деревьев и т.д.); признаки, характеризующие размерность (диаметр, высота) и возраст элементов древостоя, сильно варьируют; кроме того, характеристики элементов древостоя изменяются со временем: развитие отдельных индивидуумов в пределах одной возрастной группы неравномерно (Мамаев, 1973).

Отсюда следует, во-первых, что древостой в каждый момент времени представляет собой новую статистическую совокупность по количеству единиц совокупности и по их качеству. Это означает, что измеренное значение какого-либо свойства древостоя, в частности чистой первичной продукции, в каждый момент времени будет разным. Во-вторых, сильная вариабельность признаков единиц древостоя не позволяет

считать их единицами одной генеральной совокупности даже в фиксированный момент времени. Таким образом, чистый древостой не является однородной статистической совокупностью. Следовательно, при оценке чистой первичной продукции древостоя объединение всех деревьев в одну выборку нерепрезентативно, т.е. не является адекватной статистической моделью.

Количественным показателем однородности статистической совокупности и информативности среднего значения какого-либо ее признака считается коэффициент вариации в виде  $v = \sigma / x_{cp}$ , где  $\sigma$  – среднеквадратическое отклонение признака,  $x_{cp}$  – среднее арифметическое значение признака. Стандартной шкалы оценки степени однородности не существует, например, в работе С.А. Мамаева (1973) предлагается шестибалльная шкала однородности статистической совокупности. Согласно этой шкале, нормальную количественную статистическую совокупность можно считать однородной по отношению к изучаемому признаку, если для коэффициента вариации признака выполняется условие  $v \leq 20\%$ . В то же время варьирование, например, диаметра стволов даже в одновозрастном насаждении сосны обыкновенной составляет 17–22%, кедра сибирского – 30% (Мамаев, 1973). Поскольку диаметр стволов является основным параметром аллометрических уравнений при расчете массы органического вещества как дерева в целом, так и его структурных частей, то оценки массы, полученные на его основе, также будут отличаться сильной изменчивостью. В целом для любого чистого древостоя как статистической совокупности по ряду признаков характерна неудовлетворительная оценка однородности (Мамаев, 1973).

Методом, применяемым при статистическом анализе неоднородных совокупностей, является стратификация или группировка элементов имеющейся совокупности по какому-либо существенному признаку. Поскольку скорость роста дерева связана с его возрастом (Weiskittel et al., 2011; Гавриков, 2013), то естественна стратификация древостоя по возрасту деревьев, однако определение возраста каждого дерева является трудоемким. Как указывается в работе А.И. Бузыкина с соавт. (1985), в первом приближении размеры индивидов можно использовать как оценку принадлежности к общей экологической нише. В частности, можно принять, что величина диаметра ствола дерева является показателем его возраста. Тогда в качестве альтернативы

возрасту дерева как критерия группировки логично выбрать диаметр ствола или степень толщины. Однако в растительных сообществах, характеризующихся высокой изменчивостью признаков, одна лишь группировка не позволяет полностью решить проблему неадекватности статистической модели. Результаты наблюдений или опытов в растительных сообществах часто являются сложными теоретико-вероятностными объектами, принимающими различные значения при многократном повторении через регулярные промежутки времени. При изучении таких объектов полезным оказывается понятие случайной функции (Яглом, 1981).

Проведем группировку элементов древостоя по ступеням толщины и рассмотрим рост отдельного дерева, которое относится к определенной ступени толщины. Каждый год его надземная масса увеличивается на некоторую неизвестную величину, которая является случайной. Практически имеется только оценка прироста надземной массы дерева за период между двумя инвентаризациями, равный, как правило, 5–10 годам.

Последовательность годовых приростов отдельного дерева, по сути, является динамическим рядом, который можно рассматривать как реализацию случайной стационарной функции (рис. 1).

Такая модель процесса роста позволяет грубо оценить средний годовой прирост дерева как среднее по времени за период между двумя инвентаризациями  $\Delta t = t_2 - t_1$ .

В каждую категорию ступени толщины в древостое попадает несколько деревьев, в общем случае  $n$ . Считая реализации случайных функций, характеризующих прирост деревьев,

принадлежащих к одной категории, реализациями одного гипотетического среднего дерева и объединив их в ансамбль, можно оценить средний годовой прирост среднего дерева определенной ступени толщины по ансамблю (или числу реализаций) (рис. 2).

Полученные таким образом оценки среднего годового прироста среднего дерева для каждой категории ступени толщины, в свою очередь, можно рассматривать как характеристики гипотетического среднего дерева на некоторой стадии его развития. В рамках такой модели последовательность значений среднего годового прироста, поставленных в соответствие ступеням толщины, можно рассматривать как реализацию процесса изменения данной характеристики гипотетического среднего дерева.

Обобщая, можно сказать, что процесс развития древостоя в заданных условиях окружающей среды в среднем может быть описан как процесс развития гипотетического среднего дерева.

Таким образом, согласно новой статистической модели, имеется множество значений среднего годового прироста среднего дерева, которые определяют его биопродуктивность в заданных условиях на каждом этапе его жизненного цикла. Задача, требующая решения: на основании множества имеющихся значений оценить общую биопродуктивность среднего дерева, т.е. разработать единый количественный показатель биопродуктивности среднего дерева или, что эквивалентно в рамках данного рассмотрения, древостоя.

Обосновать выбор единственного показателя из ряда подобных сложно. Прирост дерева на определенной стадии развития как показатель процесса роста зависит от предшествующих

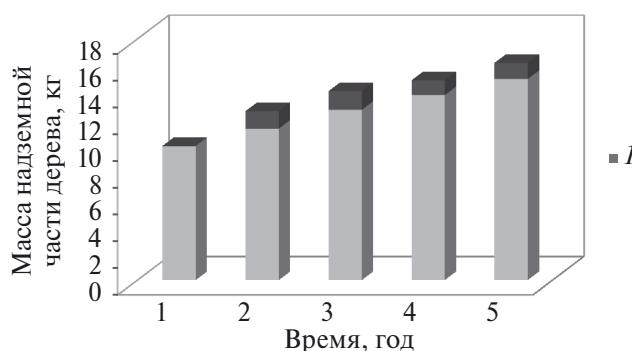


Рис. 1. Динамика годовых приростов  $j$ -того дерева: 1 – доля годового прироста в надземной фитомассе дерева.

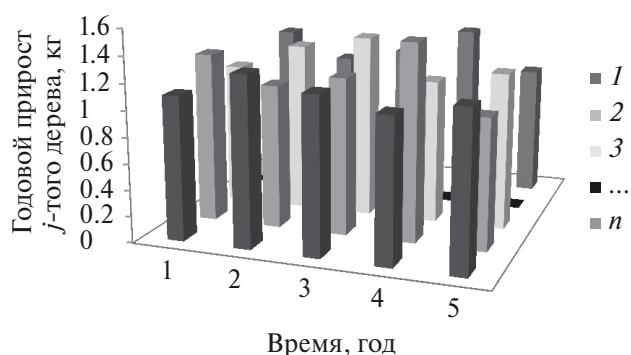


Рис. 2. Ансамбль реализаций случайных функций, характеризующих прирост деревьев одной ступени толщины: 1, 2, 3, ..., n – номер дерева или реализации случайной стационарной функции прироста.

и последующих значений, не является уникальным и не характеризует биопродуктивность дерева в целом. Формально подобная задача формулируется как выбор лучшего показателя из аналогичного ряда и, на наш взгляд, соответствует задаче многокритериальной оптимизации. При решении задач такого типа часто применяется метод свертки, позволяющий множество частных показателей свести к единому интегральному (Штойер, 1992; Morganstein, Marker, 1997; Лотов, Поспелова, 2014). Практически оценка единого интегрального показателя часто реализуется как средняя взвешенная величина. В работе А.М. Должанского с соавт. (2017) показано, что при выборе лучшего представителя из соответствующего набора объектов целесообразно пользоваться средней арифметической взвешенной оценкой:

$$\bar{y} = \frac{\sum_{i=1}^n k_i \cdot y_i}{\sum_{i=1}^n k_i}, \quad (4)$$

где  $y_i$  ( $1 \leq i \leq n$ ) – единичный показатель;  $k_i$  – вес или коэффициент значимости показателя;  $n$  – число показателей.

Таким образом, средняя арифметическая взвешенная оценка средних годовых приростов гипотетического среднего дерева может рассматриваться как показатель его биопродуктивности и, соответственно, древостоя в целом.

## МЕТОД ОЦЕНКИ БИОПРОДУКТИВНОСТИ

Формализуем изложенный подход на примере оценки биопродуктивности некоторого чистого древостоя или оценки биопродуктивности некоторой породы в составе смешанного древостоя.

На момент первой инвентаризации насаждения (момент времени  $t_1$ ) имеется множество значений диаметров стволов деревьев на высоте 1.3 м  $\{d_{1l}\}$  и значений высот деревьев  $\{h_{1l}\}$ , где  $l$  – число деревьев в насаждении,  $l = 1, 2, \dots, N$ . После второй инвентаризации (момент времени  $t_2$ ) также имеется множество значений диаметров на высоте 1.3 м  $\{d_{2l}\}$  и значений высот  $\{h_{2l}\}$ . На основании этих данных могут быть получены оценки надземной массы а.с.в. для каждого дерева на момент первой и второй инвентаризаций  $\{b_{1l}\}$  и  $\{b_{2l}\}$ . Таким образом, множество значений аргументов  $\{d_{lp}, h_{lp}\}$  может быть сопоставлено множество значений функции  $\{b_{lp}\}$ , где  $p$  – номер инвентаризации,  $p = 1, 2$ .

Если известны оценки надземной массы а.с.в. для каждого дерева на момент первой и второй инвентаризаций, то можно оценить прирост надземной массы а.с.в. для каждого дерева за время  $\Delta t = t_2 - t_1$ .

Обозначим прирост надземной массы а.с.в.  $j$ -того дерева определенной ступени толщины за время  $\Delta t$  как  $B_{j,u_i} = b_{j,u_i,2} - b_{j,u_i,1}$ , где  $j = 1, 2, \dots, n_{u_i}$ ;  $u_i = 4 + 4i$  – ступень толщины,  $i = 0, 1, \dots, \infty$ ;  $n_{u_i}$  – число деревьев, приходящееся на ступень толщины  $u_i$ .

Рассматривая динамику изменения прироста отдельного дерева как реализацию случайной стационарной функции, можно оценить средний годовой прирост  $j$ -того дерева  $u_i$ -той ступени толщины как среднее по времени:

$$r_{j,u_i} = \frac{B_{j,u_i}}{\Delta t}, \quad (5)$$

где  $\Delta t$  – время между инвентаризациями.

Совокупность реализаций, описывающих динамику изменения годового прироста деревьев, принадлежащих к одной ступени толщины, образует ансамбль. Оценки, полученные согласно (5), актуальны для любого момента времени и любой ступени толщины. Для ступени толщины в произвольный момент времени они могут быть представлены в виде ансамбля или последовательности вида

$$\{r_{u_i}\} = (r_{1,u_i}, r_{2,u_i}, \dots, r_{j,u_i}, \dots, r_{n_{u_i}, u_i}), \quad (6)$$

где  $u_i = 4 + 4i$  – ступень толщины,  $i = 0, 1, \dots, \infty$ ;  $j = 1, 2, \dots, n_{u_i}$ ;  $n_{u_i}$  – число деревьев, приходящееся на ступень толщины.

Для наглядности представим последовательности средних годовых приростов надземной массы а.с.в. групп деревьев определенной ступени толщины  $u_i$  в виде таблицы (или матрицы):

$$\begin{pmatrix} r_{n_{u_0}, u_0} & r_{n_{u_1}, u_1} & \dots & r_{n_{u_i}, u_i} & \dots & r_{n_{u_k}, u_k} \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ r_{j,u_0} & r_{j,u_1} & \dots & r_{j,u_i} & \dots & r_{j,u_k} \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ r_{2,u_0} & r_{2,u_1} & \dots & r_{2,u_i} & \dots & r_{2,u_k} \\ r_{1,u_0} & r_{1,u_1} & \dots & r_{1,u_i} & \dots & r_{1,u_k} \end{pmatrix}, \quad (7)$$

где в общем случае  $n_{u_0} \neq n_{u_1} \neq \dots \neq n_{u_k}$ .

Более точная оценка среднего годового прироста надземной массы а.с.в. группы (ансамбля) деревьев определенной ступени толщины  $u_i$  может быть получена как среднее по ансамблю реализаций:

$$R_{u_i} = \frac{\sum_{j=1}^{n_{u_i}} r_{j,u_i}}{n_{u_i}}, \quad i = 0, 1, \dots, \infty; \quad j = 1, 2, \dots, n_i, \quad (8)$$

где  $r_{j,u_i}$  – средний годовой прирост надземной массы а.с.в.  $j$ -того дерева  $u_i$ -той ступени толщины;  $n_{u_i}$  – число деревьев, приходящееся на ступень толщины  $u_i$ . Последовательное применение уравнения (8) к каждому столбцу матрицы (7) преобразует ее в последовательность вида

$$\{R_{u_i}\} = (R_{u_0}, R_{u_1}, \dots, R_{u_i}, \dots, R_{u_k}), \quad (9)$$

которая, согласно предложенной статистической модели, рассматривается здесь как реализация динамики изменения прироста гипотетического среднего дерева в процессе жизненного цикла в заданных лесорастительных условиях. Каждое значение данной последовательности есть средний годовой прирост гипотетического среднего дерева в момент времени, когда его диаметр соответствует  $u_i$ -той ступени толщины.

Чтобы определить средневзвешенный годовой прирост среднего дерева согласно (4), необходимо оценить вес или значимость вклада каждого прироста  $R_{u_i}$  в общий прирост дерева на протяжении жизненного цикла.

Однако в силу случайности последовательности  $\{R_{u_i}\}$  и возможного отсутствия отдельных ступеней толщины в общем ряду с целью стандартизации результатов целесообразно сладить данную последовательность какой-нибудь известной функцией.

Вид функции, очевидно, должен быть согласован с процессом роста древесного растения. Модели роста и продуктивности, описывающие трансформацию древостоеев и позволяющие осуществлять прогноз динамики их развития, широко известны в лесоводстве (Ecological modeling..., 2002; Суховольский, 2004; Исаев и др., 2005; Weiskittel et al., 2011). При моделировании распространен феноменологический подход, рассматривающий закономерности изменения средних свойств системы независимо от ее детальной структуры. Основой для моделирования лесных экологических систем при феноменологическом подходе служат уравнения роста популяции особей одного вида (Алексеев и др., 1992; Базыкин, 2003; Koya, Goshu, 2013).

Базовой моделью, описывающей ограниченный рост, является дифференциальное уравнение Ферхюльста, интегрирование которого дает выражение для логистической кривой роста. Логистическая кривая роста описывает процесс накопления фитомассы дерева (лесной экосистемы) от нулевого (минимального) значения до максимального значения, при достижении которого рост практически прекращается

(Алексеев, 1992). Отсюда следует, что зависимость прироста дерева от времени будет описываться некоторой колоколообразной функцией.

Практика дает следующий результат. Соответствие дискретного множества значений аргумента  $\{u_i\}$  множеству значений функции  $\{R_{u_i}\}$  ( $i = 0, 1, 2, \dots, \infty$ ) есть не что иное, как дискретная функция  $R_{u_i} = f(u_i)$ . Аппроксимация этой функции, построенной с использованием натурных таксационных данных, показывает, что хорошим приближением является функция плотности нормального распределения, которую в контексте данного рассмотрения удобнее записать в виде

$$f(u_i, a_1, a_2, a_3) = a_1 \exp\left(-\frac{(u_i - a_2)^2}{a_3^2}\right), \quad (10)$$

где  $u_i = 4 + 4i$  – ступень толщины,  $i = 0, 1, 2, \dots, \infty$ ;  $a_1, a_3$  – коэффициенты масштаба;  $a_2$  – коэффициент сдвига.

Аппроксимировав дискретную функцию  $R_{u_i} = f(u_i)$  функцией вида (10) и выбрав значения аппроксимирующей функции в актуальных точках  $u_i$ , получим новую слаженную дискретную функцию  $\hat{R}_{u_i} = v(u_i)$ .

По определению функция (10), а следовательно, и функция  $\hat{R}_{u_i}$  имеют максимальное значение  $\hat{R}_{\max}$  в некоторой категории ступени толщины, характерное для данного древостоя в данных лесорастительных условиях. Разделив каждое значение  $\hat{R}_{u_i}$  на максимальное значение  $\hat{R}_{\max}$ , получим величину коэффициента значимости  $\hat{R}_{u_i}$  или вес:

$$k(\hat{R}_{u_i}) = \frac{\hat{R}_{u_i}}{\hat{R}_{\max}}, \quad (11)$$

где  $\hat{R}_{u_i}$  – оценка среднего годового прироста дерева  $u_i$ -той ступени толщины в данных условиях;  $\hat{R}_{\max}$  – оценка максимального среднего годового прироста дерева в данных условиях.

Тогда средний арифметический взвешенный годовой прирост среднего дерева данной породы в заданных условиях произрастания будет равен

$$\bar{R} = \frac{\sum_{i=0}^m \hat{R}_{u_i} \cdot k(\hat{R}_{u_i})}{\sum_{i=0}^m k(\hat{R}_{u_i})}, \quad (12)$$

где  $\hat{R}_{u_i}$  – оценка среднего годового прироста дерева  $u_i$ -той ступени толщины в данных условиях;  $k(\hat{R}_{u_i})$  – коэффициент значимости среднего годового прироста дерева  $u_i$ -той ступени толщины в заданных лесорастительных условиях;  $m$  – число ступеней толщины, принятых к рассмотрению. Практически для оценки индекса биопродуктивности удобнее использовать значения  $\hat{R}_{u_i}$ .

от минимального, соответствующего наименьшей рассматриваемой ступени толщины, до максимального, соответствующего ступени толщины, при достижении которой средний прирост дерева принимает максимальное значение.

Полученная величина характеризует общую биопродуктивность среднего дерева в данных условиях, а следовательно, и древостоя в целом, и вводится здесь как индекс продуктивности древостоя.

Если имеется  $N$  функций вида  $\hat{R}_{u_i} = v(u_i)$ , полученных для древостоев, произрастающих в различных экологических условиях, то сравнить продуктивность этих древостоев возможно, сравнивая индексы биопродуктивности  $\bar{R}_i$ ,  $i = 1, 2, \dots, N$ , полученные для каждого  $i$ -того древостоя. При оценке индексов биопродуктивности в качестве максимального среднего годового прироста выбирается среднее годовое значение прироста, максимальное среди всех имеющихся приростов всех ступеней толщины всех рассматриваемых древостоев, или его величина задается, исходя из имеющейся дополнительной информации. Биопродуктивность среднего дерева и, согласно модели, древостоя в целом, имеющего величину  $\bar{R}$  максимальную среди полученных значений, будет наибольшей.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Апробация разработанной методики была проведена на натурных данных, полученных в ходе исследований лесных насаждений с участием пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.), расположенных в таежной зоне Северо-Востока европейской части России в Прилужском, Княжпогостском, Троицко-Печорском и Вуктыльском административных районах Республики Коми.

В лесных насаждениях, выбранных по количеству пихты сибирской, были заложены постоянные пробные площади: ППП1 – размером 0.22 га, ППП2–ППП7 – размером 0.25 га. Лесотаксационные описания пробных площадей проводили по стандартной методике (ОСТ 56-69-83, 1983). Геоботанические описания сообществ приведены в соответствие с общепринятой методикой (Полевая геоботаника, 1964). Повторная инвентаризация насаждений была проведена через 4 года. Оптимальный срок вторичной инвентаризации – от 3 до 5 лет: за это время дерево не успевает перейти в следующую категорию ступени толщины.

В рамках поставленной в настоящем исследовании проблемы решались следующие задачи:

1. Сбор таксационных данных деревьев пихты сибирской  $\{d_{jp}\}$ ,  $\{h_{jp}\}$ , где  $p$  – номер инвентаризации,  $p = 1, 2$ . Оценка надземной массы а.с.в. каждого дерева пихты сибирской  $b_{jp}$ , для оценки использовали аллометрические уравнения, полученные ранее (Тарасов, Герлинг, 2022); расчет величин  $B_{j,u_i} = b_{j,u_i,2} - b_{j,u_i,1}$ , где  $j = 1, 2, \dots, n_{u_i}$ ;  $u_i = 4 + 4i$  – ступень толщины,  $i = 0, 1, \dots, \infty$ ;  $n_{u_i}$  – число деревьев, приходящееся на ступень толщины  $u_i$ . Деревья, утратившие вершину в результате слома, при расчетах не учитывались.
2. Оценка среднего по времени годового прироста надземной массы а.с.в. единичного дерева пихты согласно выражению (5).
3. Оценка среднего по ансамблю годового прироста надземной массы а.с.в. деревьев пихты, относящихся к ступени толщины  $u_i$ , согласно выражению (8).
4. Аппроксимация функций  $R_{u_i} = f(u_i)$  функцией (10). Оптимизацию функций среднего годового прироста решали методом наименьших квадратов, оценка параметров проводилась для уровня значимости  $\alpha = 0.05$  с использованием программного продукта KyPlot 6.0, version 6.0.2.
5. Формирование функций  $R_{u_i} = v(u_i)$ , которые использовались для оценки коэффициентов значимости согласно выражению (11). При формировании учитывались значения функции от минимальной ступени толщины до ступени толщины, в которой аппроксимирующая функция имеет максимум.
6. Расчет индекса биопродуктивности согласно выражению (12).

**Погрешность индекса биопродуктивности.** Погрешность индекса биопродуктивности древостоя пихты оценивалась следующим образом.

Согласно ранее проведенному анализу (Тарасов, Герлинг, 2022), интервал неопределенности результата оценки надземной биомассы а.с.в. дерева пихты равен  $\pm \delta b_{j,u_i} = \pm 16.5\%$ .

Относительная погрешность оценки прироста  $j$ -того дерева  $u_i$ -той ступени толщины  $B_{j,u_i} = b_{j,u_i,2} - b_{j,u_i,1}$  за время  $\Delta t$  будет равна

$$\delta B_{j,u_i} = \frac{\Delta b_{j,u_i,2} - \Delta b_{j,u_i,1}}{b_{j,u_i,2} - b_{j,u_i,1}} = \frac{b_{j,u_i,2} \delta b_{j,u_i,2} - b_{j,u_i,1} \delta b_{j,u_i,1}}{b_{j,u_i,2} - b_{j,u_i,1}}, \quad (13)$$

где  $\delta b_{j,u_i} = \Delta b_{j,u_i} / b_{j,u_i}$ ;  $\Delta b_{j,u_i}$  – абсолютная погрешность измерения  $b_{j,u_i}$ .

Учитывая, что

$$\delta b_{j,u_i,2} = \delta b_{j,u_i,1}, \quad (14)$$

получим

$$\delta B_{j,u_i} = \delta b_{j,u_i}. \quad (15)$$

Тогда оценка относительной погрешности среднего годового прироста  $j$ -того дерева  $u_i$ -той ступени толщины в момент времени  $t_2$  как среднего по времени будет равна

$$\delta r_{j,u_i} = \frac{\delta B_{j,u_i}}{\Delta t} = \frac{\delta b_{j,u_i}}{\Delta t}. \quad (16)$$

Соответственно, оценка относительной погрешности среднего годового прироста  $j$ -того дерева  $u_i$ -той ступени толщины в момент времени  $t_2$  как среднего по ансамблю будет равна

$$\delta R_{u_i} = \frac{\sum_{j=1}^{n_{u_i}} \delta r_{j,u_i}}{n_{u_i}} = \frac{\sum_{j=1}^{n_{u_i}} \delta b_{j,u_i}}{n_{u_i} \Delta t} = \frac{\delta b_{j,u_i}}{\Delta t}. \quad (17)$$

Очевидно, что оценка дисперсии ошибки среднего годового прироста среднего дерева  $\hat{R}_{u_i}$ , полученная в процессе аппроксимации, свидетельствует только об адекватности модели имеющимся данным. В общем случае неопределенность результата измерения среднего годового прироста среднего дерева  $\hat{R}_{u_i}$  не может быть меньше, чем неопределенность результата измерения  $\delta R_{u_i}$  (Тарасов, Герлинг, 2022). Поскольку учит всех составляющих погрешности трудоемок и нецелесообразен, то минимальную относительную погрешность  $\hat{R}_{u_i}$  можно принять равной

$$\delta \hat{R}_{u_i} = \delta R_{u_i} = \frac{\delta b_{j,u_i}}{\Delta t}. \quad (18)$$

Откуда следует

$$\begin{aligned} \delta \bar{R} &= \frac{\sum_{i=0}^m \delta \hat{R}_{u_i} \cdot k(\hat{R}_{u_i})}{\sum_{i=0}^m k(\hat{R}_{u_i})} = \\ &= \frac{\delta b_{j,u_i} \sum_{i=0}^m k(\hat{R}_{u_i})}{\Delta t \sum_{i=0}^m k(\hat{R}_{u_i})} = \frac{\delta b_{j,u_i}}{\Delta t}, \end{aligned} \quad (19)$$

где  $m$  – число ступеней толщины, принятых к рассмотрению.

В рамках данного исследования относительная погрешность индекса биопродуктивности древостоя пихты составила 4.1%.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе тестирования предлагаемой методики оценки биопродуктивности чистого древостоя пихты получены следующие результаты.

По ботанико-географическому районированию территории, где заложены постоянные

пробные площади ППП3, ППП4, ППП5, относится к южной части средней подзоны тайги, ППП1, ППП2 – к подзоне средней тайги, ППП6, ППП7 – к подзоне северной тайги (Юдин, 1954). Лесорастительные условия, а именно комплекс климатических, орографических, гидрологических и почвенных факторов, определяющих условия роста лесной растительности и динамику леса в местах отбора модельных деревьев, согласно многолетним исследованиям (Атлас..., 1997, 2010), различаются.

Характеристики древостоев пробных площадей приведены в табл. 1.

Геоботанические описания напочвенного покрова опытных участков, необходимые для оценки экологических условий местообитаний, приведены ниже.

**ППП1.** Травяно-кустарничковый ярус имеет проективное покрытие 80%, доминантами выступают *Vaccinium myrtillus* L., *Rubus saxatilis* L., *Geranium sylvaticum* L. Проективное покрытие мохово-лишайникового яруса составляет 80% и представлено зелеными мхами.

**ППП2.** Травяно-кустарничковый ярус представляет собой мозаично расположенные пятна, чередующиеся с мертвым покровом, образованным опадом хвои. Проективное покрытие этого яруса 60%, он образован видами: *Oxalis acetosella* L., *Thalictrum minus* L., *Trientalis europaea* L., *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Fragaria vesca* L. Проективное покрытие мохово-лишайникового яруса 80%. Данный ярус образуют виды р. *Hylocomium* и р. *Rhytidadelphus*.

**ППП3.** Травяно-кустарничковый ярус развит слабо и распределяется пятнами среди доминирующей мертвой подстилки из хвои ели и пихты, листвьев березы и осины. Травяно-кустарничковый ярус имеет проективное покрытие 40% и представлен *Rubus saxatilis* L., *Glechoma hederacea* L., *Fragaria vesca* L. и *Equisetum sylvaticum* L. Мохово-лишайниковый ярус развит слабо. Его проективное покрытие составляет 30%. В составе этого яруса преобладает р. *Rhytidadelphus*.

**ППП4.** Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 80%. В видовом составе этого яруса встречаются: *Rubus arcticus* L., *Pyrola rotundifolia* L., *Vaccinium vitis-idaea* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt. Мохово-лишайниковый ярус имеет проективное покрытие 40% и составлен в основном зелеными мхами р. *Dicranum*.

**ППП5.** Травяно-кустарничковый ярус представляет собой мозаично расположенные пятна,

Таблица 1. Лесотаксационные характеристики древостоев пробных площадей

Номер ППП	Класс возраста	Состав	Порода	Густота, экз.×га <sup>-1</sup>	Запас, м <sup>3</sup> ×га <sup>-1</sup>	Средний диаметр, см	Средняя высота, м
1	VIII	3Ос3Px2Е2Б	Осина	145	93.3	31.3	24.9
			Пихта	159	73.1	23.4	24.7
			Ель	309	66.8	18.0	18.8
			Береза	132	49.0	24.7	22.5
			Всего	745	282.3		
2		6Px3Е1С	Пихта	572	222.4	22.7	21.7
			Ель	196	123.5	29.0	19.8
			Сосна	40	38.4	35.5	20.1
			Всего	808	384.2		
3		6Px2Е1С1Б. ед. Ос	Пихта	868	155.0	16.0	21.8
			Ель	104	47.4	23.8	19.9
			Сосна	56	29.8	25.8	20.2
			Береза	108	40.5	23.7	24.0
			Осина	36	9.9	19.6	20.3
			Всего	1172	282.6		
4		4Е1Px3Б1Ос. ед. С	Ель	240	75.9	22.0	19.3
			Пихта	192	23.2	14.4	16.3
			Береза	168	46.0	34.3	20.5
			Осина	24	22.0	42.8	26.0
			Сосна	12	9.1	29.7	23.0
			Всего	676	179.2		
5	IV	6Px2Б1С1Е	Пихта	1084	162.6	15.4	18.9
			Береза	152	52.9	36.2	23.3
			Сосна	120	26.8	19.1	17.3
			Ель	56	24.5	24.5	17.0
			Всего	1412	226.9		
6		5Px4Е1Б. ед. К	Пихта	1048	72.8	12.6	11.6
			Ель	164	59.0	23.5	17.0
			Береза	216	20.1	19.1	15.7
			Кедр	16	4.9	23.7	14.6
			Всего	1444	156.7		
7	VII	5Е3Px1К1Б	Ель	220	131.3	28.8	19.9
			Пихта	760	82.7	14.3	15.4
			Кедр	28	27.1	37.1	19.0
			Береза	100	16.0	28.2	16.5
			Всего	1108	257.1		

чредующиеся с мертвым покровом, образованным опадом хвои и листьев. Проективное покрытие этого яруса составляет 40%. По видовому составу доминируют *Pyrola rotundifolia* L., *Rubus arcticus* L., *Dryopteris carthusiana* Vill., *Solidago virgaurea* L. Проективное покрытие мохово-лишайникового яруса составляет 40% и представлено зелеными мхами.

**ППП6.** Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 80%. В видовом составе этого яруса доминирует *Vaccinium myrtillus* L., также встречаются *Linnaea borealis* L., *Lycopodium annotinum* L., *Trientalis europaea* L.,

*Oxalis acetosella* L. и *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt. Проективное покрытие мохово-лишайникового яруса составляет 100% и представлено зелеными мхами.

**ППП7.** Травяно-кустарничковый ярус имеет проективное покрытие 80% и представлен *Vaccinium myrtillus* L. как доминантом, а также *Linnaea borealis* L., *Equisetum sylvaticum* L., *Lycopodium annotinum* L., *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm., *Trientalis europaea* L. и *Orthilia secunda* (L.) House. Проективное покрытие мохово-лишайникового яруса составляет 100% и представлено зелеными

**Таблица 2.** Показатели качества и параметры регрессионных моделей среднего годового прироста надземной фитомассы а.с.в. среднего дерева пихты

Номер ППП	Оценка модели		Оценка параметров					
	$R^2$	нормированный $R^2$	коэффициенты	оценка	коэффициент Стьюдента	$p$ -значение	нижний асимптотический 95% доверительный интервал	верхний асимптотический 95% доверительный интервал
1	0.9534	0.9400	$a_1$ $a_2$ $a_3$	7.0289 29.1037 374.3268	24.6896 32.4686 6.5582	0 0 0.0003	6.3557 26.4001 239.3586	7.7020 31.2232 509.295
2	0.9878	0.9851	$a_1$ $a_2$ $a_3$	12.0149 37.3054 437.1812	46.0079 64.4434 12.0165	0 0 0	11.4241 35.9959 354.8798	12.6057 38.6180 519.4827
3	0.9938	0.9920	$a_1$ $a_2$ $a_3$	12.1346 37.1105 372.8994	49.6493 40.2140 9.4801	0 0 0	11.5567 34.9284 279.8874	12.7126 39.2926 465.9113
4	0.9747	0.9579	$a_1$ $a_2$ $a_3$	9.9589 27.6513 237.1779	12.5991 38.0979 5.6923	0.0011 0 0.0107	7.4434 25.3415 104.5777	12.4745 29.9611 369.7781
5	0.9865	0.9826	$a_1$ $a_2$ $a_3$	13.4882 32.1080 255.6925	36.2172 57.7638 9.6463	0 0 0	12.6075 30.7936 193.0138	14.3688 33.4223 318.3712
6	0.9511	0.9348	$a_1$ $a_2$ $a_3$	6.9686 20.3820 126.8504	8.3715 16.7503 17.1481	0.0036 0.0005 0.0018	4.3194 17.8056 72.2396	9.6177 26.1585 174.4612
7	0.9965	0.9942	$a_1$ $a_2$ $a_3$	11.5757 28.3086 199.9267	10.6299 12.7027 4.4624	0.0018 0.0011 0.021	8.1101 21.2164 57.3458	15.0413 35.4009 342.5077

мхами. В микропонижениях встречаются пятна мхов р. *Sphagnum*.

Согласно изложенной выше методике, для каждого объекта исследования были получены оценки среднего годового прироста среднего дерева пихты в виде дискретных функций. Далее зависимости аппроксимировались функцией Гаусса. В табл. 2 приведены показатели качества аппроксимации и параметры регрессионной модели, описывающей средний годовой прирост надземной фитомассы а.с.в. среднего дерева пихты, рассчитанные для каждого древостоя пихты на рассматриваемых опытных участках. Результаты регрессионного анализа свидетельствуют

об адекватности всех моделей и статистической значимости параметров моделей.

На рис. 3 для примера приведен график, иллюстрирующий аппроксимацию дискретной функции среднего годового прироста среднего дерева  $R_{u_i} = f(u_i)$ , характеризующей древостой пихты на ППП1. Для расчета коэффициентов значимости использовались значения  $\hat{R}_{u_i}$  от минимального, соответствующего 4-й ступени толщины, до максимального, соответствующего 28-й ступени толщины.

На рис. 4 показаны регрессионные кривые среднего годового прироста среднего дерева, характеризующие древостой пихты на всех опытных участках. При оценке коэффициентов

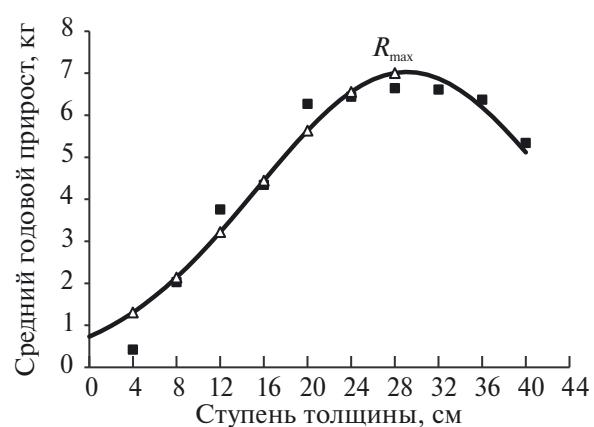


Рис. 3. График регрессии  $\hat{R}_{u_i} = v(u_i)$  по ППП1: 1 – регрессия; 2 – наблюденные данные; 3 – предсказанные значения  $\hat{R}_{u_i}$ , использованные для оценки индекса биопродуктивности.

значимости в качестве максимального значения использовалось максимальное значение среднего годового прироста среднего дерева пихты, соответствующее 32-й ступени дерева, произрастающего на опытном участке ППП5.

Таблица 3. Оценки биопродуктивности древостоев пихты, полученные разными методами

Параметр	Номер опытного участка						
	1	2	3	4	5	6	7
Индекс биопродуктивности древостоя, $\bar{R}$	5.2	7.9	8.8	6.7	10.1	5.0	8.6
Годичный прирост надземной части древостоя, $Z_t$	148.2	853.9	829.4	151.7	1079.5	813.8	484.4

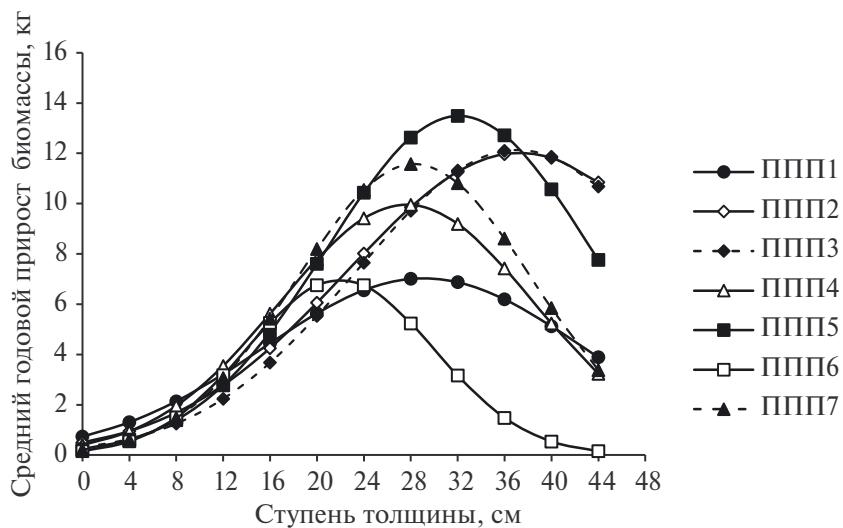


Рис. 4. Графики регрессий  $\hat{R}_{u_i} = v(u_i)$ , данные в соответствие опытным участкам.

В табл. 3 приведены значения индекса биопродуктивности древостоя пихты, полученные для каждого опытного участка. Там же для сравнения приведены значения годового прироста, полученные традиционным методом. Следует отметить, что указанные показатели не коррелируют. Согласно традиционному методу, опытные участки по продуктивности древостоев пихты распределены следующим образом: 5, 2, 3, 6, 7, 4, 1. Индекс биопродуктивности дает такое распределение опытных участков по продуктивности: 5, 3, 7, 2, 4, 1, 6.

**Проверка релевантности индекса биопродуктивности.** Валидацию индекса биопродуктивности осуществляли путем выявления корреляционных связей индекса с оценками экологических характеристик местообитаний на основе флористических признаков. В основу положен известный постулат о влиянии на биопродуктивность древесных растений экологических условий, в частности, богатства почвы минеральным питанием, освещенности и температуры (Одум, 1986).

Оценки экологических условий местообитаний находили по следующей методике. Приуроченность отдельных видов живого напочвенного

покрова к определенным экологическим условиям является основным индикаторным свойством растительности. Основной индикационной единицей в этом случае служит вид (Виноградов, 1964). При оценке экологических условий местообитаний использовали флористические индикаторные признаки по экологической шкале Ландольта (<http://cepl.rssi.ru/bio/flora/ecoscale.htm>). Координаты вида по шкале фактора рассматривали в качестве значений признака. Вместо значения обилия вида использовали количество видов с одинаковым экологическим оптимумом по фактору. По количеству отдельных видов с одинаковым значением экологического оптимума на определенном опытном участке (ППП) рассчитывали частоту встречаемости вида с определенным значением экологического признака. Все оценки делались в предположении непрерывности признака (Толстова, 2000). Оценку внешних условий обитания растений по соответствующему признаку находили следующим образом:

$$\bar{X} = \frac{\sum_{i=0}^n X_i \cdot \omega_i}{\sum_{i=0}^n \omega_i}, \quad i = 0, 1, \dots, n, \quad (20)$$

где  $X_i$  – значение экологического признака;  $\omega_i = 100 \cdot n_i / n$  – частота встречаемости вида с экологическим признаком  $X_i$ , %;  $n_i$  – число видов на опытном участке с признаком  $X_i$ ;  $n$  – число всех видов на опытном участке.

Средние оценки экологических условий местообитаний по соответствующему признаку, полученные согласно (20), представлены

в табл. 4, там же даны оценки биопродуктивности древостоев пихты на опытных участках и количество экземпляров пихты в древостоях.

Для выявления наличия и силы связи индекса биопродуктивности ( $\bar{R}$ ) и годичного прироста ( $Z_t$ ) надземной части древостоя с флористической оценкой местообитаний по различным экологическим признакам использовали непараметрический тест ранговой корреляции Кендалла. Анализ показал наличие статистически значимых положительных связей индекса биопродуктивности с флористической оценкой кислотности почвы, богатства почвы минеральным питанием, освещенности и термоклиматических условий опытных участков (табл. 5, статистически значимые коэффициенты корреляции выделены курсивом). Для годичного прироста надземной части древостоя, рассчитанного согласно (3), связь с флористическими оценками экологических оптимумов местообитаний не выявлена, в то же время прослеживается статистически значимая корреляционная связь с количеством деревьев на опытных участках.

Значительная корреляционная связь индекса биопродуктивности с оценками экологических оптимумов местообитаний, достоверно ассоциируемыми с биопродуктивностью растительных сообществ, свидетельствует о релевантности и адекватности данного показателя проблеме оценки биопродуктивности растительных сообществ и позволяет рассматривать его как сообразную количественную меру биопродуктивности древостоя. Напротив, годичный прирост надземной части древостоя, рассчитываемый

**Таблица 4.** Средние оценки экологических условий местообитаний по соответствующему признаку (шкала Ландольта) и оценки продуктивности

Номер ППП	$\bar{R}$ , кг×год <sup>-1</sup>	$Z_t$ , кг×год <sup>-1</sup>	$n$ , экз.	Средний экологический оптимум местообитания							
				M	R	N	H	D	L	T	C
1	5.2	148.2	39	3.0	2.3	2.4	4.0	3.8	2.1	2.8	2.8
2	7.9	853.9	123	2.9	2.6	2.4	3.7	4.0	2.1	3.1	2.9
3	8.8	829.4	194	3.0	2.8	2.8	3.5	4.0	2.6	3.2	2.8
4	6.7	151.7	46	3.0	2.3	2.3	4.0	3.7	2.4	2.9	2.9
5	10.1	1079.5	225	2.8	2.7	2.6	3.7	3.8	2.3	3.1	2.9
6	5.0	813.8	235	3.4	1.7	2.0	4.7	4.2	1.8	2.7	3.0
7	8.6	484.4	176	3.5	1.6	2.1	4.5	4.1	2.1	2.8	2.9

**Примечание.**  $\bar{R}$  – индекс биопродуктивности древостоя, модельная оценка;  $Z_t$  – годичный прирост надземной части древостоя;  $n$  – количество деревьев пихты сибирской в древостое; M – шкала влажности; R – шкала кислотности почвы; N – шкала богатства почвы минеральным питанием, особенно соединениями азота; H – шкала содержания гумуса; D – шкала механического состава и структуры почвы; L – шкала освещенности; T – шкала термоклиматических условий; C – шкала континентальности климата.

Таблица 5. Результаты одностороннего непараметрического теста Кендалла ( $\alpha = 0.05$ )

	Параметр	<i>n</i> , экз.	Экологический признак							
			M	R	N	H	D	L	T	C
$\bar{R}$	$\tau$ <i>p</i> -значение	0.429 0.088	-0.411 0.105	<i>0.524</i> <i>0.049</i>	<i>0.524</i> <i>0.049</i>	-0.488 0.064	-0.195 0.272	<i>0.619</i> <i>0.025</i>	<i>0.586</i> <i>0.034</i>	-0.238 0.226
$Z_t$	$\tau$ <i>p</i> -значение	<i>0.524</i> <i>0.049</i>	-0.514 0.058	0.429 0.088	0.238 0.226	-0.195 0.272	0.000 0.500	0.143 0.326	0.293 0.181	0.238 0.226

**Примечание.**  $\tau$  – коэффициент корреляции Кендалла; *n* – количество деревьев; M – шкала влажности; R – шкала кислотности почвы; N – шкала богатства почвы минеральным питанием; H – шкала содержания гумуса; D – шкала механического состава и структуры почвы; L – шкала освещенности; T – шкала термоклиматических условий; C – шкала континентальности климата. Статистически значимые коэффициенты корреляции выделены курсивом.

в соответствии с (3), не коррелирует с оценками экологических оптимумов местообитаний, что свидетельствует о его неэффективности.

Косвенным аргументом в пользу адекватности индекса биопродуктивности, по нашему мнению, можно считать орографические условия местности, обуславливающие специфический гидрологический режим.

Постоянная пробная площадь ППП5 расположена на пойменном участке левого берега р. Луза. По отношению к руслу реки она занимает повышенную центральную часть территории поймы, так называемую граву. Особенностью гидрологического режима данной территории является периодическое (один-два раза в год) затопление ее паводковыми водами. Максимальная высота подъема воды, которую можно определить по следам, оставляемым паводком на стволах деревьев, составляет 60–70 см.

Насаждение на ППП3 расположено на террасном берегу р. Луза, вблизи устья р. Соль. С восточной, южной и западной сторон ППП3 окружена старицами, что указывает на пойменное происхождение рельефа. В настоящее время паводковые воды периодически (весна, осень) покрывают поверхность участка, высоту паводка и его продолжительность трудно оценить.

Опытная площадь ППП7 расположена на пойменном участке левого берега р. Подчерье между собственно рекой и скальной грядой высотой около 40 м. Кроме паводковых и талых вод для участка характерно наличие ключей, бьющих из скальной гряды.

Опытная площадь ППП2 расположена на склоне, образовавшемся в результате размыва террасного берега р. Вымь. ППП2 ориентирована с севера на юг и занимает всю ширину склона, равную приблизительно 20 м. Склон западной экспозиции с активно протекающими

процессами эрозии имеет уклон от 45 до 60°. Водосток на участке является периодическим и обусловлен таянием снегового покрова прилегающих территорий весной и осадками осенью. Значительная площадь водосбора обеспечивает аккумулирование большого количества почвенных отложений.

Таким образом, как показывает анализ, наиболее продуктивные древостои приурочены к ландшафтам, которым присущ специфический гидрологический режим, а именно наличие периодического водного стока, обеспечивающего поступление значительных количеств почвенных отложений двух типов. Во-первых, аллювиальных отложений, состав которых определяется составом почв и материнских пород водосборных бассейнов рек, во-вторых, отложений, смытых и намытых родниками, талыми и дождовыми водами с прилегающих террасных участков в результате делювиального процесса. Существенное количество почвенных отложений обеспечивает более высокую продуктивность данных древостоев, что хорошо согласуется с данными фитоиндикации.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предложен метод оценки биопродуктивности чистых древостоев, отличающийся от существующей в настоящее время практики оценки биопродуктивности независимостью от изменений возрастной и размерной структур древостоев в процессе жизненного цикла. Применение предлагаемого метода позволяет получить оригинальный показатель биологической продукции сухого органического вещества, запасаемого древесными растениями, – индекс биопродуктивности древостоя. Индекс биопродуктивности является адекватным показателем биологической

продуктивности и мерой, которая дает возможность количественно сравнивать биопродуктивность различных древостоев. Расчет индекса не требует измерения дополнительных параметров древостоя и основан на стандартных таксационных показателях, хотя в отличие от традиционного подхода процедура получения индекса является более сложной. Предлагаемый методический подход может быть расширен и на смешанные древостои путем его применения к конкретной породе в составе древостоя.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках темы НИР “Средообразующая роль и продуктивность лесных и болотных экосистем Европейского Северо-Востока России” (№ 125020501547-8).

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов в финансовой или какой-либо другой области.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев А.С., 1992. Балансовая модель продукционного процесса в лесной экосистеме // Экология. № 2. С. 35–40.

Алексеев В.В., Крышев И.И., Сазыкина Т.Г., 1992. Физическое и математическое моделирование экосистем. СПб.: Гидометеоиздат. 368 с.

Атлас почв Республики Коми, 2010. Сыктывкар: Ин-т биологии, Коми науч. центр УрО РАН. 356 с.

Атлас Республики Коми по климату и гидрологии, 1997. М.: Дрофа. 116 с.

Базилевич Н.И., Гребенщиков О.С., Тишков А.А., 1986. Географические закономерности структуры и функционирования экосистем. М.: Наука. 297 с.

Базыкин А.Д., 2003. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. М.: Ижевск: Институт компьютерных исследований. 368 с.

Бузыкин А.И., Гавриков В.Л., Секретенко О.П., Хлебопрос Р.Г., 1985. Анализ структуры древесных ценозов. Новосибирск: Наука. 94 с.

Виноградов Б.В., 1964. Растительные индикаторы и их использование при изучении природных ресурсов. М.: Высш. шк. 328 с.

Гавриков В.Л., 2013. Рост леса: уровни описания и моделирования. Красноярск: Сиб. федер. ун-т. 176 с.

Должанский А.М., Бондаренко О.А., Петлеваный Е.А., 2017. Влияние вида средней взвешенной оценки на зависимость комплексного показателя качества от параметров объекта // Приборы и методы измерений. Т. 8. № 4. С. 398–407.

Исаев А.С., Суховольский В.Г., Хлебопрос Р.Г., Бузыкин А.И., Овчинникова Т.М., 2005. Моделирование лесообразовательного процесса: феноменологический подход // Лесоведение. № 1. С. 3–11.

Лотов А.В., Постелова И.И., 2014. Конспект лекций по теории и методам многокритериальной оптимизации. М. <http://www.ccas.ru/mmes/mmedia/Lotov&Posp.pdf>

Мамаев С.А., 1973. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). М.: Наука. 283 с.

Одум Ю., 1986. Экология. М.: Мир. Т. 1. 328 с.

ОСТ 56-69-83, 1983. Пробные площади лесоустройственные. Метод закладки. М.: ЦБНТИ Гослесхоза СССР. 60 с.

Полевая геоботаника, 1964. М.: Наука. Т. 3. 530 с.

Суховольский В.Г., 2004. Экономика живого: Оптимизационный подход к описанию процессов в экологических сообществах и системах. Новосибирск: Наука. 140 с.

Тарасов С.И., Герлинг Н.В., 2022. Оценка надземной биомассы *Abies sibirica* (Pinaceae) на Северо-Востоке европейской части России (Республика Коми) // Растительные ресурсы. Т. 58. № 4. С. 342–353.

Толстова Ю.Н., 2000. Анализ социологических данных. Методология, дескриптивная статистика, изучение связей между номинальными признаками. М.: Научный мир. 352 с.

Усольцев В.А., Залесов С.В., 2005. Методы определения биологической продуктивности насаждений. Екатеринбург: Урал. гос. лесотехн. ун-т. 147 с.

Штойер Р., 1992. Многокритериальная оптимизация. Теория, вычисления и приложения. М.: Радио и связь. 504 с.

Юдин Ю.П., 1954. Темнохвойные леса // Производительные силы Коми АССР. Т. 3. Ч. 1. Растительный мир. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 42–126.

Яглом А.М., 1981. Корреляционная теория стационарных случайных функций. Л.: Гидрометеоиздат. 280 с.

Ecological Modeling in Risk Assessment: Chemical Effects on Populations, Ecosystems, and Landscapes, 2002 / Ed. Pastorok R.A., et al. Boca Raton: CRC Press LLC. 302 p.

Kloepell B.D., Harmon M.E., Fahey T.J., 2007. Estimating aboveground net primary productivity in forest-dominated ecosystems // Principles and Standards for Measuring Primary Production / Eds Fahey T.J., Knapp A.K. N.-Y.: Oxford Univ. Press. P. 63–81.

*Koya P.R., Goshu A.T.*, 2013. Generalized mathematical model for biological growths // Open J. Model. Simul. V. 1. P. 42–53.

*Morganstein D., Marker D.*, 1997. Continuous quality improvement in statistical agencies // Measurement and Process Quality. N.-Y.: Wiley. P. 475–500.

*Newbould P.J.*, 1970. Methods for Estimating the Primary Production of Forests. Oxford: Blackwell Scientific. 62 p.

*Weiskittel A.R., Hann D.W., Kershaw J.A., Vanclay J.K.*, 2011. Forest Growth and Yield Modeling. N.-Y.: John Wiley & Sons Ltd. 415 p.

## Productivity of forest ecosystems in dependence on ecological conditions of growing

S. I. Tarasov\*, N. V. Gerling\*\*

*Institute of Biology, Komi Science Centre, Ural Branch, RAS  
Kommunisticheskaya st., 28, Syktyvkar, Komi Republic, 167982 Russia*

\*E-mail: tarasov@ib.komisc.ru

\*\*E-mail: gerling@ib.komisc.ru

Proposed is a method for assessing the biological productivity of forest ecosystems, which allows to overcome the disadvantages inherent in the traditional methods, not taking into account the significant statistical heterogeneity of stands on a number of morphometric parameters that change in the process of forest ecosystem development. The concepts and tools of the theory of stationary random functions were used in the development of the method. The central idea of the proposed method is the concept of a hypothetical average tree characterizing the growth of a pure stand at the main stages of its development. The final result of this methodological approach is the stand bioproductivity index, which provides a quantitative assessment of bioproductivity and allows comparing the bioproductivity of pure stands growing in different climatogeographical conditions. The practical application of the method is considered on the example of stands of Siberian fir (*Abies sibirica* Ledeb.). The relative error of the bioproductivity index of fir stands is estimated. The method was validated on the basis of revealing correlations between the index of fir stand bioproductivity and ecological assessments of habitats obtained using phytocenotic properties of the ground cover.