

## Лекция 4. ФУНКЦИИ РОСТА ЛЕСА

Общая математическая модель временного ряда хода роста древостоев может быть представлена в виде

$$Y(t) = V(t) + U_t,$$

где  $V(t)$  – детерминированная компонента;  $U_t$  – случайная составляющая.

Детерминированную компоненту, или систематическую составляющую, можно рассматривать как некоторую лесорастительную норму, выявляющуюся в исследованиях массовых процессов роста насаждений. Это – оптимальная лесорастительная норма роста по высоте, диаметру, запасу и т. д., к которой стремится древостой в данных лесорастительных условиях. Случайная составляющая  $U_t$ , подчиняющаяся некоторому вероятностному закону распределения, представляет колебания (отклонения) в росте вокруг лесорастительной нормы. Эти отклонения возникают в условиях произрастания отдельных насаждений, различий в биологической конкуренции деревьев в древостое, влияния окружающих объектов, ошибок измерений и т. д. В принципе при повторении ситуации целиком функция  $V(t)$  должна была бы оставаться одной и той же (при одинаковых условиях), а случайные составляющие оказались бы различными как разные реализации случайного процесса роста леса.

Существующие таблицы хода роста насаждений представляют собой модели, в которых влияние возраста древостоев проявляется только в детерминированной  $V(t)$  составляющей с той или иной степенью надежности и достоверности. Это – классическая ситуация регрессионных моделей, где предполагается, что течение времени никак не отражается на случайной составляющей, т. е. предполагается, что математическое ожидание (среднее значение) случайной составляющей тождественно равно нулю, дисперсия равна некоторой постоянной величине, а значения  $U_t$  в различные моменты времени некоррелированы. Такое определение приводит к тому, что всякую зависимость от времени приходится включать в систематическую составляющую  $V(t)$ . Регрессия (линейная или криволинейная) обычно может быть использована для аналитического выравнивания опытных данных, однако использовать ее для экстраполяции или прогноза роста древостоев следует весьма осторожно, так как вопрос о качестве приближения систематической составляющей данной регрессией не может быть решен исходя лишь из значений, полученных в результате

наблюдений. Наконец, мы проводим исследования в условиях так называемого пассивного эксперимента, где эксперимент ведет природа (древостой растет под влиянием факторов окружающей среды) с учетом хозяйственной деятельности человека. Это обстоятельство объясняет одну из причин низкой работоспособности регрессионных моделей, полученных в условиях пассивного эксперимента при сильной корреляции входных переменных и искажениях в оценках коэффициентов регрессии [1, 25].

Для математического описания детерминированной составляющей, или тренда, временного ряда роста древостоев  $V(t)$  применяются различные функции (К.Е. Никитин, 1963; Л. Странд, 1964; М. Продан, 1968; Н.Н. Свалов, 1974; Я.А. Юдицкий, 1982). Это – параболы 2–3 порядков, уравнения типа Корсуня, модель логарифмического типа Бакмана и т. д. М. Продан (1965) и Е. Ассман (1970) указывают два основных признака кривых роста деревьев и древостоев:

1) кривые роста являются асимптотическими, т. е. при неограниченном увеличении возраста кривые имеют асимптоту – прямую, параллельную оси абсцисс;

2) текущий прирост кривой роста возрастает и достигает максимума в точке перегиба кривой, а затем уменьшается и медленно падает до нуля, т. е. до полного распада кривой. Максимум прироста варьирует от древесной породы и условий произрастания. Если эти принципы процесса роста насаждений удовлетворяются математической моделью, то такая модель вполне подходит для моделирования производительности древостоев.

Число функций роста, предложенных в разное время исследователями, несколько сотен и увеличивается с каждым годом. Анализ значительного их количества проведен В. Пешелем (Peshel, 1938), а техника расчетов параметров дана в работе М. Продана (1961). Все формулы Пешелем разделены на две группы: 1) полученные путем формально-математических построений; 2) сконструированные на основе энергетических представлений [28]. После анализа уравнений первой группы Пешель пришел к заключению, что хорошие результаты достигаются применением формулы Леваковича (Lewacowic, 1935):

$$Y = a / (1 + \frac{b}{x})^c . \quad (4)$$

Отмечает он также формулу Корсуня (Korsun, 1935):

$$Y = ae^{b \ln x + c \ln^2 x} . \quad (5)$$

Во второй группе Пешель выделил функцию Хугерсхофа (Hugershof, 1936):

$$Y = ax^2e^{-cx}. \quad (6)$$

В 1878 г. Коллер предложил формулу выравнивания хода роста древостоев по высоте:  $Y = ax^be^{-cx}$ . Японский лесовод Теразани в 1915 г. предложил простую S-образную функцию роста:  $Y = ae^{-b/x}$ . В. Корф (Korf, 1939) использовал для описания хода роста деревьев уравнение  $Y = ae^{k/(1-n)x^{n-1}}$ . И. Шимек (Shimek, 1967) при исследовании хода роста древостоев рекомендует более сложную функцию роста:  $Y = ae^{k/(1-b)x^{1-b}}$ .

Н.Н. Свалов произвел оценку ряда функций, применяющихся для моделирования хода роста древостоев по высоте [10]:

$$\text{Коллер (1878)} \quad Y = ax^be^{-cx}; \quad (7)$$

$$\text{Вебер (1891)} \quad Y = Y_m \left(1 - \frac{1}{1,0p^c}\right); \quad (8)$$

$$\text{Теразани (1907)} \quad Y = ae^{-b/x}; \quad (9)$$

$$\text{Митчерлих (1919)} \quad Y = Y_m (1 - e^{-cx}); \quad (10)$$

$$\text{Герхардт (1923)} \quad Y_x = ax + b; \quad (11)$$

$$\text{Тишендфор (1925)} \quad Y = (Y_m - Y_0)(1 - e^{-cx}); \quad (12)$$

$$\text{Бакман (1925)} \quad \lg Y = a + b \lg x = c \lg^2 x; \quad (13)$$

$$\text{Корсунь (1935)} \quad Y = \frac{x^2}{a + bx + cx^2}; \quad (14)$$

$$\text{Левакович (1936)} \quad Y = a \left(\frac{xd}{b + xd}\right)^c; \quad (15)$$

$$\text{Дракин и Вуевский (1940)} \quad Y = a \cdot (1 - e^{-kx})^m; \quad (16)$$

$$\text{Никитин (1963)} \quad Y = a + bx + cx^2 + dx^3; \quad (17)$$

$$\text{Странд (1964)} \quad Y = \left(\frac{d}{a + bx}\right)^2; \quad (18)$$

$$\text{Хагглюнг (1974)} \quad -Y - Y_0 = Y_m (1 - e^{-kx})^{1-m}. \quad (19)$$

Функция (8) положительно оценена в ряде работ (П.Ф. Садовничий, 1965; Михайлів, 1966), в которых отмечалось, что при тщательном подборе коэффициентов  $P$  и  $C$  она дает хорошее приближение к опытным данным. Однако функция не выражает роста в течение всего пе-

риода. Она имеет один изгиб, тогда как фактически их два. Подбор параметров субъективен.

Функция (9) как прямая линейная зависимость между логарифмом признака и обратной величиной возраста древостоя неудовлетворительно аппроксимирует ход роста по высоте в начальном периоде и в старшем возрасте. Функции (10) и (11) имеют те же недостатки, что и функция (8). Функция (11) не дает удовлетворительной аппроксимации не только в начальном возрасте, но и до значения высоты 14 м.

Функции (7), (15), (18) соответствуют общему закону роста, не включающему начало роста. Полиномы вида (17) нашли широкое применение. Н.Н. Свалов проверил функции (13), (14) и (16) для сосновых древостоев двух отдельных рядов производительности в возрастном диапазоне 20–140 лет, установил, что меньшей стандартной ошибкой характеризуется функция Корсуня [9].

В настоящее время исследователи роста и производительности древостоев стремятся разработать гибкую теорию роста насаждений. Это означает переход от чисто эмпирического и индуктивного подхода к дедуктивному методу исследования. В эмпирических уравнениях значения коэффициентов используются для оценки факторов, влияющих на рост леса, но они не имеют биологического смысла.

Ход роста деревьев и древостоев представляет аналогичный процесс. Он выражается S-образной кривой роста (рис. 6). В первый начальный период роста кривая медленно возрастает, затем идет второй период интенсивного роста до максимума прироста. Достигнув какой-то максимальной величины, прирост снижается, но кривая роста возрастает. Наконец, прирост падает до нуля, рост прекращается, и кривая роста приближается к асимптоте, параллельной оси  $X$  (возрасту). Интенсивность роста и S-образность кривой зависят от биологических особенностей древесной породы, лесорастительных условий роста.

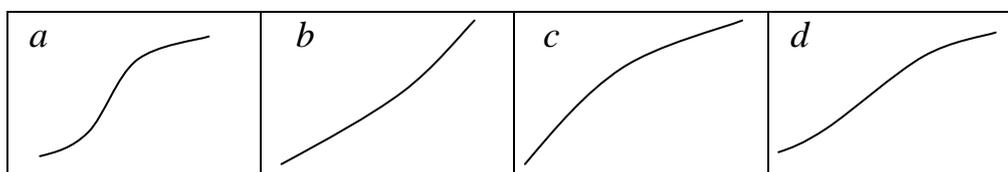


Рис. 6. Типы кривых роста: *a* – кривая роста деревьев; *b* – экспоненциальная; *c* – мономолекулярная; *d* – логистическая

Кривые роста быстрорастущих пород (осина, береза) имеют слабовыраженную S-образность в молодом возрасте, медленно растущие (ель, дуб) характеризуются ясной S-образностью.

Большинство математических моделей, применяемых для описания биомассы единичного растения и в культурах, основаны на функциях роста [14].

Наиболее простой формой роста является «чистый», так называемый экспоненциальный рост, с постоянной относительной скоростью  $k$  (рис. 6). Размеры растения определяются по формуле

$$W_t = W_0 e^{kt}, \quad (20)$$

где  $t$  – время роста от начала наблюдения, когда размеры (масса, например) особи были  $W_0$ ;  $e$  – основание натуральных логарифмов;  $k$  – скорость роста.

Прологарифмировав это выражение, имеем линейную форму:  $\ln W_t = \ln W_0 + kt$ . Впервые математический принцип экспоненциального роста сформулировал Г. Бакман. Он указал, что рост по экспоненте происходит по правилу сложных процентов. Экспоненциальный закон роста не может продолжаться бесконечно, так как это должно привести к размерам гигантов-растений. Экспоненциальный рост наблюдается в начальный период роста деревьев; экспонентой выражается зависимость объемов деревьев от их диаметров [20].

В биологической литературе, посвященной изучению относительного роста растений и животных, часто встречается степенная функция роста:  $Y = vx^\alpha$ , получившая название формулы простой аллометрии. Само понятие «аллометрия» означает неравномерный рост. Оказалось, что соответствие размеров особей данного вида в фиксированном возрасте удовлетворительно описывается степенной функцией роста.

В 50-х годах японскими исследователями (Shinozaki, Kira, 1956) были предложены обобщенные ростовые функции. П. Берталанффи (Von Bertalanffi, 1938) сформулировал научную гипотезу, согласно которой прирост (интенсивность роста) по объему организма ( $dV/dt$ ) выражается разностью между анаболическим ( $zV^c$ ) и катаболическим ( $\gamma V$ ) темпами роста:

$$dV/dt = zV^c - \gamma V, \quad (21)$$

где  $z, \gamma$  – параметры;  $V$  – объем биомассы.

Анаболический темп роста пропорционален площади поверхности организма, катаболический – объему биомассы. Аллометрическая константа ( $c$ ) характеризует особенности вида растения и окружающей среды, т. е. отражает измерительные связи между размерами растения. Интегрируя дифференциальное уравнение (21), получим обобщенную функцию роста П. Берталанффи [16]:

$$V(t) = A \left[ 1 - e^{-k(t-t_0)} \right]^{1/(1-c)}, \quad (22)$$

где  $A$  – асимптота по объему:  $A^{1-c} = z/\gamma$ ;  $K = \gamma(1-c)$ ;  $t_0$  – начало роста.

F. Richards (1959), изучая рост растений, и Charman (1961) – рост рыб, пришли к выводу, что аллометрическая константа ограничивает область применения функции роста, и предложили параметр ( $m$ ). Отсюда появилась обобщенная функция роста Ричардса–Чэпмена, которая широко используется в биометрии, в том числе при моделировании роста леса [15,16]:

$$W = A(1 - be^{-kt})^{1/(1-m)}, \quad (23)$$

где  $W$  – значение таксационного признака во время  $t$ ;  $A$  – максимальное значение признака;  $b$ ,  $k$ ,  $m$  – параметры роста.

Кривая роста определяется параметрами роста:

1) параметр роста  $A$ , представляющий предельное значение таксационного показателя, когда неограниченно увеличивается время, т. е. древостой прекращает прирост и отмирает. Точка перегиба кривой определяется  $W = Am^{1/(1-m)}$ .

Кривая роста является асимптотической к горизонтальной асимптоте, т. е. прямой  $W=A$  (рис. 7). Из этого следует, что если  $A = \text{const}$ , то четвертый параметр ( $m$ ) является основным, характеризующим расположение точки перегиба на кривой роста;

2) параметр роста « $b$ » с биологической точки зрения не имеет большого значения, так как определяет только выбор начала отсчета. Для кривых бонитировочных шкал параметр ( $b$ ) всегда должен быть равен 1,0 (теоретически), так как все эти кривые проходят через начало координат. Если начало отсчета времени (возраста) принято в возрасте посадки леса, то кривые роста не проходят через начало координат;

3) параметр роста ( $k$ ) выражает скорость роста, при которой значение зависимой переменной следует линейной функции:

$$\ln \left\{ 1 - (W/A)^{1-m} \right\} = \ln b - kt.$$

Значение  $(k/m)$  есть средняя относительная скорость роста совокупности в виде временного ряда, в которой все классы возраста (5 – 10-летние периоды) представлены с одинаковой вероятностью. Это отношение есть также взвешенная средняя скорость роста на весь период роста. Параметр роста  $(k)$ , таким образом, имеет три различные интерпретации: а) площадь под кривой равна  $[A^2 k / (2m + 2)]$  и зависит от параметров кривой  $A, k, m$ ; б) средняя высота (ордината) кривой равна  $[Ak / (2m + 2)]$ ; в) функция скорости роста (прирост) зависит от функции роста и обратно:  $dW/dt = nW^m - k_1 W$ . Если функция роста аппроксимирована по наблюдениям, параметры  $(n)$  и  $(k_1)$  функции скорости роста получают значения:  $k_1 = k / (1 - m)$ ;  $n = k_1 A_1^{1-m}$ .

Параметр  $Ak / (2m + 2)$  – средневзвешенная абсолютная скорость роста в течение всего периода развития .

Абсолютная скорость роста равна

$$\frac{dW}{dt} = \frac{kW}{1-m} \left[ \left( \frac{A}{W} \right)^{1-m} - 1 \right]. \quad (24)$$

Коэффициент  $kW$  есть выражение экспоненциального роста с постоянной относительной скоростью. Такой рост можно рассматривать как основную тенденцию живых организмов к росту и усложнению. Выражение  $\left( \frac{A}{W} \right)^{1-m} - 1$  характеризует отклонение величины относительной скорости роста от экспоненциального роста, или меры эффективности факторов, тормозящих увеличение признака (объема  $W$ ).

Функция роста Ричардса (23) выражается кривыми разной формы в зависимости от параметров  $A, k, m$  (рис. 7).

Четыре параметра  $b, m, k/m, Ak / (2m + 2)$  определяют семейство кривых функции роста Ричардса–Уэпмена, которая является обобщением многих функций роста: мономолекулярной, Гомперца, Дракина–Вуевского, логистической. При значениях параметра  $(m)$  от 0 до 1 кривые существуют между мономолекулярной и функцией Гомперца. При значениях  $m=1-2$  типы кривых распространены от функции Гомперца до логистической.

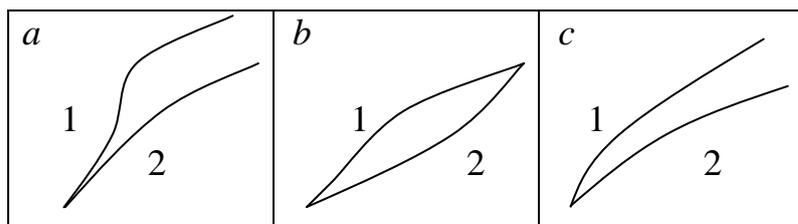


Рис. 7. Функция Ричардса различной формы:  
*a*— $A=100$ ;  $m=0,5$ ;  $k=0,1$ (кривая 1);  $k=0,05$ (кривая 2);  
*b*— $A=50$ ;  $m=0,8$ ;  $k=0,1$ (кривая 1);  $k=0,05$ (кривая 2);  
*c*— $A=100$ ;  $m=0,0$ ;  $k=0,1$ (кривая 1);  $k=0,05$ (кривая 2)

Мономолекулярная функция роста получается из функции Ричардса при  $m=0$ , т. е. в виде

$$W = A(1 - be^{-kt}). \quad (25)$$

Эта функция роста растений создана как аналог химической реакции, где  $A$  – количество исходной субстанции;  $W$ – количество вещества, которое исчезает через время  $t$ . При характеристике биологических объектов  $A$  – предельная величина особи;  $W$  – размеры растения во время  $t$ . Скорость роста характеризуется величиной  $dW/dt=k(A-W)$ , т. е. мономолекулярная функция не имеет точки перегиба (рис. 7), прирост уменьшается линейно с увеличением возраста.

Эта модель показывает хорошее совпадение с экспериментальными данными при характеристике заключительных этапов роста, когда снижается абсолютная скорость роста растений.

Мономолекулярная функция относится к типу кривых с ограниченным ростом и известна как закон Э.А. Митчерлиха (1957), выражающий зависимость между урожаем и факторами среды, определяющими рост растений:

$$dY/dx=C(A-x), \quad (26)$$

где  $Y$  – урожай;  $A$  – константа, обозначающая предельный урожай, к которому стремится ( $Y$ ) при  $x \rightarrow \infty$  и постоянстве остальных факторов;  $X$  – уровень испытываемого фактора.

Исследуя динамику численности естественных популяций, ученые установили, что в ограниченном жизненном пространстве рост живой массы на единицу объема или площади совершается по закону логистической функции роста. Математически она выражается уравнением Верхюльста:

$$Y = C + \left( \frac{A}{1 + 10^a + bt} \right), \quad (27)$$

где  $Y$  – численность популяции или объем живой массы;  $t$  – время с начала роста;  $C$  и  $A$  – начальная и предельная численности популяции;  $a$  и  $b$  – параметры уравнения.

Г.В. Робертсон предложил по аналогии с химической реакцией, описываемой сигмоидными кривыми, автокаталитическую, или логистическую, функцию роста в виде

$$W = A/(1 + be^{-kt}). \quad (28)$$

Отложив  $W$  в зависимости от времени, получим  $S$ -образную кривую роста, которая является асимптотической при  $W = 0$  и  $W = A$  и имеет точку перегиба при  $W = A/2$  (рис. 7). Эта точка делит кривую на две ветви, идентичные по форме, но ориентированные в разных направлениях. Автокаталитическая функция получается из обобщенной функции Ричардса (23) при параметре  $m=2$ . Эта кривая является симметричной по отношению к точке перегиба; ее относительная скорость роста уменьшается линейно с увеличением  $W$ :

$$dW/dt = k(A - W)/A. \quad (29)$$

Если опытная кривая роста приближается к  $S$ -образной кривой, эта ростовая функция дает хорошее приближение к эмпирическим данным, независимо от исходных предпосылок.

Функция роста Гомперца представляет редельный экспоненциальный рост при  $m = 1$  и имеет вид

$$W = Ae^{-be^{-kt}}. \quad (30)$$

Логарифмируя (30), получаем формулу для расчетов:

$$\ln W = \ln A - be^{-kt}. \quad (31)$$

Кривая Гомперца повторяет логистическую кривую по многим свойствам, но является асимметричной. Точка перегиба кривой при  $W=A/1$  или  $0,368A$ . Линейная связь существует между относительной скоростью роста и  $\ln W$ :

$$dW/dt = kW \ln(A/W). \quad (32)$$

Кривая Гомперца широко применялась при описании динамики роста животных.

Белорусские исследователи В.Н. Дракин и Д.И. Вуевский разработали функцию роста, отражающую  $S$ -образную закономерность хода роста древостоев по высоте [17]. В основе ее создания лежит предло-

женная авторами научная гипотеза: скорость роста насаждения по высоте, начиная от нуля, возрастает до некоторого максимума, после чего стремится к нулю при неограниченном увеличении возраста. Функция Дракина–Вуевского имеет вид

$$W = A(1 - e^{-kt})^m. \quad (33)$$

Практически белорусские ученые В.Н. Дракин и Д.И. Вуевский еще в 1940 году, т. е. задолго до Ричардса (1959) и Уэмпмена (1961), разработали обобщенную функцию роста при параметре  $b=0$ , когда кривые роста проходят через начало координат. Из формулы (33) видно, что при  $b = 0$ ,  $W = 0$ , т. е. соблюдается условие, которое необходимо для характеристики хода роста древостоя по высоте, диаметру, суммам площадей сечения и другим таксационным показателям. Положительным свойством этой функции является то, что при  $m > 1$  она имеет точку перегиба и S-образный вид. При  $m < 1$  или  $m = 1$  точка перегиба отсутствует и кривая обращена выпуклостью вверх. Отсюда функция Дракина–Вуевского применима для математического описания хода роста как быстрорастущих, так и медленно растущих древесных пород.

В биологии абсолютная скорость роста равна

$$AGR = \frac{W_t - W_0}{\Delta t}, \quad (34)$$

где  $W_t$ ,  $W_0$  – соответственно все особи в начале и в конце периода роста  $\Delta t = t - t_0$ .

Относительная скорость роста характеризует относительную скорость аккумуляции сухого вещества в единицу времени

$$RGR = \frac{\ln W_t - \ln W_0}{t - t_0}. \quad (35)$$

Из формулы (35) получаем  $\ln W_t = \ln W_0 + RGR(t - t_0)$ . Отсюда  $W_t = W_0 \exp[RGR(t - t_0)]$ , т. е. вес особи растет по экспоненте.

Величина  $RGR$  характеризуется углом наклона кривой  $\ln W$ , соединяющей две точки  $A$  и  $B$  соответственно  $\ln W_0$  и  $\ln W_t$ . Если же по оси ординат откладывать не  $\ln W$ , а саму фитомассу, то тангенс угла наклона равен абсолютной скорости роста. Естественно, чем меньше угол наклона, тем ниже скорость роста. Характер этой кривой является важным показателем жизненности растения.

Абсолютная скорость роста (формула 34) соответствует абсолютному текущему среднепериодическому приросту дерева или дре-

востоя по определенному таксационному показателю. Абсолютный текущий прирост по объему древесного ствола равен

$$\bar{Z}_V^n = \frac{V_a - V_{a-n}}{n}, \quad (36)$$

где  $V_a$  и  $V_{a-n}$  – объем ствола в текущий момент и « $n$ » лет назад.

Наглядное представление о специфике каждой функции роста дает изменение абсолютной и относительной скоростей роста. При экспоненциальном росте (20) относительная скорость роста постоянна ( $RGR=k$ ), а абсолютная скорость роста пропорциональна весу особи  $W$  ( $AGR=kW$ ), т. е. растет с увеличением веса особи.

При мономолекулярном росте (25)  $RGR = k(A/W-1)$ . В начале роста значение весьма малое, поэтому относительная скорость роста здесь пропорциональна отношению предельной фитомассы к ее текущему весу:  $RGR \approx kA/W$ . На конечных стадиях роста вес особи приближается к  $A$ , т. е. относительная скорость роста незначительна.

Абсолютная скорость роста  $AGR=k(A-W)$  вначале постоянна и пропорциональна предельной величине  $A$ , а на конечных стадиях  $AGR$  мала, поскольку вес особи приближается к предельному.

Относительная скорость роста растения при модели логической функции представлена по формуле (29).

В начале роста, когда  $W$  близко к нулю,  $RGR \approx k$ , т. е. рост на определенном отрезке времени происходит с постоянной скоростью. В конце роста, когда разница между  $A$  и  $W$  мала, относительная скорость роста стремится к нулю. Абсолютная скорость роста  $AGR=kW(A-W)/A$ . В начале роста  $AGR \approx kW$ , в конце  $AGR$  стремиться к нулю.

Для обобщенной кривой роста Ричардса (23) относительная скорость роста

$$AGR = kW \left[ (A/W)^{1-m} \right] / (1-m).$$

В общем случае абсолютная скорость роста растений для семейства кривых функции Ричардса равна

$$AGR = hW \left[ (A/W)^{1-m} - 1 \right] / (1-m). \quad (37)$$

Относительная скорость роста вычисляется по формуле

$$RGR = k \left[ (A/W)^{1-m} - 1 \right] / (1-m). \quad (38)$$

Численные расчеты функций роста весьма трудоемки, поэтому ряд авторов дает приближенные оценки кривых роста по экспериментальным данным (Hotelling, 1927; Wilson, 1933; О.А. Труль, 1966).

Решение обобщенной функции роста Ричардса дано W. Stevens. Функция (23) может быть записана в виде

$$W^{1-m} = A^{1-m} - A^{1-m} b e^{-kt}. \quad (39)$$

Обозначим  $Y = W^{1-m} - \beta = bA^{1-m}$   
 $\alpha = A^{1-m} p^x = e^{-kt}$ .

Тогда уравнение (39) можно записать

$$Y = \alpha + \beta p^x. \quad (40)$$

Оценка параметров уравнения (40) производится способом наименьших квадратов при предположении, что все наблюдения (измерения) даны с равными весами. Решение обобщенных логических зависимостей на ЭВМ получил D. Causton. По-видимому, расчет функций роста на компьютере должен способствовать более широкому их использованию в исследованиях лесоводов и биологов. Предпочтительным для нелинейного оценивания параметров функции роста Ричардса является метод D. Markquardt (1966).

Обобщенная функция роста Ричардса находит широкое применение в моделировании роста и производительности древостоев.

A. Rawat и F. Franz детально исследовали функцию Ричардса для математического описания роста насаждений 10 основных древесных пород ФРГ и Индии и пришли к выводу, что эта асимптотическая нелинейная регрессия хорошо подходит для моделирования и построения системы кривых роста насаждений [19].

Для создания системы полиморфных кривых роста древостоев четыре параметра отдельных кривых роста ( $A, b, k, m$ ), предварительно оцененных по опытным наблюдениям, выравниваются в зависимости от класса бонитета с использованием полинома:

$$Y = b_0 + b_1 H_{100} + b_2 (H_{100})^2 + b_3 (H_{100})^3 + b_4 (H_{100})^4, \quad (41)$$

где  $Y$  – зависимая переменная (параметр функции Ричардса);  $H_{100}$  – индекс класса бонитета.

В результате получены системы кривых роста и производительности древостоев (рис. 8, 9).

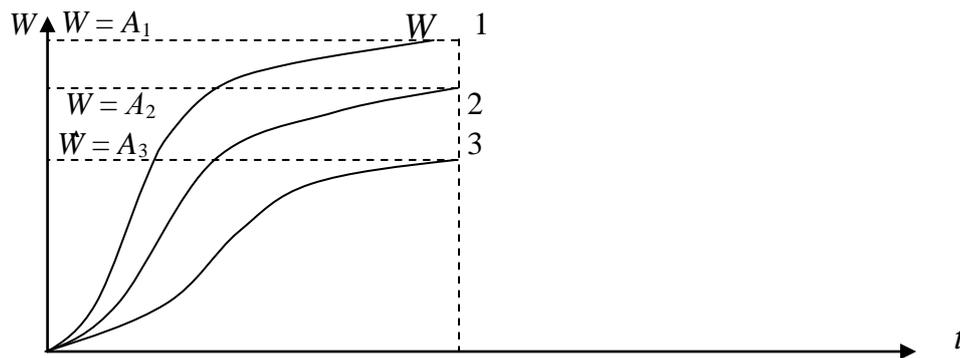


Рис. 8. Функция роста Ричардса, аппроксимированная к трем кривым роста по высоте

На рис. 8 три полиморфные кривые роста, три горизонтальные асимптоты ( $W=A_1$ ;  $W=A_2$ ;  $W=A_3$ ) и точки перегиба. Кривые роста являются S-образными и характеризуют биологическую особенность роста древесных пород.

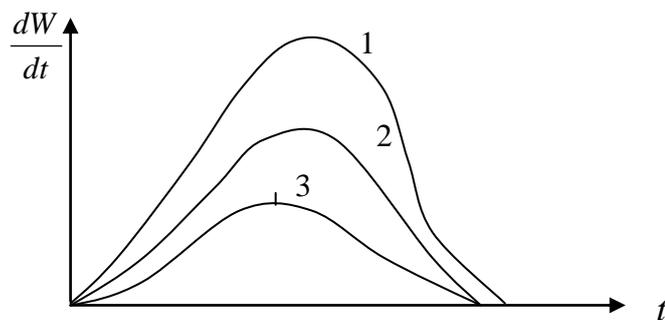


Рис. 9. Функция абсолютной скорости роста по высоте

Функция абсолютной скорости роста показывает динамику текущего прироста древостоев, его кульминацию для различных условий местопроизрастания.

L. Pienaar и K. Turnbull (1973) применили обобщенную функцию роста Ричардса для оценки роста и производительности разновозрастных древостоев различной первоначальной густоты от 50 до 1200 деревьев на 1 га [20]. По данным перечислительной таксации древостоев на стационарах были вычислены параметры функций роста по сумме площадей сечения. Параметр ( $m$ ) уменьшается для густых древостоев, а параметр ( $k$ ) уменьшается для редких насаждений. Очень редкие и максимально густые древостои имеют не только подобную форму кривых, но и одинаковую асимптотическую производительность. Если принять общие значения параметров ( $A$ ,  $m$ ) для отдельных пород и условий местопроизрастания, то для отдельных насаждений по экспе-

риментальным данным необходимо оценивать только параметр ( $k$ ) кривых роста как показатель скорости роста. Оценки параметров ( $A$ ,  $m$ ) для древесных пород по условиям местопроизрастания можно получить по местным таблицам хода роста древостоев. Для большего ранга режимов рубок ухода текущий прирост по запасу в древостоях, пройденных рубками ухода и без ухода, является одинаковым при равных возрастах и суммах площадей сечения. Результаты исследования подтвердили гипотезу: общая производительность древостоев определенной древесной породы в одних и тех же условиях местопроизрастания является равной, в широком ранге первоначальной густоты не может быть увеличена системой рубок ухода.

Я.А. Юдицкий выполнил детальный анализ функций роста леса [21], разделив их на функции, полученные из дифференциальных уравнений, и эмпирические функции. Он показал, что общим дифференциальным уравнением типа  $A$  является

$$Y' = v(n^{\delta} - Y^{\delta})Y. \quad (42)$$

Решение уравнения (42) включает как частные следующие случаи модели роста: экспоненциальную, логистическую, Хильми (для запаса), Мичерлиха, Шарфа, Ричардса при различных соотношениях параметров. График функции  $Y$ , удовлетворяющий (44), имеет  $S$ -образную форму и ограничен прямыми  $Y=0$  и  $Y=n$ . Решениями типа Б общего дифференциального уравнения

$$Y' = \left(\frac{a}{A^{\delta+1}} - b\right)Y \quad (43)$$

являются ростовые функции Шмальгаузена, Корфа, Терзаки, Коллера, Хутерсфора, Шимека. Показано, что  $Y$ , удовлетворяющий (43), возрастает, достигает максимума при  $A=A^*$ , а потом убывает. Таким образом, при возрасте  $A < A^*$  решение уравнения (43) может применяться для аппроксимации таксационных показателей, возрастающих с возрастом, а при  $A > A^*$  – убывающих.

Я.А. Юдицкий предложена новая функция роста:

$$Y = b_1 \Phi[b_2(A - b_3)] + b_4, \quad (44)$$

где  $\Phi(x)$  – функции Маркова;  $b_1, \dots, b_4$  – параметры.

Проблема времени является центральной в научном прогнозировании биологических явлений. Обязательное требование к любому биологическому процессу – это определение временных интервалов предсказываемого явления или состояния системы. Конструктивный подход к изучению проблемы биологического времени разработан Га-

стоном Бакманом, опубликовавшим в 1925 году первую работу такого направления в трудах Латвийского университета [22].

Проанализировав известные функции роста организмов (Фюрхюльста, Гопметца, Бестиена, Хеслина и др.), Г. Бакман выявляет их недостаточную адекватность. S-образная кривая, которой обычно аппроксимировали рост организмов, не отражает характерную особенность их роста, а именно ту особенность, что период снижения скорости роста обычно более длителен, чем период ее возрастания. Поэтому половины своих конечных размеров организм достигает после наступления максимума роста. Это явление он объясняет логарифмическим характером биологического времени, т. е. биологическое время рассматривается как логарифмическая функция физического. Основой функции Г. Бакмана есть постулат о том, что логарифм скорости роста пропорционален квадрату логарифма времени. Отсюда выводится функция роста:

$$\lg Y = b_0 + b_1 \lg A + b_2 \lg^2 A . \quad (45)$$

А.М. Мауринь выполнил детально исследование функции роста Г. Бакмана, определив время максимальной скорости роста, продолжительности жизни, точки перегиба и другие особенности функции [22].

При выборе подходящих функций роста для математического описания хода роста и производительности древостоев следует исходить из точности исходных данных, их объема и времени обработки на ЭВМ, требуемой точности и надежности результатов, практического применения модели.

### **Система функций роста леса по Кивисте**

Функции роста леса являются одним из видов моделей хода роста, выражающих наиболее вероятные линии изменения важнейших таксационных показателей (признаков) древостоев в зависимости от возраста древостоев. Модели хода роста леса необходимы для решения большого круга практических задач, включая лесоинвентаризационные работы, лесоустроительное проектирование и лесохозяйственное планирование. Таким образом, модели хода роста – это важнейшие лесотаксационные нормативы, для усовершенствования которых сосредоточены усилия уже многих поколений лесоводов. Несмотря на длинную историю, интерес исследователей к моделированию хода роста древостоев не утихает, а приобретает с развитием вычислительных

средств обработки лесохозяйственной информации новые перспективы.

Традиционными моделями хода роста являются таблицы хода роста, где представлены ожидаемые значения основных таксационных признаков (средняя высота, средний диаметр, запас и др.) древостоев одного естественного ряда развития через определенный интервал возраста. Из-за простоты применения таблицы хода роста фундаментально укоренились в лесохозяйственной практике, но в связи с разработкой отраслевых автоматизированных систем управления (ОАСУ) все больше выявляются их существенные недостатки [28]:

- при использовании табличной модели возникают дополнительные погрешности ввиду ее несоответствия объекту в смысле непрерывности и дискретности;
- увеличивая число входов модели и число их дискретных значений, значительно увеличивается число таблиц, необходимых для ее выражения;
- программирование алгоритма, оперирующего таблицами, является довольно неудобной задачей.

По научным публикациям в области лесной таксации последних десятилетий можно убедиться, что на современном этапе моделирования хода роста древостоев доминируют так называемые математические модели хода роста, выражающиеся через формулы или системы формул. Простейшими математическими моделями хода роста являются функции роста леса.

Функции роста в качестве аргумента могут содержать, кроме возраста, и другие таксационные признаки (происхождение, состав, показатели условий местопроизрастания и т. п.), но обычно предполагается их постоянство во времени и рассматриваются они как параметры.

В данной работе анализируются функции роста не всех таксационных признаков, а лишь средней высоты ( $H$ ), среднего диаметра ( $D$ ) и запаса ( $M$ ) древостоя, имеющие  $S$ -образные кривые хода роста. Закономерности изменения этих признаков можно проследить на обобщенной кривой хода роста, изображенной на рис. 13.

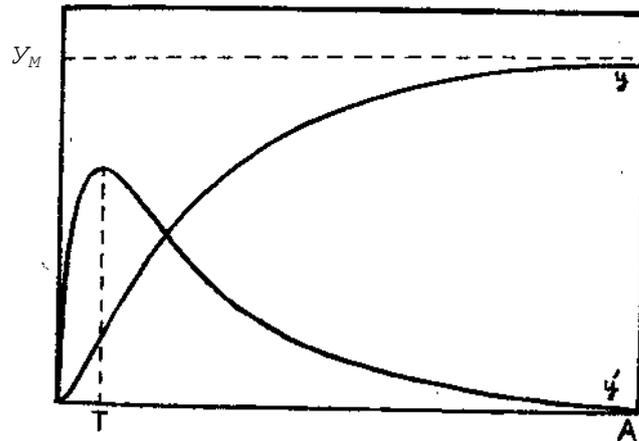


Рис. 13. Обобщенные кривые хода роста ( $y$ ) и прироста ( $y'$ ):  
 $T$  – возраст точки перегиба (максимума текущего прироста);  
 $A$  – возраст;  $Y_M$  – предел признака  $y$

На рисунке видно, что обобщенная кривая хода роста ( $y$ ) исходит из точки начала координат, имеет точку перегиба и приближается к асимптоте, параллельной оси возраста. Эти закономерности называются общими закономерностями хода роста древостоев.

Закономерности хода роста выявляются более четко при анализе не самой величины  $y$ , а ее текущего прироста  $y'$ , который является первой производной функции роста и называется часто скоростью роста. Обобщенная кривая прироста представлена также на рис. 13. Она имеет асимметричную колоколообразную форму: исходит из точки начала координат, возрастает быстро до максимума и затем, медленно снижаясь, приближается к оси возраста.

Исходя из общих закономерностей роста, проиллюстрированных на рис. 13, можно к функциям роста предъявить следующие требования (в области  $A \geq 0$ ).

1. Функция роста  $y(A)$  должна исходить из точки начала координат,  $y(0) = 0$ .
2. Функция роста  $y(A)$  должна быть возрастающей, т. е.  $y'(A) \geq 0$ .
3. Функция роста  $y(A)$  должна приближаться к асимптоте, параллельной оси возраста,  $\lim y(A) = y_M$ .
4. У функции роста должна существовать одна точка перегиба.
5. Текущий прирост  $y'(A)$  должен исходить из точки начала координат,  $y'(0) = 0$ .

6. Текущий прирост  $y'(A)$  должен иметь справа и слева от его максимума  $T$  по одной точке перегиба,  $\exists A_1, A_2: A_1 < T < A_2 \wedge y''(A_1) = 0 \wedge y''(A_2) = 0$ .

Требования 1–6, предъявляемые к функциям роста, известны уже с прошлого столетия. Например, в учебнике по лесоустройству проф. Р. Вебера (1891) имеются многочисленные иллюстрации и аппроксимирующие формулы, соответствующие вышеизложенным требованиям. Полностью или частично, хотя иногда в другой форме, эти требования представлены во многих работах по функциям роста. По этим закономерностям изменяются не только таксационные признаки, но и растет большинство организмов и их популяций. К тому же похожие процессы наблюдаются в механике, физике, химии, экономике, социологии и других науках. В математической статистике функциям роста соответствуют функции распределения, а функциям текущего прироста – функции плотности вероятностей распределения случайной величины. Таким образом, функции роста имеют универсальный характер, что указывает на их обширную сферу применения.

В качестве функций роста при моделировании хода роста древостоев целесообразно выбрать функции, соответствующие общим закономерностям роста. Преимуществом таких функций в сравнении с любыми аппроксимирующими функциями является то обстоятельство, что, удовлетворяя требованиям 1–6, они содержат в себе предварительную информацию о ходе роста. В результате этого выборочные оценки параметров функций, соответствующих требованиям, предъявляемым к функциям роста, достигают большей эффективности и стабильности.

Но в то же время ни одно из требований 1–6 нельзя абсолютизировать, т. е. при подборе подходящей функции роста для аппроксимации какого-либо таксационного признака не следует автоматически выполнять все перечисленные требования, а нужно учитывать специфику моделирования каждого таксационного признака. Так, например, если диаметр ствола измеряется на высоте груди (1,3 м), то средний диаметр древостоя не исходит из точки начала координат, и тем нарушается требование 1. При моделировании хода роста высоты, диаметра или объема деревьев требования 2 и 3, по которым размеры деревьев увеличиваются до конца жизни, оправданы. Но они не распространяются на запас и сумму площадей сечения древостоев, которые в стадии их разрушения после достижения естественной спелости будут уменьшаться. Сложнее всего моделировать древостой в первые

годы его жизни, когда рост обусловлен многими случайными факторами. К тому же описание роста древостоев «гладкими» непрерывными функциями в этом периоде является довольно грубым приближением к действительному циклическому процессу с шагом дискретности в 1 год. В дополнение к требованиям 1–6 многими исследователями функций роста предложено еще одно – «биофизическая сущность» функций роста. По этому требованию при моделировании биологических явлений нельзя ограничиваться аппроксимацией эмпирических рядов чисел любой функцией, соответствующей общим закономерностям роста, а необходимо принять за основу моделей роста некоторые общие биофизические гипотезы в форме дифференциальных уравнений, параметры которых должны иметь биофизическую трактовку. Такие функции роста, претендующие на универсальность и всеобщность, принято называть «законами роста». Первые «законы роста» леса опубликованы в начале текущего столетия (Т.Б. Робертсон, Э.А. Митчерлих, В. Тишендорф). Многие «законы роста» известны с 30-х годов (Ф. Кевеши, В. Корсунь, Р. Хугерсхофф, Л. Берталанффи, В. Корф, Г. Бакман). В отечественной литературе основоположником биофизического подхода в моделировании процессов роста леса является Г.Ф. Хильми. Требование «биофизической сущности» функций роста встречается и в лесотаксационной литературе последних лет.

Тем не менее некоторыми авторами высказывалась мысль об излишестве этого требования. Рост древостоев настолько сложный и многофакторный процесс, что его биофизический механизм не описывается простыми функциями нескольких параметров. Например, современная математическая модель, связывающая водный режим растения с его фотосинтезом и продуктивностью, состоит из нескольких десятков уравнений. Для описания биофизики роста леса требуются так называемые «большие модели», сущность и краткий обзор которых представлены в работе Т. Оя. Такие модели, называемые также объясняющими или физиологическими, являются очень сложными. Например, в модели роста ели, разработанной К. Куллем, имеется свыше 40 параметров. Надо согласиться с авторами, утверждающими, что функции роста нескольких параметров на современном этапе биологии являются слишком «грубыми» для научного познания роста лесных экосистем. В то же время, несмотря на перспективность «больших моделей», на данном этапе развития их применение в лесохозяйственной практике пока ограничено. В качестве прикладных моделей они еще слишком сложны и к тому же не дают количественно

удовлетворительных предсказаний на большинстве своих выходов. Из вышеизложенного не следует, что функции роста нескольких параметров не имеют перспективы в моделировании биофизики леса. Наоборот, многие функции роста леса, рассматриваемые в данной работе, входят в состав многих «больших моделей».

Модели хода роста древостоев могут быть также в виде дифференциальных или разностных уравнений. Наиболее известной из них в лесной таксации является модель Г. Венка, разработанная из функции Гомперца. В таких случаях признак  $u$  иногда в явном виде не выражается и для применения модели используется численное решение уравнения. Модели хода роста в разностном виде имеют по сравнению с обычными функциями роста некоторые преимущества, но в практике лесотаксационного моделирования они еще не укоренились.

Для упрощения моделирования, в частности для избавления от моделирования начального периода жизни древостоя, довольно часто в качестве его возраста принимается возраст на высоте груди. Вторым приемом упрощения моделирования является кусочная аппроксимация. При этом весь интервал возраста разбивается на некоторые интервалы и на каждом  $0_u$  аппроксимируется некоторой простой функцией. В качестве аппроксимирующих функций могут быть полиномы (при сплайн-функциях), а также степенная, экспоненциальная или какие-нибудь другие функции.

Несмотря на явные преимущества математических моделей, в том числе функций роста, по сравнению с традиционными табличными нормативами, они имеют и некоторые недостатки. Представление моделей хода роста в виде формул может оказаться для человека без математической подготовки непонятным, в результате чего повышается вероятность ошибок при разработке и применении. Поэтому для лучшего понимания сущности математических моделей целесообразно иллюстрировать их графиками.

Из истории моделирования хода роста леса известно множество функций роста. Хотя большинство из них в свое время претендовало на универсальность и всеобщность, общепризнанной функции роста («закона роста»), которая могла бы с достаточной точностью аппроксимировать всевозможные кривые хода роста, пока нет [28].

В публикациях по моделированию хода роста древостоев исследователями довольно часто применяется не одна функция, а пробуют-

ся на своих данных разные функции роста, из которых выбирается наилучшая по результатам аппроксимации. В большинстве таких случаев ограничиваются лишь несколькими функциями. Наиболее интересной среди трудов такого типа является работа К. Ремиша, где сравнивается 12 наиболее известных функций роста. Существуют и обзоры функций роста, полученные в результате решения дифференциального уравнения определенного типа. Например, в работе Пейла перечислены функции роста, являющиеся решениями уравнения:

$$y = k_1 f(y) - k_2 f_2(y_2), \quad (71)$$

где функция  $f_1(y_1)$  представляет силу, вызывающую неограниченный рост, а функция  $f_2(y_2)$  – силу, сопротивляющуюся этому росту.

Существуют и специальные обзоры, где представлены все известные автору функции роста леса. Часто там же приводятся их математический и лесотаксационный анализы. Первой из таких работ является обзор Пешеля, в котором основательно проанализированы почти все известные к тому времени функции роста (кроме функций Гомперца и Корфа).

Наиболее обширной работой по функциям роста леса до сих пор можно считать докторскую диссертацию югославского геодезиста Д. Тодоровича. Тодорович, исходя из обзора Пешеля, дополнил его многими оригинальными функциями роста. Несмотря на большое число существующих обзоров функций роста, опубликованных в последнее время, ни один из них не является полным по составу функций и их анализу, не говоря о рекомендациях для их практического применения [28].

Так как известных функций роста уже свыше полусотни, возникает вопрос об их классификации. В работе Пешеля функции роста разделены на две группы: формально-математические и «законы роста». В свете современных представлений о биофизике леса такая классификация не оправдана. Нецелесообразным с точки зрения данной работы является и различие функций роста дерева и древостоя. Хотя процессы роста дерева и древостоя описываются разными механизмами, для их аппроксимации применяют, как правило, одни и те же функции роста.

Своеобразная классификация функций роста сделана Тодоровичем. В этой работе каждый класс функций представлен одной общей формулой, объединяющей находящиеся там функции роста. Таким образом, все их многообразие описывается Тодоровичем одиннадца-

тью общими функциями разного вида. К настоящему времени классификация Тодоровича имеет существенные недостатки. Некоторые функции роста (например, функция Леваковича) принадлежат одновременно к разным классам, а в некоторых группах существуют только разработанные Тодоровичем функции, не имевшие практического применения до сих пор. К тому же в последние десятилетия опубликовано множество новых функций роста, которые выходят за рамки классификации Тодоровича.

Опыт Тодоровича показывает: множество функций роста леса настолько разнообразно, что их группировка по внешнему виду на несколько непресекающихся подмножеств, имеющих примерно одинаковое число функций, практически невозможна. Но в то же время у многих функций роста заметны одинаковые конструктивные единицы, указывающие на некоторое сходство между ними. Поэтому А. Кивисте отказался от конструирования громоздких общих формул для разных классов функций, а выделил в качестве основы группировки некоторые более характерные выражения (преобразования), применяемые в формулах функций роста. С учетом принципа от простого к сложному были выполнены следующие преобразования, упорядоченные на 7 уровней:

- 1) преобразования, линейные по параметрам  $b_0 + b_1 f_1(A) + b_2 f_2(A) + \dots$ ;
- 2) дробные преобразования  $f_1(A)/f_2(A)$ ;
- 3) степенные преобразования  $k_0 [f(A)]^{k_1}$ ;
- 4) экспоненциальные преобразования  $\exp[f(A)]$ ;
- 5) зреобразования Митчерлиха  $1 - \exp[f(A)]$ ;
- 6) степенно–показательные преобразования  $[f_1(A)]^{f_2(A)}$ ;
- 7) особые преобразования.

Основой данной классификации функций роста (ФР) является примененное преобразование наивысшего уровня. Для иллюстрации классификации он представлен рис. 14, где изображена принадлежность роста к разным группам в зависимости от преобразований, примененных в них. На этом рисунке видно, что почти все функции роста содержат линейное преобразование, но в группу функций линейного преобразования входят только функции, линейные по всем ее параметрам. Функции второй группы содержат дробное преобразование и могут содержать также линейные.

Данная классификация, как и другие классификации ФР, имеет недостатки. Один из них состоит в том, что некоторые функции, имея различный внешний вид, могут входить в разные группы. Во избежание этого недостатка в работе А. Кивисте [28] при представлении ФР наиболее точно сохранен их первоначальный вид.

Функции роста леса, линейные по параметрам, широко используются при составлении таблиц хода роста древостоев (ТХР). К ним относятся полиномы, гиперболы и логарифмические кривые. Они не соответствуют требованиям ФР.

Функции дробных преобразований (II группа) являются простейшими ФР, но удовлетворяют большинству требований к ФР. Наиболее известной функцией роста из этой группы является функция Хосвельда:  $y = A^2 / (b_0 + b_1 A + b_2 A^2)$ , которая часто называется функцией Корсуня. С другой стороны, эти ФР не имеют явной точки перегиба и удобной точки актуализации.

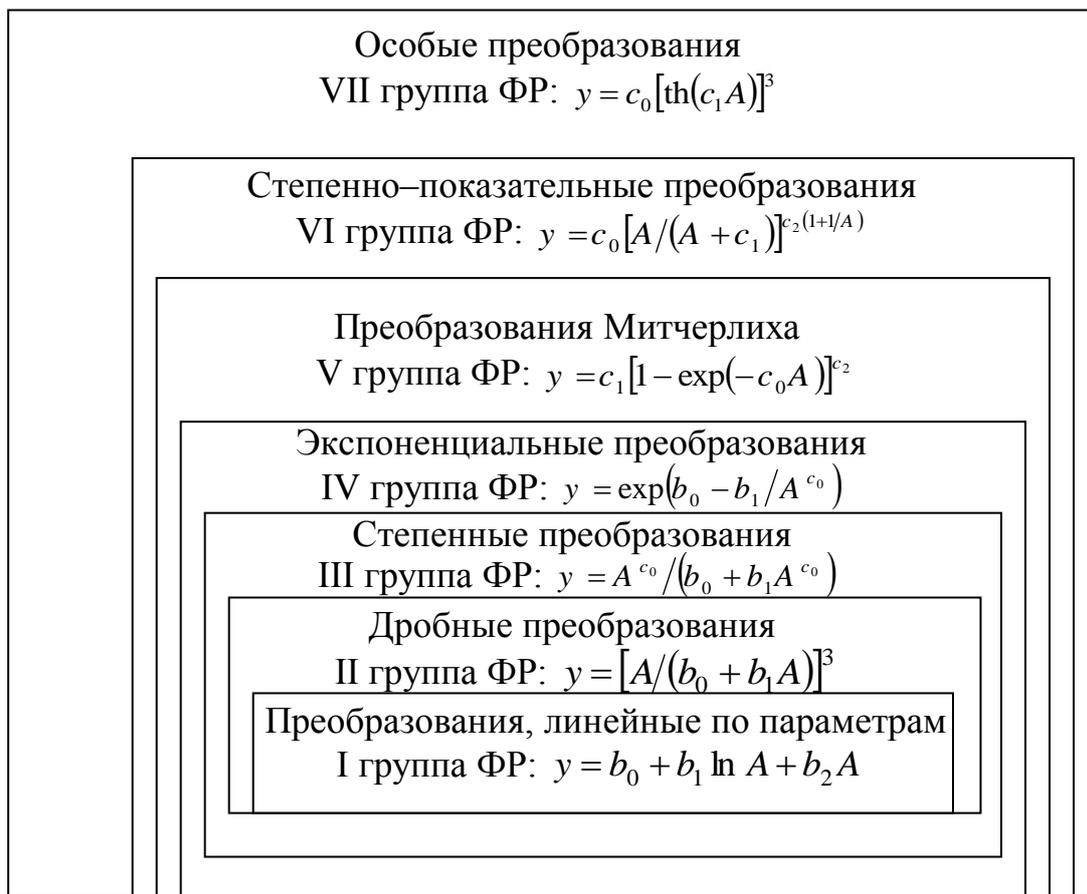


Рис. 14. Стандартные преобразования и классификация функций роста

Функции степенных преобразований имеют в своем составе известный параметр в качестве степени. Большинство ФР этой группы соответствуют требованиям к ФР, но не имеют биофизической основы. Наиболее известна в лесной таксации функция Леваковича:  $y = c_1 [A / (c_0 + A)]^c$ .

Функции экспоненциальных преобразований имеют общий вид:  $y = \exp[f(A)]$ . К этой группе относятся функции Теразаки, Корфа, Гомперца, которые используются в биологии и лесной таксации.

Функции преобразования Митчерлиха соответствуют требованиям, предъявляемым к ФР. Наиболее известными из них являются функции Митчерлиха, Дракина–Вуевского, Ричардса–Чэпмана.

Степенно-показательные функции имеют общий вид:  $y = [f_1(A)]^{f_2(A)}$ . Основание  $f_1(A)$  и показатель степени  $f_2(A)$  являются функциями, зависящими от возраста ( $A$ ) и содержащими неизвестные параметры. В этой группе функций роста наиболее известны функции Д. Годоровича [28]. Функции роста отвечают требованиям к ФР, но являются сложными в вычислениях.

В седьмую группу классификации собраны ФР, отличные от предыдущих и имеющие в своем составе нестандартные  $S$ -образные элементарные функции ( $\arctan$ , функция Маркова и т. п.). Функции роста леса данной группы малоизвестны в лесной таксации. Функция гиперболического тангенса  $y = c_0 th(c_1 A)$  применялась В. Д. Севостьяновым для моделирования биофизики чистых древостоев в Беларуси [29]. Функции роста леса этой группы необычны и относительно сложны в применении.

В своей работе А. Кивисте выполнил детальный анализ 75 функций роста, представленных в семи группах классификации (рис. 14), и рекомендовал наиболее подходящие из них для моделирования хода роста древостоев по высоте, диаметру и запасу [28]. В приложении к работе дана информация по аппроксимации данных к изученным функциям роста с применением ЭВМ.