

<https://doi.org/10.3176/biol.1984.1.06>

УДК 581.143/522.5+630.\*13

Калеви КУЛЛЬ, Тыну ОЯ

## СТРУКТУРА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ МОДЕЛЕЙ РОСТА ДЕРЕВЬЕВ

Рост растения зависит от многих изменчивых факторов, количественное изучение которых весьма актуально уже в связи с важностью продукционного процесса для человека. Наиболее удобным, точным и сжатым средством изложения, хранения, проверки и использования как наших представлений о процессе роста, так и систематизированных фактических данных о нем является математическая модель.

Математические модели физиологии продукционного процесса целого растения или фитоценоза до сих пор разрабатывали главным образом для разных сельскохозяйственных культур (хлопчатник, соя, пшеница, кукуруза, рис, сорго, люцерн, картофель, сахарная свекла и др.). Эти работы существенно способствовали пониманию экофизиологии роста целого растения и посева и дали заметные экономические эффекты в результате улучшения хозяйствования (Jarvis, 1981). Модельные расчеты продукционного процесса деревьев могут кроме того улучшить наши представления о физиологии лесных экосистем.

Целью данной статьи является обзор и анализ существующих моделей продукционного процесса целого дерева с точки зрения структуры моделей и учета разных факторов роста, а также выявление их «узких» мест, требующих дальнейшей разработки. Вопросы, рассмотрению которых посвящены имеющиеся работы по общим проблемам моделирования роста деревьев (Ågren, 1981; Landsberg, 1981; Munro, 1974; Overton, 1975), здесь подробно не анализируются.

### Основная структура и типы моделей

Математические модели роста деревьев можно разделить на два основных типа (Ågren, 1981; З. Бихеле и др., 1980): а) **эмпирические модели**, в которых с помощью регрессионных, полиномиальных, экспоненциальных или других типов уравнений связываются разные фитометрические показатели. Полученные уравнения роста не интерпретируются физиологически. Такие модели создаются в лесоводческих целях уже с прошлого века; б) **объясняющие модели**, уравнения которых отображают физиологические процессы и зависимость продуктивности от разных факторов среды. Модели отдельных физиологических аспектов или факторов роста, а также простые физиологические уравнения роста, разрабатывались с начала этого века, но системное моделирование продукционного процесса целого дерева началось лишь в конце 60-х годов. Здесь будут рассмотрены только модели объясняющего типа, называемые также физиологическими. Следует, конечно, заметить, что в большинстве объясняющих моделей в той или иной мере используются и эмпирические соотношения.

Можно выделить следующие варианты объясняющих моделей продукционного процесса деревьев.

I. **Уравнения роста**, представляющие собой одно обычно разностное или дифференциальное (иногда довольно обширное) уравнение, которое в основных чертах имеет физиологическую интерпретацию (например, у Ledig, 1969; Botkin и др., 1972; Matsuda, Baumgartner, 1975; Хильми, 1966; Полетаев, 1966; Галицкий, 1981; Бородина, 1982; Крапивин и др., 1982). В таких моделях обычно рассматривается увеличение одного из показателей (высоты, сухой массы дерева, массы листвы и т. п.). Другие характеристики связывают с ним однозначно.

II. **Линейные модели** системы потоков вещества между компонентами (органами) древесного растения (древостоя) и среды (например, у Schütt, 1974; Weidemann, 1974). Такие модели могут быть записаны в виде системы линейных дифференциальных (или разностных) уравнений, но заложенное в них физиологическое представление весьма тривиально.

III. **Большие нелинейные модели**, в которые заложено более подробное представление о функционировании организма дерева в виде системы нелинейных дифференциальных или разностных уравнений (например, у Promnitz, 1975; Sollins и др., 1976; Dixon и др., 1978; Ågren, Axelsson, 1980; Рачко, 1978; 1979).

По имеющимся сведениям (Dudek, Ек, 1980), во всем мире до 1980 г. насчитывалось свыше сорока разных больших моделей роста деревьев, но многие из них не относятся к физиологическим. Нам известно около десяти больших физиологических моделей (III).

При разработке и сравнении моделей полезно четко различать основные содержащиеся в них величины четырех видов.

1) **Внутренние переменные** (или переменные состояния, или фазовые переменные — state variables) — это величины, для отражения скорости изменения которых составляются основные уравнения. Их число 1 для уравнений роста (I) и от 2—4 (в моделях Borchert, 1973; Ingestad и др., 1981; Shugart и др., 1974) до 7 и более (Ågren, Axelsson, 1980; Dixon и др., 1978; Sollins и др., 1976; Рачко, 1978) для больших моделей роста (II, III). Получение динамики значений внутренних переменных — обычно основной выход модельной имитации. Начальные значения всех внутренних переменных должны быть заданы при вычислениях.

2) **Внешние переменные** (driving variables) — это величины, динамика которых определяется до вычислений. Таковы в основном данные о динамике внешней среды. Например, в модели РТ используются 9 внешних переменных: температура воздуха днем, ночью и суточная средняя, температура почвы, водный потенциал почвы, количество доступных питательных веществ в почве, радиация, влажность воздуха и длина дня (Ågren, Axelsson, 1980); в другой модели (Matsuda, Baumgartner, 1975) их две: средняя температура растения и интенсивность радиации. Вместо использования измеренных в природе данных динамику этих величин часто задают приблизительными формулами, как, например, сделано в расчетах с РТ и CERES (Ågren, Axelsson, 1980; Dixon и др., 1978).

3) **Параметры** (parameters) — это разные величины, характеризующие как растение, так и среду, значения которых считают постоянными в ходе роста. Значения параметров получают путем измерений или косвенных оценок и вычислений. Число параметров варьируется от 2—8 в простых моделях (Borchert, 1973; Ingestad и др., 1981; Ledig, 1969; Schütt, 1974; Бородина, 1982; Бугровский и др., 1982; Полетаев, 1966; Хильми, 1966) до нескольких десятков в больших (например в РТ их 78).

4) Время в уравнениях физиологических моделей обычно выражается лишь как дифференциал, однако в случае замены внешних переменных эмпирическими формулами оно может стать явным. Время и внешние переменные (если они не выражены через время) относятся к независимым переменным (independent variables) модели.

В имитационные модели роста обычно входят величины всех указанных видов. Исключение составляют нединамические модели, построенные, например, с использованием экстремального принципа для получения выводов о разных формах роста (Horn, 1971; Paltridge, 1973).

### Объекты физиологических моделей роста деревьев

В ряде моделей **таксономическая принадлежность** деревьев не уточнена (Matsuda, Baumgartner, 1975; Галицкий, Комаров, 1979; Галицкий, 1981; Крапивин и др., 1982; Рачко, 1978). В других моделях таксон дерева, которое имеется в виду при определении значений параметров и начальных данных, а также при составлении уравнений, более или менее конкретизирован (таблица). Наиболее разработанной следует считать модель РТ для сосны. Эта модель создана в рамках большого исследовательского проекта изучения хвойных лесов Швеции (SWECON). В нем планируется разработка еще нескольких новых моделей (Andersson, 1980; Ågren и др., 1980).

Таксономическая принадлежность моделированных деревьев

Объект	Название модели	Библиография
<i>Gymnospermae</i>		
<i>Picea</i>		Mitchell, 1969 Schütt, 1974
<i>Pinus</i>		Newnham, Smith, 1964 Ledig, 1969
	РТ	Ågren, Axelsson, 1980
	FAST	Lohammar и др., 1980 Ingestad и др., 1981 Бугровский и др., 1982
<i>Pseudotsuga</i>		Newnham, Smith, 1964
<i>Angiospermae</i>	ТЕЕМ	Shugart и др., 1974
<i>Betula</i>		Бугровский и др., 1982
<i>Eucalyptus</i>		McMurtrie, 1981
<i>Fagus</i>		Weidemann, 1974
<i>Hippophaë</i>		Бородина, 1982
<i>Larrea</i>		Cunningham, Reynolds, 1978
<i>Liriodendron</i>	SDF	Sollins и др., 1976
<i>Populus</i>		Promnitz, 1975
<i>Quercus</i>	CERES	Dixon и др., 1978 Бугровский и др., 1982

Растительный организм как целое — своеобразный и весьма богатый объект теоретических исследований и модельных расчетов. Поэтому понятно существование ряда моделей, созданных для рассмотрения столь общих проблем, которые не требуют даже уточнения морфотипа растения (дерево, травянистое растение и т. п.) (Thornley, 1976; И. Бихеле и др., 1980; Гильдерман, 1974; Росс, 1967; Тооминг, 1974; и др.). Эти модели не учитывают специфику разных морфотипов (например, долготлетие, своеобразие распространения ассимилятов благодаря боковой меристеме и стволу, большие размеры — для древесных растений).

Специфика модели определяется довольно точно **скоростью рассматриваемых процессов** или же масштабом времени. В одних моделях

рассматривается многолетний период роста дерева (Botkin и др., 1972; Paltridge, 1973; Schütt, 1974; Бугровский и др., 1982), в других процессы, длительность которых составляет несколько лет (Dixon и др., 1978; Borchert, 1973; Shugart и др., 1974), один сезон (Ågren, Axelsson, 1980; Promnitz, 1975; Ledig, 1969; Sollins и др., 1974; Matsuda, Baumgartner, 1975) или лишь его часть (Lohammar и др., 1980). Для моделирования многолетних процессов не требуется особой подробности и точности значений внешних переменных (Landsberg, 1981). Следует иметь в виду, что практическую ценность могут иметь главным образом прогнозы и вычисления, масштаб времени которых — несколько десятков лет и больше.

Часть рассматриваемых моделей создана для описания **одного дерева** (Ågren, Axelsson, 1980; Ledig, 1969; Promnitz, 1975; Бородин, 1982), другая часть для **древостоя** (Dixon и др., 1978; Sollins и др., 1976; Shugart и др., 1974; McMurtrie, 1981a; Бугровский и др., 1982).

Роль различных составляющих продукционного процесса в определении биомассы дерева неодинакова, в связи с этим различна и требуемая точность описания, определению которой следует уделить специальное внимание. Ниже рассмотрим основные составляющие продукционного процесса и детальность их применения в имеющихся моделях роста деревьев.

### Составляющие продукционного процесса на уровне организма

**Членение биомассы** во многом определяет детальность и структуру всей модели, так как число рассматриваемых компонентов биомассы часто определяет число внутренних переменных модели.

Организм дерева физиологически хорошо делится на четыре составных части: листва, древесная часть, тонкие корни и плоды. Плоды в известных нам моделях деревьев рассматриваются редко (Dixon и др., 1978; Weidemann, 1974). Но исключение из модели дерева древесной части немыслимо, хотя стебель при составлении моделей травянистых растений часто не учитывается (З. Бихеле и др., 1980). Для использования лесотаксационных данных следует подразделять древесную часть на ствол, ветви и древесные корни, но отсутствие ясной физиологической разницы между этими частями обуславливает нестабильность их соотношения, которое во многом зависит от их начальных значений. Во избежание такой ситуации можно пользоваться эмпирическими зависимостями (аллометрическими и т. д.), что позволит сократить число внутренних переменных. Закономерное различие в степени радиации и изменение жизнедеятельности листвы с возрастом позволяет разделить крону на слои более естественно (Ågren, Axelsson, 1980; Matsuda, Baumgartner, 1975; Бугровский и др., 1982).

Кроме структурной биомассы, в некоторых моделях рассматривается также динамика содержания воды (Borchert, 1973; Ågren, Axelsson, 1980), фонда ассимилятов (Ågren, Axelsson, 1980; Dixon и др., 1978) и фонда азота (Ågren, Axelsson, 1980; Ingestad и др., 1981).

**Фотосинтез** — один из наиболее изученных процессов, определяющих продукцию (Росс, 1977). Однако большая вариабельность световых условий и других влияющих на фотосинтез микрометеорологических параметров кроны, а также неоднородность фотосинтетического аппарата (листьев разного возраста и разных ярусов) делают неизбежным упрощение модели (Halldin и др., 1979). В. А. Алексеевым (1975) отчасти обосновано упрощение, утверждающее, что средняя интенсивность фотосинтеза единицы массы листа постоянна. Аналогичное предположение высказывает и Л. Промниц (Promnitz, 1975). Видимо, важно учитывать зависимость фотосинтеза от потенциала воды в листьях,

обусловливающую уменьшение интенсивности фотосинтеза при увеличении размеров дерева (Paltridge, 1973).

**Минеральное питание** учитывалось пока лишь в отдельных моделях (Ågren, Axelsson, 1980; Ingestad и др., 1981; Рачко, 1978). Одна из причин этого — сложность измерения содержания в почве доступных корням минеральных веществ. Сказывается и недостаточная изученность взаимосвязи минерального питания с фотосинтезом и ростом.

**Транспорт и распределение ассимилятов** служат ключевым пунктом описания роста в мультиорганный модели, однако используемые представления пока довольно разноречивы и слабо обоснованы. В модели CERES движение ассимилятов определяется градиентом концентрации; в модели РТ распределение зависит от скорости роста органов, а в случае недостатка фонда лучше снабжается листва.

**Транспирация**, поглощение и транспорт воды в растении влияют на продукционный процесс как через потенциал воды, так и через транспортируемые питательные элементы, рассмотренные довольно детально в нескольких специальных моделях (Running и др., 1975; McMurtrie, 1981; Jarvis, 1981; Waring, Running, 1976).

**Рост** в узком смысле представляет собой образование структурного вещества из фондов. По оценке Г. Огрена (Ågren, 1981), это самый малоизученный процесс. Недостаточно также представление о механизмах влияния минерального питания на рост.

**Дыхание** в большинстве моделей учитывается довольно однообразно — как расходы на рост и поддержание, зависящие лишь от температуры и массы, иногда от поверхности органа. В модели РТ учтены и расходы на ассимиляцию азота. Следует заметить, что, по данным о 15-летней сосне, на долю дыхания приходится лишь примерно 10% углеродного баланса дерева (Ågren и др., 1980a) без учета дыхания листьев.

**Отпад** главным образом тонких корней и листвы составляет обычно более 10% потока углерода через дерево, но к сожалению пока данные об умирании корней весьма скудны.

### Ценотические эффекты

Влияние ценозы на рост дерева проявляется в видоизменении физических условий роста, появлении ряда дополнительных ограничений роста и добавлении биотических воздействий. Наиболее простой способ учета влияния древостоя — учет зависимости роста от отношения имеющейся массы или площади сечения к максимально возможной. В модели Д. Б. Боткина (Botkin и др., 1972), например, местообитание охарактеризовано максимально возможной площадью сечения стволов, а в модели CERES с аналогичной целью используется максимальная масса листвы на площади. Постоянство массы листвы на площади леса независимо от его возраста в лесах средней Европы показано К. М. Мёллером (Möller, 1947). Все эти варианты учитывают обобщенную конкуренцию как в добывании питательных веществ и почвенной влаги, так и света. В первом приближении такой подход достаточно обоснован, хотя вариабельность, обусловленная неоднородностью древостоя, тут не учтена. Неоднородность, вызывающая различия в условиях роста, может быть вертикальной и горизонтальной. Вертикальная неоднородность означает образование ярусов и лесного полога, которые значительно изменяют световые условия под пологом. В некоторых моделях (Botkin и др., 1972) затенение учитывают просто путем сравнения высоты близкостоящих деревьев, в других строго различают

отдельные ярусы и их различную освещенность (в SDF, например, выделяют три возможных яруса). Учесть горизонтальную неоднородность сложнее, поскольку она влияет на разные факторы роста (освещенность, доступность минеральных веществ и влаги в почве, а также возможные аллелопатические взаимодействия). Хотя много предложено специальных моделей, рассматривающих влияние соседних деревьев (в основном в виде разных индексов конкуренции), при построении физиологических моделей роста конкуренция и неоднородность древостоя учитывалась очень мало. Лучше всего изучено влияние древостоя на световые условия (Нильсон, 1977).

Влияние сложения древостоя изменяется в ходе роста, поскольку изменяется сам древостой. Сукцессионные процессы, таким образом, могут воздействовать на рост каждого отдельного дерева двумя путями: изменением влияния фитоценозы на микросреду каждого дерева и изменением распределения вероятности умирания дерева. Следует отметить, что в моделях роста последнее используется редко (Botkin и др., 1972). На уровне древостоя умирание отдельных деревьев выражается как самоизреживание древостоя, которое учтено во многих специальных моделях.

Некоторые ценогические ограничения роста объясняются круговоротом веществ, редко учитываемым в рассматриваемых моделях (Dixon и др., 1978; Ingestad и др., 1981; Woodmansee, Innis, 1973; Рачко, 1978). Поскольку равнинные леса обладают более или менее замкнутым круговоротом минеральных веществ, скорость минерализации их опада может оказаться лимитирующим звеном продукционного процесса древостоя. Среднее характерное время круговорота биогенных элементов обычно меньше продолжительности жизни деревьев. Однако недостаточно изучено, происходят ли тут значимые для продукционного процесса изменения в течение роста одного дерева.

Из биотических воздействий в моделях иногда учитывается фитофагия. По оценкам М. В. Глазова и др. (1979), в результате влияния фитофагии прирост зеленой массы ели уменьшился в среднем на 6, а в отдельные годы почти на 20%. Действительная потеря ассимилятов, видимо, все-таки меньше: по данным о сосне (Larsson, Tepow, 1980) — 2,5% годового прироста листвы. Значение ризофагов обычно еще меньше. Этим объясняется и редкий учет фитофагий в моделях роста (Weidemann, 1974).

Грибы, образующие микоризу, получают основную долю углерода от хозяина. По косвенным оценкам, эта доля может достичь 30% ассимилятов, поступающих в тонкие корни в течение года. Показано также, что микориза значительно способствует увеличению поступления ассимилятов в корни (Nelson, 1964). Однако в известных нам моделях роль микоризы не учтена.

### Заключение

С улучшением представления о продукционном процессе деревьев соответствующие математические модели станут более детальными. Однако ни одна из существующих больших моделей (типа III) пока не дает количественно удовлетворительного прогноза на большинстве своих выходов, но с помощью этих моделей проясняются многие качественные эффекты.

Наши современные представления о продукционном процессе весьма недостаточны. В основном это касается влияния на рост минеральных элементов, роли размеров и возраста растения, а также механизма распределения ассимилятов.

Следует отметить, что существующие модели еще недостаточно

целостны: практически ни в одной из них не учтены одновременно все наиболее важные потоки вещества через растущее в лесу дерево. Расчеты с помощью математических моделей необходимы для количественного понимания физиологии экосистем. Поэтому к разработке подходящих моделей предстоит приложить большие усилия.

## ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев В. А. Световой режим леса. Л., 1975.
- Бихеле З. Н., Молдау Х. А., Росс Ю. К. Математическое моделирование транспирации и фотосинтеза растений при недостатке почвенной влаги. Л., 1980.
- Бихеле И., Молдау Х., Росс Ю. Субмодель распределения ассимилятов и роста растения при водном дефиците. Тарту, 1980.
- Бородина Н. А. Математическая модель роста молодого древесного растения в течение вегетационного периода. — В кн.: Исследование древесных растений при интродукции. М., 1982, 42—77.
- Бугровский В. В., Дудин Е. Б., Меллина Е. Г., Цельникер Ю. Л. Моделирование продукционных процессов в чистых древостоях. — Ж. общ. биол., 1982, 43, 480—488.
- Галицкий В. В. О моделировании продукционного процесса в растительном сообществе. — В кн.: Моделирование биогеоэкологических процессов. М., 1981, 104—118.
- Галицкий В. В., Комаров А. С. О моделировании роста растений. — Изв. АН СССР, 1979, 5, 714—723.
- Гильдерман Ю. И. Качественное исследование одной модели растения. — В кн.: Кибернетические модели в биологии. Новосибирск, 1974, 137—146.
- Глазов М. В., Тишков А. А., Макридин А. И. Влияние фитофагов на формирование продукции зеленой массы ели. — В кн.: Организация экосистем ельников южной тайги. М., 1979, 105—130.
- Крапивин В. Ф., Свиряжев Ю. М., Тарко А. М. Математическое моделирование глобальных биосферных процессов. М., 1982.
- Нильсон Т. Теория пропускания радиации неоднородным растительным покровом. — В кн.: Пропускание солнечной радиации растительным покровом. Тарту, 1977, 5—70.
- Поletaев И. А. О математических моделях элементарных процессов в биогеоценозах. — Проблемы кибернетики, 1966, 16, 171—190.
- Рачко П. Имитационная модель роста дерева. Построение модели. — Ж. общ. биол., 1978, 39, 563—571.
- Рачко П. Имитационная модель динамики роста дерева как элемента лесного биогеоценоза. — Вопросы кибернетики, 1979, 52, 73—111.
- Росс Ю. К. Система уравнений для описания количественного роста растений. — В кн.: Фитоактинометрические исследования растительного покрова. (Исследования по физике атмосферы, 9). Таллин, 1967, 64—88.
- Росс Ю. К. Световой фактор продуктивности. — В кн.: Итоги науки и техники. Физиология растений, 3. Теоретические основы повышения продуктивности растений. М., 1977, 55—89.
- Тоолминг Х. Математическое моделирование структуры и продукционного процесса фитоценоза. — Ж. общ. биол., 1974, 35, 181—195.
- Хильми Г. Ф. Основы физики биосферы. Л., 1966.
- Agren, G. I. Problems involved in modelling tree growth. — *Studia forestalia suecica*, 1981, 160, 7—18.
- Agren, G. I., Andersson, F., Fagerström, T. Experiences of ecosystem research in the Swedish Coniferous Forest Project. — *Ecological Bulletins (Stockholm)*, 1980, 32, 591—596.
- Agren, G. I., Axelsson, B. PT — a tree growth model. — *Ecological Bulletins (Stockholm)*, 1980, 32, 525—536.
- Agren, G. I., Axelsson, B., Flower-Ellis, J. G. K., Linder, S., Persson, H., Staaf, H., Troeng, E. Annual carbon budget for a young Scots pine. — *Ecological Bulletins (Stockholm)*, 1980 a, 32, 307—313.
- Andersson, F. Ecosystem research within the Swedish Coniferous Forest Project. — *Ecological Bulletins (Stockholm)*, 1980, 32, 11—23.
- Borchert, R. Simulation of rhythmic tree growth under constant conditions. — *Physiol. Plant*, 1973, 29, 173—180.
- Botkin, D. B., Janak, J. F., Wallis, J. R. Some ecological consequences of a computer model of forest growth. — *J. Ecol.*, 1972, 60, 849—873.
- Cunningham, G. L., Reynolds, J. F. A simulation model of primary production and carbon allocation in the creosotebush (*Larrea tridentata* (DC) Cov.). — *Ecology*, 1978, 59, 37—52.
- Dixon, K. R., Luxmoore, R. J., Begovich, C. L. CERES — a model of forest stand biomass dynamics for predicting trace contaminant, nutrient, and water effects.

- I. Model description. II. Model application. — *Ecol. Modell.*, 1978, 5, 17—38, 93—114.
- Dudek, A., Ek, A. R. A bibliography of worldwide literature on individual tree based forest stand growth models. Staff Paper Series, 12. St. Paul, 1980.
- Halldin, S., Grip, H., Perttu, K. Model for energy exchange of a pine forest canopy. — In: Comparison of Forest Water and Energy Exchange Models. Amsterdam, 1979, 59—75.
- Horn, H. S. The Adaptive Geometry of Trees. Princeton, 1971.
- Ingestad, T., Aronsson, A., Ågren, G. I. Nutrient flux density model of mineral nutrition in conifer ecosystems. — *Studia forestalia suecica*, 1981, 160, 61—71.
- Jarvis, P. G. Plant—water relations in models of tree growth. — *Studia forestalia suecica*, 1981, 160, 51—60.
- Landsberg, J. J. The number and quality of the driving variables needed to model tree growth. — *Studia forestalia suecica*, 1981, 160, 43—50.
- Larsson, S., Tenow, O. Needle-eating insects and grazing dynamics in a mature Scots pine forest in Central Sweden. — *Ecological Bulletins (Stockholm)*, 1980, 32, 269—306.
- Ledig, F. T. A growth model for tree seedlings based on the rate of photosynthesis and the distribution of photosynthate. — *Photosynthetica*, 1969, 3, 263—275.
- Lohammär, T., Larsson, S., Linder, S., Falk, S. Ö. FAST — simulation models of gaseous exchange in Scots pine. — *Ecological Bulletins (Stockholm)*, 1980, 32, 505—523.
- Matsuda, M., Baumgartner, A. Ökosystematische Simulation des Nutzeffektes der Sonnenenergie für Wälder. — *Forstw. Zbl.*, 1975, 94, 89—104.
- McMurtrie, R. A plant—water model with implications for the management of water catchments. — *Lect. Notes Biomath.*, 1981, 40, 206—224.
- McMurtrie, R. Suppression and dominance of trees with overlapping crowns. — *J. Theor. Biol.*, 1981a, 89, 151—174.
- Mitchell, K. J. Simulation of the growth of even-aged stands of white spruce. — *Yale Univ. School Forest Bull.*, 75, 1969.
- Möller, C. M. The effect of thinning, age, and site on foliage, increment, and loss of dry matter. — *J. Forestry*, 1947, 45, 393—404.
- Munro, D. D. Forest models — a prognosis. — In: *Growth Models for Tree and Stand Simulation*. Stockholm, 1974, 7—21.
- Nelson, C. D. The production and translocation of photosynthate-C<sup>14</sup> in conifers. — In: *The Formation of Wood in Forest Trees*. New York, 1964, 243—257.
- Newnham, R. M., Smith, J. G. H. Development and testing of stand models for Douglas-fir and lodgepole pine. — *Forestry Chr.*, 1964, 40, 494—502.
- Overton, W. S. The ecosystem modeling approach in the coniferous forest biome. — In: *Systems Analysis and Simulation in Ecology*. New York, 1975, 3, 117—138.
- Paltridge, G. W. On the shape of trees. — *J. Theor. Biol.*, 1973, 38, 111—137.
- Promnitz, L. C. A photosynthate allocation model for tree growth. — *Photosynthetica*, 1975, 9, 1—15.
- Running, S. W., Waring, R. H., Rydell, R. A. Physiological control of water flux in conifers. A computer simulation model. — *Oecologia (Berlin)*, 1975, 18, 1—16.
- Schütt, T. About intersite comparison. — *Bodenkundliche Ber.*, 1974, 30, 114—130.
- Shugart, H. H., Goldstein, R. A., O'Neill, R. V., Mankin, J. B. TEEM: a terrestrial ecosystem energy model for forests. — *Oecol. Plant.*, 1974, 9, 231—264.
- Sollins, P., Harris, W. F., Edwards, N. T. Simulating the physiology of a deciduous forest. — In: *Systems Analysis and Simulation in Ecology*. New York, 1976, 173—218.
- Thornley, J. H. M. *Mathematical Models in Plant Physiology. A Quantitative Approach to Problems in Plant and Crop Physiology*. London, 1976.
- Waring, R. H., Running, S. W. Water uptake, storage and transpiration by conifers: a physiological model. — *Ecological Studies (Berlin)*, 1976, 12, 189—202.
- Weidemann, G. A model of energy flow through consumer compartments in a beech forest. — *Bodenkundliche Ber.*, 1974, 30, 186—194.
- Woodmansee, R. G., Innis, G. S. A simulation model of forest growth and nutrient cycling. — In: *Proc. of the 1973 Summer Computer Simulation Conference*. La Jolla, 1973, 2, 697—721.

Институт зоологии и ботаники  
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию  
11/II 1983

## PUUDE KASVU FUSIOLOOGILISTE MUDELITE EHITUS

Puude kasvu matemaatilised mudelid jaotuvad empiirilisteks ja seletavateks ehk füsioloogilisteks. Viimaste hulgas eristatakse omakorda kasvuvõrrandid, ainevoostiku lineaarsed mudelid ja suured mittelineaarsed mudelid. Enamikus füsioloogilistes mudelites on nelja tüüpi suurusi: olekumuutujad, välismuutujad, parameetrid ja aeg. Üksikasjalikult on artiklis vaadeldud organismisisesete ja tsönootiliste protsesside osa senistes puude kasvu mudelites ning toodud esile suuremat tähelepanu nõudvad probleemid.

## THE STRUCTURE OF PHYSIOLOGICAL TREE GROWTH MODELS

Mathematical models of tree growth may be divided into empirical and explanatory or physiological ones. Among the latter three groups may be discerned: growth formulas, linear models of the substrate flow system and complex nonlinear models. Most physiological models include four types of quantities: state and driving variables, parameters and time. A more detailed discussion is presented concerning the role of the organismal and coenotic processes in the existing tree growth models. Some problems which deserve greater attention are likewise outlined in the paper.