

<https://doi.org/10.3176/biol.1984.4.06>

УДК 581.14

Калеви КУЛЛЬ, Олеви КУЛЛЬ

## ЭКОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ РОСТА ЕЛИ

В математическом моделировании роста древостоев, а также в изучении функционирования лесных экосистем, важное значение имеет разработка модели роста отдельного дерева (Шугарт и др., 1982). Взаимоотношения значений таксационных показателей и их изменение в связи с ростом деревьев исследовались с помощью математических методов уже с прошлого века (Свалов, 1978). Однако для расширения области возможных задач, решаемых моделью, а также для получения более стабильных моделей полезно учитывать основные физиологические процессы, обусловленные ростом, т. е. применять биологический подход при составлении модели.

Построение системных физиологических моделей роста деревьев началось лишь с конца 60-х годов (Кулль, Кулль, 1983; Кулль, Оя, 1984). В таких моделях целого дерева обычно наряду с основными физиологическими процессами (фотосинтез, дыхание) рассматривается рост нескольких органов дерева и учитываются значения измеряемых параметров среды. Во всем мире до сих пор насчитывалась пара десятков подобных моделей (Promnitz, 1975; Dixon и др., 1978; Ågren, Axelsson, 1980; McMurtrie, 1981; Рачко, 1979; Бугровский и др., 1982; и т. д.). Одна из самых разработанных моделей — модель РТ для сосны (Ågren, Axelsson, 1980), в которую включены 11 внутренних переменных и 78 параметров. Однако большие модели (в том числе и РТ) в основном описывают только малый период роста дерева (менее пяти лет) и лишь небольшое число физиологических моделей (напр. McMurtrie, 1981; Бугровский и др., 1982) предназначено для описания многолетнего роста деревьев.

Цель разработанной нами модели РУУ — описать динамику массы вечнозеленого дерева в течение многих лет, основываясь при этом главным образом на физиологических представлениях о процессах роста и транспорта. В данной статье дано краткое описание основных предпосылок модели и представлена полная система уравнений модели вместе со значениями параметров, определенных для ели *Picea abies* (L.) Karst. Данную модель следует рассматривать как исследовательскую, т. е. как начало пути создания функциональных количественных моделей роста древостоев.

### Структура и предпосылки модели РУУ

Рост — столь интегральное свойство дерева, что его экофизиологическое объяснение возможно лишь на основе модели целого дерева, учитывающей все основные потоки вещества между основными органами. Однако при детализации модели нужно проследить, чтобы все ее основные узлы были обоснованы имеющимися фактическими данными, но в то же время модель должна быть максимально простой и обзорной. С учетом этих ограничений данная модель рассматривает 9 переменных состояний, динамика которых описана системой из 9 дифференциальных уравнений.

Рис. 1. Схема потоков вещества в модели РУУ. Объяснение обозначений в тексте.

Переменными состояниями в данной модели являются:  $M_L$ ,  $M_S$ ,  $M_A$ ,  $M_R$  — соответственно структурная масса листьев, ствола с ветвями, проводящих корней и сосущих корней (кг сухого вещества);  $C_L$ ,  $C_S$ ,  $C_R$  — масса фонда ассимилятов в листьях, в стволе и ветвях, в корнях (кг);  $N$  — масса фонда подвижного азота (кг азота);  $H$  — высота дерева (м). Если  $M$  — сухая биомасса целого дерева (кг), то можно принять, что

$$M = M_L + M_S + M_A + M_R + C_L + C_S + C_R + N.$$

Рассматриваются следующие потоки вещества между компонентами массы дерева (рис. 1): фотосинтез ( $P$ , кг  $\text{CH}_2\text{O} \cdot \text{год}^{-1}$ ); активное и пассивное минеральное питание (соответственно  $Q_a$  и  $Q_p$ , кг  $\text{N} \cdot \text{год}^{-1}$ ); интенсивность прироста структурной массы листьев, ствола, проводящих корней и сосущих корней (соответственно  $G_L$ ,  $G_S$ ,  $G_A$ ,  $G_R$ , кг в  $\text{год}^{-1}$ ); дыхание тех же органов ( $R_L$ ,  $R_S$ ,  $R_A$ ,  $R_R$ , кг  $\text{CH}_2\text{O} \cdot \text{год}^{-1}$ ); транспорт ассимилятов из листьев в ствол ( $F_L$ , кг  $\cdot \text{год}^{-1}$ ) и из ствола в корни ( $F_R$ , кг  $\cdot \text{год}^{-1}$ ). При учете отпада листьев для модели принято считать, что он происходит раз в году и равен количеству листьев, которая росла  $s$  лет назад (где  $s$  — средняя продолжительность жизни хвоинки). Умирание сосущих корней пропорционально их структурной массе. При описании названных потоков сделаны нижеследующие допущения.

Интенсивность роста каждого органа ( $G_L$ ,  $G_S$ ,  $G_A$ ,  $G_R$ ) пропорциональна концентрациям фонда ассимилятов и азота (точные уравнения приведены ниже; концентрации фондов везде обозначены прямыми скобками и измеряются в килограммах  $\text{CH}_2\text{O}$  или соответственно азота на 1 кг воды). Таким образом, ядром модели является простое стехиометрическое представление о процессе образования структурной биомассы из углевода и азота. Рост листьев и дерева подавляется понижением потенциала воды в листе ( $\Psi_L$ , бар) и равняется нулю, если  $\Psi_L = -a_1/a_2$  (объяснения всех используемых параметров приведены в таблице).

Фотосинтез также зависит линейно от потенциала воды листьев, но при фиксированном значении потенциала воды постоянным принят фотосинтез в расчете на единицу массы листьев. Малая зависимость интенсивности фотосинтеза разных частей кроны ели (в расчете на единицу массы листьев) показана в работах В. А. Алексеева (1975) и Э.-Д. Шульце (Schulze и др., 1977).

Интенсивность поглощения азота корнями ( $Q_a$ ) зависит от массы сосущих корней ( $M_R$ ) и их снабженности энергетическим субстратом ( $[C_R]$ ), а также от уровня азота в почвенном растворе ( $n_0$ ) и внешних факторов, выраженных через параметр  $k_Q$  (таблица). Интенсивность пассивного входа азота зависит от величины транспирационного тока воды ( $W$ , кг  $\text{H}_2\text{O} \cdot \text{год}^{-1}$ ) и от уровня азота в среде ( $n_0$ ).

Для вычисления транспирации дерева ( $W$ ) пользуемся системой уравнений

$$W = a e_M M_L / r_L = (\Psi_0 - \Psi_L - \Psi_g) / (r_R + r_S), \quad (1)$$

Параметры модели

Обозначения в формулах	Значение	Единица измерения	Название параметра
$s$	6	год	средняя продолжительность жизни хвоя
$\varepsilon_L$	0,025	—	среднее содержание азота в структурной массе хвоя
$\varepsilon_S$	0,003	—	среднее содержание азота в структурной массе ствола
$\varepsilon_R$	0,02	—	среднее содержание азота в структурной массе сосущих корней
$k_H$	1320	$\text{м} \cdot \text{год}^{-1}$	коэффициент скорости роста в высоту
$\rho$	450	$\text{кг} \cdot \text{м}^{-3}$	плотность структурной массы ствола
$u$	0,5	$\text{м}^2 \cdot \text{кг}^{-2/3}$	удельная поверхность проводящих корней
$f_R$	0,004	$\text{м}^2 \cdot \text{год} \cdot \text{бар} \cdot \text{кг}^{-1}$	гидравлическое сопротивление единицы массы сосущих корней
$f_S$	0,0000012	$\text{м} \cdot \text{год} \cdot \text{бар} \cdot \text{кг}^{-1}$	гидравлическое сопротивление древесины
$e_R$	30	$\text{м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$	удельная поверхность сосущих корней
$e_M$	10	$\text{м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$	удельная поверхность хвоя
$a$	0,002	$\text{кг} \cdot \text{м}^{-3}$	средняя разница концентрации водяного пара в воздухе и в листе
$\Psi_0$	-0,6; -1,4; -2,2	бар	потенциал воды почвы
$a_1$	13 000	$\text{м} \cdot \text{год}^{-1}$	предельная проводимость хвоя к водяному пару
$a_2$	520	$\text{м} \cdot \text{год}^{-1} \cdot \text{бар}^{-1}$	чувствительность проводимости к потенциалу воды
$b$	0,04	$\text{бар}^{-1}$	чувствительность фотосинтеза к потенциалу воды
$k_0$	2,5	$\text{год}^{-1}$	предельный годовой фотосинтез единицы массы хвоя
$k_V$	0,3	$\text{год}^{-1}$	доля ежегодного умирания сосущих корней
$w_L$	1	—	среднее содержание воды в единице массы хвоя
$w_F$	1	$\text{кг} \cdot \text{м}^{-2}$	содержание фондового раствора ассимилятов на единицу площади ствола
$w_R$	1	—	среднее содержание воды в единице массы сосущих корней
$w_N$	1	$\text{кг} \cdot \text{м}^{-2}$	содержание фондового раствора азота на единицу площади ствола
$k_L$	550	$\text{год}^{-1}$	коэффициент скорости роста хвоя
$k_S$	3300	$\text{кг} \cdot \text{год}^{-1} \cdot \text{м}^{-2}$	коэффициент скорости роста ствола
$k_A$	1400	$\text{кг} \cdot \text{год}^{-1} \cdot \text{м}^{-2}$	коэффициент скорости роста проводящих корней
$k_R$	180 000	$\text{год}^{-1}$	коэффициент скорости роста сосущих корней
$n_0$	0,000035	—	среднее содержание азота в почвенном растворе
$k_Q$	5000	$\text{год}^{-1}$	коэффициент интенсивности активного азотного питания
$k_P$	0,8	—	коэффициент эффективности пассивного азотного питания
$r_{mL}$	3	$\text{год}^{-1}$	коэффициент дыхания на поддержание хвоя
$r_{mS}$	1	$\text{кг} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$	коэффициент дыхания на поддержание единицы площади ствола
$r_{mR}$	15	$\text{год}^{-1}$	коэффициент дыхания на поддержание сосущих корней
$r_g$	0,1	—	коэффициент дыхания роста
$r_{tL}$	0,15	—	коэффициент дыхания транспорта хвоя
$r_{tR}$	0,2	—	коэффициент дыхания транспорта сосущих корней
$k_C$	80	бар	осмотический потенциал раствора ассимилятов единичной концентрации
$k_F$	1000	$\text{кг} \cdot \text{год}^{-1} \cdot \text{бар}^{-1}$	проводимость флоэмы
$d$	0,05	м	толщина проводящей ксилемы

где  $\Psi_g = H/10$  является гравитационным потенциалом листьев (бар);  $r_R$  и  $r_S$  — соответственно гидравлические сопротивления корней и ствола; при этом  $r_S$  зависит от средней проводящей площади ствола ( $q$ , м<sup>2</sup>), вычисляемой при условии, что проводящим является лишь слой ксилемы, толщиной ( $d$ , м); по уравнению (1) вычислим также потенциал воды листьев ( $\Psi_L$ ), учитывая, что сопротивление листьев к движению водяного пара ( $r_L$ ) выражается формулой

$$r_L = 1/(a_1 + a_2\Psi_L).$$

Аналогичное описание водного обмена использовано в модели FAST-P для сосны (Lohamma и др., 1980).

Площадь поверхности ствола ( $S$ , м<sup>2</sup>), а также средний диаметр ствола ( $Y$ , м) вычисляется с учетом цилиндрической геометрии ствола (для перехода от  $Y$  к используемому в лесоводстве диаметру на высоте 1,3 м следует применять коэффициент формы) (Анучин, 1982). При вычислении площади поверхности проводящих корней ( $S_R$ , м<sup>2</sup>) допускается приближенное сохранение геометрического подобия корневой системы при условии роста.

Дыхание каждого органа ( $R_L$ ,  $R_S$ ,  $R_A$ ,  $R_R$ ) вычисляется как сумма трех составляющих — дыхания на поддержание, на рост и на транспорт (индексы коэффициентов соответственно  $m$ ,  $g$  и  $t$ ). При вычислении дыхания на поддержание ствола и проводящих корней живым считается лишь слой постоянной толщины, масса которого пропорциональна площади поверхности этих органов. Учитывается также зависимость дыхания на поддержание от концентрации ассимилятов (т. е. субстрата дыхания). Транспортные расходы состоят из расходов на загрузки флоэмы в листьях и расходов на активное поглощение минеральных элементов в корнях.

Транспорт ассимилятов по флоэме Э. Мюнх (Münch, 1927; Crafts, Crisp, 1971) считает массовым током, движение которого обеспечивается разницей сосущих сил флоэмных клеток листьев и клеток корней. Кроме того, движение ассимилятов вечнозеленых деревьев обычно не меняет своего направления. Соответственно,

$$F_L = F[C_L] \text{ и } F_R = F[C_S],$$

где  $F$  (кг Н<sub>2</sub>О · год<sup>-1</sup>) — интенсивность потока воды по флоэме, выражаемая формулой

$$F = (k_C ([C_L] - [C_R]) + \Psi_L - \Psi_R) / r_F.$$

Здесь  $r_F$  (бар · год · кг Н<sub>2</sub>О<sup>-1</sup>) — сопротивление флоэмы, которое зависит от высоты ( $H$ , м) и среднего диаметра ( $Y$ , м) дерева:

$$r_F = H/k_F Y.$$

Приведем теперь полную систему уравнений модели PUU (объяснения всех обозначений приведены в тексте и в таблице):

$$dM_{L,T}/dt = G_L,$$

$$dM_S/dt = G_S,$$

$$dM_A/dt = G_A,$$

$$dM_R/dt = G_R - V_R,$$

$$dC_L/dt = -(1 - \varepsilon_L) G_L + P - F_L - R_L,$$

$$dC_S/dt = -(1 - \varepsilon_S) G_S + F_L - F_R - R_S,$$

$$dC_R/dt = -(1 - \varepsilon_R) G_R - (1 - \varepsilon_S) G_A + F_R - R_R - R_A,$$

$$dN/dt = Q_a + Q_v - \varepsilon_L G_L - \varepsilon_S (G_S + G_A) - \varepsilon_R G_R,$$

$$dH/dt = k_H [N] [C_S] (1 + a_2 \Psi_L / a_1),$$

где

$$\begin{aligned}
 G_L &= k_L \omega_L [N] [C_L] M_L (1 + a_2 \Psi_L / a_1), \\
 G_S &= k_S [N] [C_S] S, \\
 G_A &= k_A [N] ([C_S] / 2 + [C_R] / 2) S_R, \\
 G_R &= k_R \omega_R n_0 [C_R] M_R, \\
 V_R &= \begin{cases} k_V M_R, & \text{если } t = T, \\ 0, & \text{если } t \neq T, \end{cases} \\
 [C_L] &= C_L / \omega_L M_L, \\
 [C_S] &= C_S / \omega_F S, \\
 [C_R] &= C_R / (\omega_R M_R + \omega_F S_R), \\
 [N] &= N / (\omega_L M_L + \omega_N (S + S_R)), \\
 P &= k_0 (1 + b \Psi_L) M_L, \\
 Q_a &= k_Q n_0 [C_R] M_R, \\
 Q_p &= k_p n_0 W, \\
 R_L &= r_{mL} [C_L] M_L + r_g G_L + r_{lL} F_L, \\
 R_S &= r_{mS} [C_S] S + r_g G_S, \\
 R_A &= r_{mS} ([C_S] / 2 + [C_R] / 2) S_R + r_g G_A, \\
 R_R &= r_{mR} [C_R] M_R + r_g G_R + r_{tR} Q_a, \\
 F_L &= F [C_L], \\
 F_R &= F [C_S], \\
 F &= (k_C ([C_L] - [C_R]) + \Psi_L - \Psi_R) k_F Y / H, \\
 W &= a e_M (a_1 + a_2 \Psi_L) M_L, \\
 \Psi_L &= (\Psi_0 - H / 10 - a_1 z) / (1 + a_2 z), \text{ где } z = a e_M (r_S + r_R) M_L, \\
 \Psi_R &= (r_R \Psi_L + r_S \Psi_0) / (r_R + r_S), \\
 r_R &= f_R / e_R M_R, \\
 r_S &= f_S H / q, \\
 q &= \begin{cases} dY - \pi d^2, & \text{если } Y > 2\pi d, \\ Y^2 / 4\pi, & \text{если } Y \leq 2\pi d, \end{cases} \\
 S &= (4\pi M_S H / Q)^{1/2}, \\
 S_R &= u M_A^{2/3}, \\
 Y &= S / H, \\
 M_L &= \sum_{j=T-s}^{T-1} M_{L,j}.
 \end{aligned}$$

При этом  $T$  обозначает целую часть числа  $t$  (время в годах).

### Результаты вычислений и обсуждение

Данная модель реализована на ЭВМ «Электроника ДЗ-28» и «Apple-II». На рис. 2, 3 и 4 приведены некоторые результаты решения системы уравнений с тремя разными значениями параметра  $\Psi_0$ ; значения всех параметров, которые использовались при этих вычислениях, приведены в таблице.

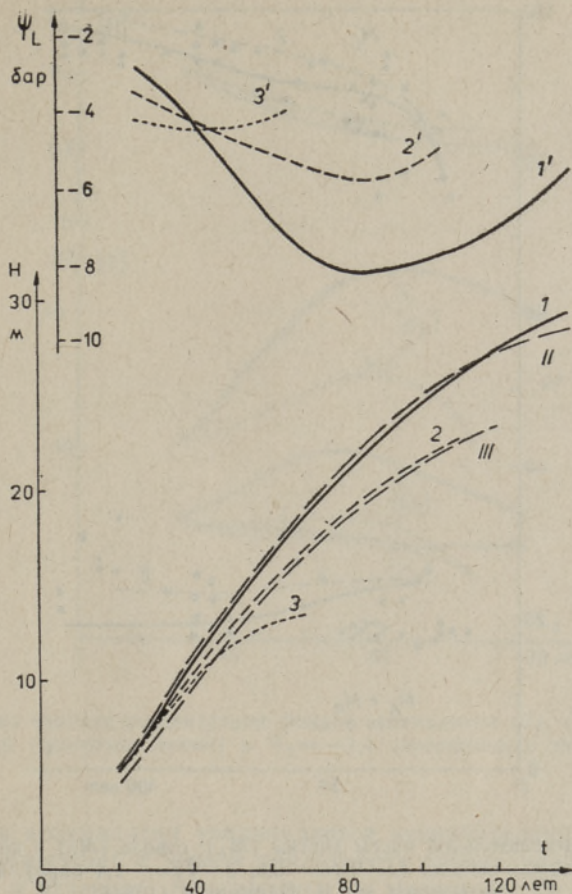


Рис. 2. Ход роста ели в высоту, по таблицам Варгаса де Бедемара (II — второго бонитета, III — третьего бонитета) и по модели РУУ, при разной влажности почвы ( $1-\Psi_0=-0,6$ ;  $2-\Psi_0=-1,4$ ;  $3-\Psi_0=-2,2$  бара); параллельно ( $1'$ ,  $2'$ ,  $3'$ ) показан ход среднего потенциала воды листьев  $\Psi_L$  по модели (верхний график).

На рис. 2 показан рост в высоту и одновременное изменение потенциала воды листьев ( $\Psi_L$ ) с использованием трех разных значений потенциала воды почвы ( $\Psi_0$ ). При этом потенциал воды почвы  $-0,6$  бара является средним значением вегетационного периода, например, в ельнике Вооремааского стационара (Рогк и др., 1977). Оказывается, полученные данные достаточно хорошо совпадают с данными таблиц роста Варгас де Бедемара (рис. 2). При сухой почве (средний потенциал воды  $-2,2$  бара) модельное дерево умирает в возрасте около 70 лет из-за сильного уменьшения прироста листьев.

На рис. 3 приведена динамика распределения массы по основным органам на основе тех же модельных вычислений. К сожалению, точных данных о динамике массы разных органов в течение жизни дерева довольно мало, поэтому можно констатировать (рис. 3) лишь приблизительное совпадение модели с действительностью. Стоит обратить внимание на то, что в случае более сухой почвы ( $\Psi_0=-1,4$  бара) относительная масса корней больше, а масса листьев меньше чем в случае нормальной влажности ( $\Psi_0=-0,6$  бара).

На рис. 4 показана динамика концентраций фондов в тех же модельных расчетах, по которым, например, видно, что в случае более сухой почвы увеличение относительной интенсивности роста корней связано

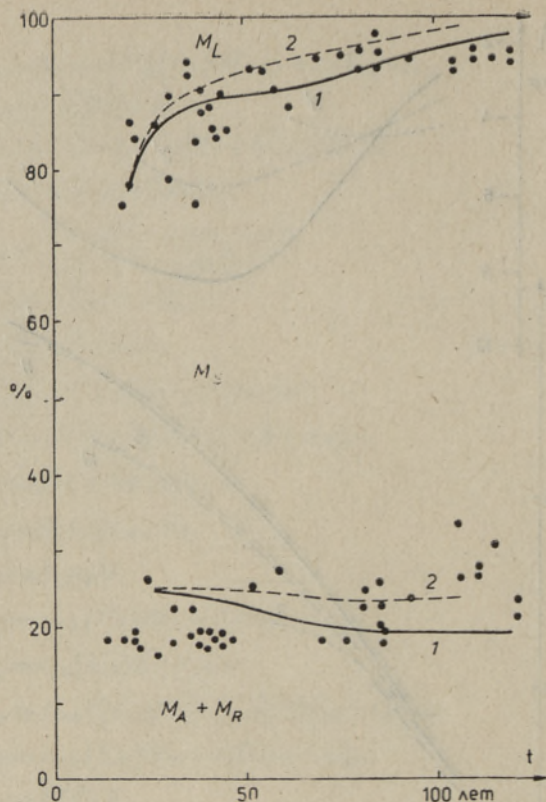


Рис. 3. Динамика относительной массы листьев ( $M_L$ ), ствола ( $M_S$ ) и корней ( $M_A + M_R$ ) в ходе роста по данным модели (1— $\Psi_0 = -0,6$ ; 2— $\Psi_0 = -1,4$  бара). Точки — данные литературы, по Я. Палуметсу (1984).

в первую очередь с уменьшением концентрации углеродных ассимилятов (сахара) в листьях и в стволе.

В целом можно сказать, что в пределах имеющихся у нас количественных данных динамика всех переменных модели в основном соответствует действительности. Однако в ряде случаев известные нам фактические данные весьма недостаточны (о динамике массы листьев и сосущих корней, а также о концентрации фондов в течение жизни дерева).

Важной проблемой физиологии целого дерева является объяснение замедления его роста во второй половине онтогенеза. Важные результаты исследования этой проблематики приведены В. О. Казаряном (1969). По его общему выводу, старение растений обусловлено возникновением дискоординации между листвой и корнями, т. е. в первую очередь физиологическими причинами, без обязательного изменения в генетической регуляции. Отсюда ясно, что для подобных проблем важен анализ процесса роста именно на уровне целого дерева.

Анализ расчетов модели РУУ обнаруживает следующую картину онтогенетического торможения роста (без учета какой-либо внутрисезонной динамики).

Уже в довольно молодом возрасте дерева концентрация ассимилятов в корнях более или менее постоянна (т. е. уменьшается с незначительной скоростью). Сосущие корни потребляют несколько большее количество ассимилятов, поступающих в корни из листьев (по флоэме) через растущий ствол, рост и дыхание которого обеспечивают те же ассимиляты. Масса сосущих корней доходит до максимума весьма рано и поэтому их

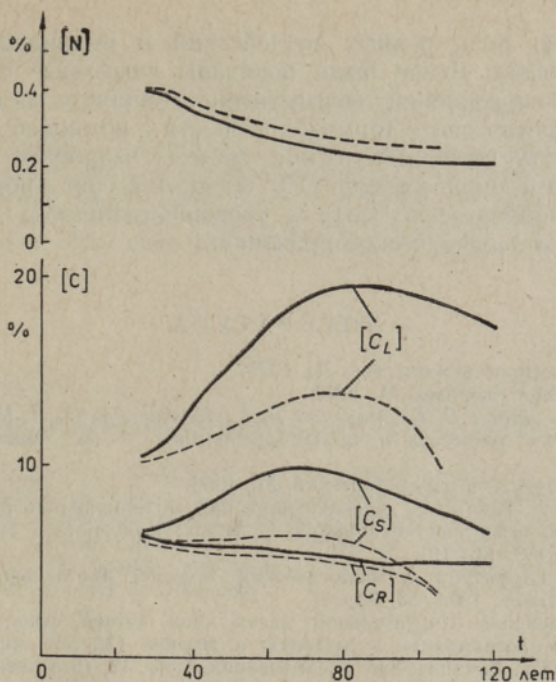


Рис. 4. Динамика средних концентраций фондов ассимилятов ( $C_L$ ,  $C_S$ ,  $C_R$ ) и азота ( $N$ ) при  $\Psi_0 = -0,6$  (сплошные линии) и  $\Psi_0 = -1,4$  (прерывистые линии), по модели.

потребность в ассимилятах увеличивается незначительно. Однако увеличение массы растущей и живой поверхности ствола увеличивает потребность ствола в углероде. Ассимиляты, по механизму Э. Мюнха, распределяются в основном по потребности, т. е. в места наиболее интенсивного их расходования. При увеличении потребляющей массы дерева наступает ситуация, когда прирост листвы (который зависит от концентрации ассимилятов в листьях) уже не увеличивается, а уменьшается. Уменьшение массы листвы ведет к уменьшению и суммарного фотосинтеза дерева, что в свою очередь снижает прирост в целом, а в том числе и прирост древесины. Постоянное уменьшение концентрации фондов в конце концов приводит к смерти дерева (при сильной недостаточности ассимилятов у сосящих корней).

Имитации процесса роста ели с помощью PUU показывают, что в целях усовершенствования модели особого внимания требует процесс роста листвы у зрелых деревьев и его зависимость как от уровня фондов ассимилятов и азота, так и от потенциала воды.

### Заключение

Модель процесса многолетнего роста вечнозеленого дерева, представленная в данной статье, полностью основывается на физиологических представлениях о разных компонентах продукционного процесса. Получаемая с помощью модели динамика разных переменных в пределах имеющихся данных количественно более или менее соответствует действительности (на примере ели). Следует сказать, что существующие данные об онтогенетической динамике массы листвы и сосящих корней, а также о многолетней динамике концентрации фондов ассимилятов и азота весьма неудовлетворительны. Данная модель служит основой для планирования некоторых дальнейших экспериментов. С ее помощью удобно анализиро-



вать возможную роль разных воздействий и механизмов растения на рост целого дерева. Выше были показаны некоторые способы анализа зависимости распределения ассимилятов от влажности почвы, а также явления онтогенетического торможения роста с помощью РУУ.

Такая модель позволяет лучше систематизировать наши сведения о продукционном процессе ели. Но предстоит еще много работы, пока подобные физиологические модели усовершенствуются до возможности их применения в лесоводческой практике.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев В. А. Световой режим леса. Л., 1975.  
Анучин Н. П. Лесная таксация. М., 1982.  
Бугровский В. В., Дудин Е. Б., Меллина Е. Г., Цельникер Ю. Л. Моделирование продукционных процессов в чистых древостоях. — Ж. общей биол., 1982, 43, 480—488.  
Казарян В. О. Старение высших растений. М., 1969.  
Куль К., Куль О. Проблемы, возникающие при моделировании роста дерева с учетом физиологических механизмов. — В кн.: Ход роста и строение древостоев. Каунас, 1983, 14—15.  
Куль К., Оя Т. Структура физиологических моделей роста деревьев. — Изв. АН ЭстССР. Биол., 1984, 33, 33—41.  
Палуметс Я. Изменение относительной массы хвои, ветвей, ствола и корней ели и отношения ассимиляции к дыханию в течение 130 лет жизни дерева. — Уч. записки ТГУ. Ботанические исследования, 1984, 12, (в печати).  
Рачко П. Имитационная модель динамики роста дерева как элемента лесного биоценоза. — Вопр. киберн., 1979, 52, 73—111.  
Свалов Н. Н. Прогнозирование роста древостоев. — Лесоведение и лесоводство. Итоги науки и техники, 1978, 2, 110—197.  
Шугарт Х. Х., Уэст Д. С., Дойл Т. В. Модели сукцессии леса. — В кн.: Биосферные заповедники. Л., 1982, 169—182.  
Agren, G. I., Axelsson, B. PT — a tree growth model. — Ecol. Bull. (Stockholm), 1980, 32, 525—536.  
Crafts, A. S., Crisp, C. E. Phloem Transport in Plants. San Francisco, 1971.  
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. — Ecol. Modell., 1978, 5, 17—38, 93—114.  
Lohammar, T., Larsson, S., Linder, S., Falk, S. O. FAST — simulation models of gaseous exchange in Scots pine. — Ecol. Bull. (Stockholm), 1980, 32, 505—523.  
McMurtrie, R. A plant—water model with implications for the management of water catchments. — Lecture notes in biomathematics, 1981, 40, 206—224.  
Münch, E. Versuche über den Saftkreislauf. — Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 1927, 45, 340—356.  
Pork, K., Arold, U., Lutsar, V. Precipitation, evaporation, soil temperature and moisture in 1970 and 1971. — In: Spruce Forest Ecosystem Structure and Ecology. I. Tartu, 1977, 55—82.  
Promnitz, L. C. A photosynthate allocation model for tree growth. — Photosynthetica, 1975, 9, 1—15.  
Schulze, E.-D., Fuchs, M. I., Fuchs, M. Spatial distribution of photosynthetic capacity and performance in a mountain spruce forest of Northern Germany. I. Biomass distribution and daily CO<sub>2</sub> uptake in different crown layers. — Oecologia (Berlin), 1977, 29, 43—61.

Институт зоологии и ботаники  
Академии наук Эстонской ССР

Тартуский государственный  
университет

Поступила в редакцию  
6/X 1983

### KUUSE KASVU ÖKOFÜSIOLOOGILINE MUDEL

Artiklis on esitatud igihalja puu kasvu dünaamilise mudeli lühike kirjeldus. Mudel PUU kujutab endast 9 olekumuutujaga diferentsiaalvõrrandite süsteemi ning sisaldab 38 parameetrit, millele on leitud kuuske iseloomustavad esialgsed väärtused. Mudel kirjeldab paljuaastast kasvu, kasvu sesoonset käiku aga ei vaatle. Mudeliga tehtud arvutuste põhjal arutletakse kasvu pidurdumise põhjuste üle puu ontogeneesi teisel poolel.

### ECOPHYSIOLOGICAL MODEL OF SPRUCE GROWTH

A dynamic model entitled PUU, which describes the growth process of an evergreen tree, is presented. The model represents a system of differential equations with 9 state variables and 38 parameters. The model applies to many-year dynamics only, seasonal variations of growth are not considered. The values of parameters are estimated for *Picea abies* (L.) Karst. The possible mechanism of growth inhibition during the second half of the ontogenesis of trees is discussed.