

УДК 556.5+551.573

ИЗМЕРЕНИЕ СТВОЛОВОГО СОКОДВИЖЕНИЯ КАК ИНСТРУМЕНТ ОЦЕНКИ ТРАНСПИРАЦИИ В ИССЛЕДОВАНИЯХ ВОДНОГО БАЛАНСА РЕЧНОГО БАССЕЙНА¹

© 2024 г. Т. С. Губарева^{a, b, *}, С. Ю. Лупаков^b, В. В. Шамов^b, Б. И. Гарцман^{a, b}

^a Институт водных проблем РАН, Москва, 119333 Россия

^b Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, Владивосток, 690041 Россия

*e-mail: tgubareva@bk.ru

Поступила в редакцию 19.09.2022 г.

После доработки 01.02.2023 г.

Принята к публикации 01.06.2023 г.

Приведены результаты инструментальных измерений стволового сокодвижения с помощью датчиков сокодвижения (“sap-flowmeters”) в стволах пихты белокорой (*Abies nephrolepis*), анализ основных факторов процесса транспорта влаги в стволах деревьев и результаты моделирования часовых серий расходов ксилемного потока. Анализ факторов выполнен методом главных компонент, а воспроизведение индивидуальных серий ксилемного расхода — на основе модели множественной линейной регрессии. Оцененный объем транспортируемого потока влаги в экземплярах пихты в 2020 г. за вегетационный период в зависимости от диаметра дерева составил от 1720 до 5620 л, а среднесуточные скорости сокодвижения в ксилеме — от 0.3 до 1.0 см/ч. На основе регрессионного анализа установлена оптимальная структура эмпирической модели, которая включает в себя два предиктора — температуру и влажность воздуха. По калибровочным выборкам для каждого дерева определены эмпирические коэффициенты регрессионных уравнений. Результаты проверки на достаточно длинных тестируемых выборках показали, что модельные серии ксилемного расхода по полной выборке (с мая по октябрь) для трех экспериментальных деревьев из четырех достаточно близки к измеренным: коэффициент корреляции составляет 0.79–0.88, коэффициент Нэша–Сатклиффа — 0.62–0.85. Качество моделирования существенно улучшается в случае использования выборок по отдельным месяцам: коэффициент корреляции — 0.87–0.94, коэффициент Нэша–Сатклиффа — 0.73–0.97.

Ключевые слова: стволовое сокодвижение, ксилемный расход, транспирация, *Abies nephrolepis*, регрессионный анализ, гидрологическое моделирование.

DOI: 10.31857/S0321059624010018 EDN: EEROMF

ВВЕДЕНИЕ

Водный баланс речного бассейна определяется соотношением атмосферных осадков, речного стока и суммарного испарения. Первые два элемента достаточно надежно фиксируются инструментально, в отличие от испарения и его составляющих (транспирация растительным покровом, испарения с почвы и водной поверхности). Количественная оценка испарения — фундаментальная задача на стыке различных научных дисциплин. Получение соответствующих надежных данных при этом составляет пробле-

му, на данный момент далекую от полного решения.

В практике при калибровке гидрологических моделей потери влаги на испарение обычно задаются с помощью расчетных методов, что приводит к неопределенностям величин их параметров, а также отражается на конечных оценках стока и водного баланса в целом. Верификация методов расчета испарения и его составляющих часто затруднена, поскольку соответствующие наблюдения проводятся редко, а качество получаемых данных может быть невысоким.

В лесных ландшафтах в межпаводочные периоды эвапотранспирация становится основной гидрологической функцией малого речного бассейна [2, 9]. Это отчетливо проявляется в суточной динамике стока, которая обычно находится

¹ Часть работы, связанная с анализом данных, выполнена в рамках Государственного задания ИВП РАН (тема FMWZ-2022-0001).

Часть работы, связанная с выполнением мониторинга стволового сокодвижения, выполнена в рамках темы I22020900184-5 ТИГ ДВО РАН, а также при финансовой поддержке РФФИ (проект 19-05-00326).

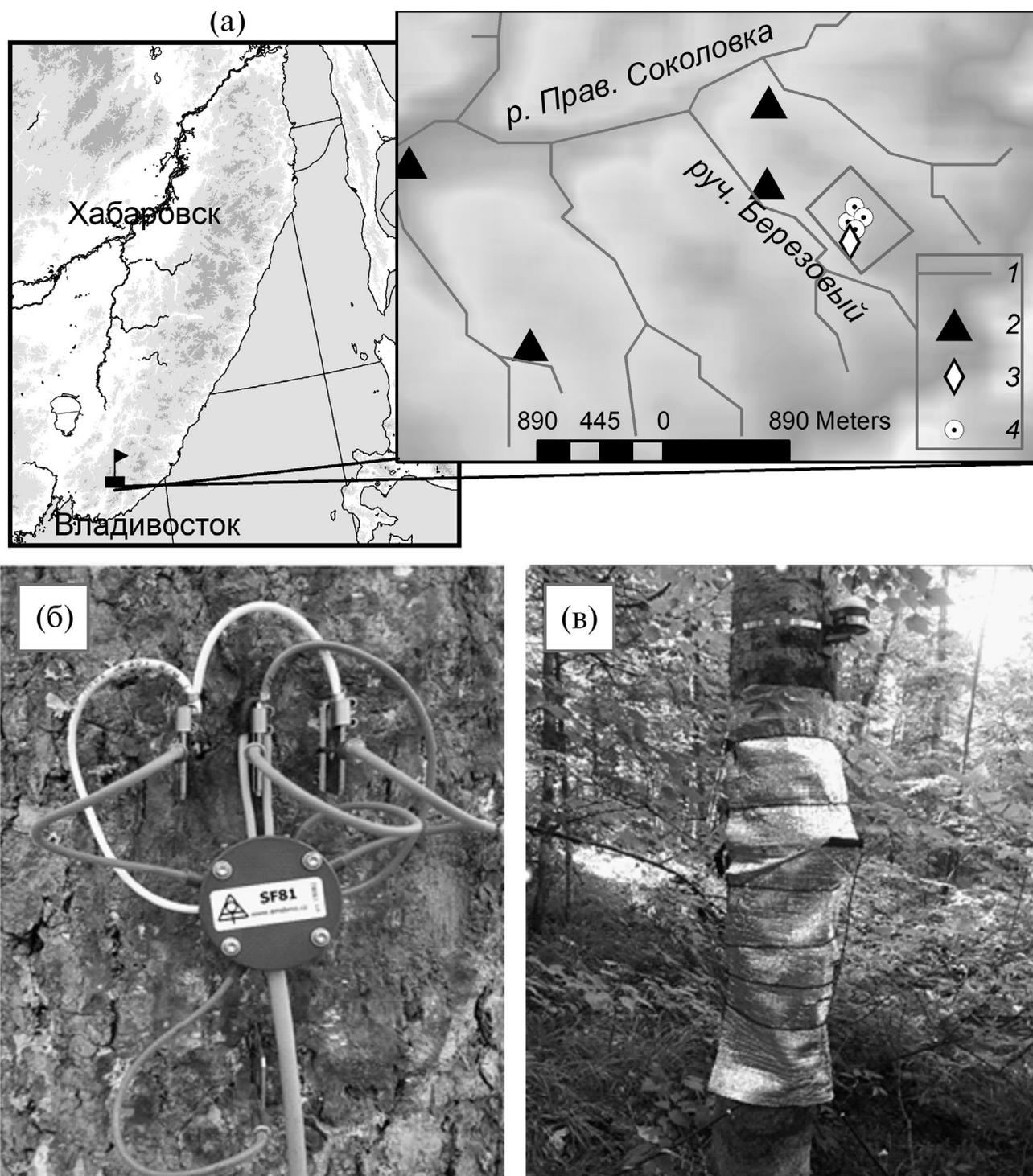


Рис. 1. Мониторинговая сеть водосбора руч. Березового: а – картосхема водосбора и размещение пунктов наблюдений; б – установленные в стволе sapflow-датчики; в – внешний вид измерительной системы. 1 – речная сеть, 2 – метеостанции, 3 – почвенный датчик, 4 – измеряемые деревья.

Таблица 1. Основные характеристики деревьев

№ дерева	Высота, м	Обхват L , см	Диаметр на уровне груди DBH , см	Толщина коры и флоэмы B , см	Площадь сечения водопроводящей ткани S_q , см ²
400	20	138.4	44.1	0.80	1415
205	13	66.1	21.0	0.60	303
105	17	72.0	22.9	0.65	367
109	17	71.0	22.6	0.75	350

в противофазе с колебаниями температуры воздуха. Такую динамику можно связать с интенсивностью физиологического испарения, на которое, по некоторым оценкам, приходится до 80–90% суммарного [15, 19]. Следовательно, информации о транспирации может быть достаточно для первичной оценки суммарного испарения с поверхности водосбора.

К настоящему времени развитая методическая база позволяет с высоким временным разрешением измерять характеристики потоков влаги в ксилеме (ксилемный поток – “sap flow”) в стволах деревьев [10, 11, 13, 14, 18]. На ее основе созданы различные варианты измерительных приборов, в которых подаваемое тепло применяется в качестве трассера. Трассерный метод положен в основу большинства измерительных систем, а существенные различия – в математических средствах обработки получаемых сигналов [23, 25]. Даже относительно простые методы мониторинга теплового потока в стволе дерева [13] эффективны для оценки движения влаги и ее потребления деревом [24].

В России специальные исследования стволового сокодвижения для оценки транспирации не имеют систематического характера [1, 4, 5, 20], а их объем весьма мал. На Дальнем Востоке РФ дефицит таких наблюдений особенно заметен [16], хотя оценки физиологического испарения в речных бассейнах необходимы для уточнения компонентов приповерхностного влагооборота в условиях муссонного климата. С целью привлечения данных о стволовом сокодвижении для исследований водного баланса бассейнов и гидрологического моделирования с 2019 г. организован его инструментальный мониторинг [3] на малом экспериментальном бассейне в верховьях р. Уссури (Приморский край, РФ). Данные наблюдений в 2020 г. за транспортом влаги в четырех стволах пихты белокорой (*Abies nephrolepis*)

являются предметом анализа при исследовании процесса транспирации в типичных ландшафтах южной дальневосточной тайги.

В задачи исследования входили анализ основных факторов процесса транспорта влаги в стволах деревьев и адаптация модели множественной линейной регрессии для воспроизведения индивидуальных серий ксилемного расхода по метеорологическим данным. Успешное их решение позволит определить оптимальную структуру статистической модели транспирации, которая могла бы представлять основу методики оценки объемов транспирации с водосбора, а также блока испарения в составе гидрологических моделей.

ОБЪЕКТЫ И КОМПЛЕКС НАБЛЮДЕНИЙ

Инструментальный мониторинг стволового сокодвижения и метеорологических параметров выполнялся на водосборе руч. Березового с мая по октябрь 2020 г. (рис. 1а). Объекты исследования – четыре взрослых экземпляра пихты белокорой (*Abies nephrolepis*) (рис. 1в; табл. 1), произрастающих на пробной площади в средней части склона западной экспозиции с уклонами поверхности ~22° на высоте ~780 м абс. [7, 21]. Расстояние между деревьями 10–15 м. Видовой состав древесной растительности типичен для южной тайги и в основном представлен пихтой белокорой (*Abies nephrolepis*) ~32%, елью аянской (*Picea ajanensis*) ~22%, кедром корейским (*Pinus koraiensis*) ~10%, черемухой Максимовича (*Cerasus maximowiczii*) ~12% и другими менее распространенными видами. В верхний ярус лесного покрова на склонах выходят преимущественно пихта, ель, кедр, липа. Наибольшее распространение здесь получили горнолесные бурые почвы, отличающиеся высокой пористостью, каменистостью, влагопроницаемостью и выраженным промывным режимом.

Для мониторинга стволового сокодвижения применялась измерительная система “EMS81” (Брно, Чехия), принцип измерения которой основан на методе теплового баланса участка дерева (Tissue Heat Balance (НВ)) [11]. Основной принцип метода заключается в регистрации теплового потока, необходимого для поддержания постоянной разности температуры нагреваемого и не нагреваемого участков ствола в основной водопроводящей ткани – ксилеме, по которой происходит восходящее сокодвижение. Для этого на высоте ~1.3 м от поверхности земли в ствол дерева внедрялись три пластинчатых электрода на расстоянии 2 см друг от друга (параллельно), четвертый электрод (без нагрева) располагался на 10 см ниже (рис. 1б). Совместно с электродами устанавливались термопары из медно-константанового сплава. Работа системы контролировалась электронным блоком “Microset 8X”, также выполняющим роль накопителя данных. С интервалом 2 мин проводились измерения интенсивности стволового сокодвижения Q_{tree} (кг/ч), которые усреднялись и регистрировались каждые 10 мин. Параллельно с помощью дендрометров “DR26E” (“EMS”, Чехия) измерялся обхват дерева L (см) с временным разрешением 10 мин.

Наблюдения за количеством осадков X (мм), температурой T_a (°C) и влажностью H (%) воздуха, скоростью ветра vW (м/с), солнечной радиацией SR (ватт/км²) проводились с помощью трех автоматических метеостанций “WS-GP1” (“Delta-T”, Великобритания). Объемная влажность почвы SWC (доли) на глубине 10 и 20 см контролировалась с помощью двух зондов “SM-100” (“Spectrum”, США), а температура почвы ST_{15} (°C) на глубине 15 см – датчиком “LM 34/8” (“EMS”, Чехия). Все метеорологические характеристики измерялись с 10-минутным интервалом. Дефицит насыщения водяного пара VPD (кПа) рассчитывался стандартным методом с учетом измеренных температуры и относительной влажности воздуха [12].

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Основной принцип метода теплового баланса участка дерева ТНВ, разрабатываемого с 1973 г. [11], заключается в регистрации теплового потока в заболони при ее внутреннем на-

греве. Заболонь – внешняя, наиболее молодая часть ксилемы, по которой преимущественно происходит восходящее сокодвижение. Три стальных электрода, ограничивающих участок ствола, в котором проводится измерение потока, проводят в ксилему электрический ток. Пространство вокруг электродов нагревается, при этом часть энергии нагрева рассеивается в окружающую среду благодаря теплопроводности ткани, а остальная часть уносится ксилемным потоком.

Тепловой баланс участка дерева представляется выражением [11]

$$P = Q\Delta Tc_w + \Delta T\lambda, \quad (1)$$

где P – входной тепловой поток, Вт; Q – массовый расход потока влаги через сечение измерительного сектора, кг/с; ΔT – разность температуры между нагретым и не нагретым участками древесины, К; c_w – удельная теплоемкость воды, Дж/(кг К); λ – коэффициент тепловых потерь, Вт/К.

Удельный массовый расход влаги в рассматриваемом сечении на 1 см окружности ствола Q_w (кг/(с см)) выражается так:

$$Q_w = Q / l, \quad (2)$$

l – ширина участка нагрева ствола, см. Способ расчета Q_w основан на измерении теплового потока P , необходимого для поддержания заданной пользователем постоянной разности температуры ΔT , с учетом (1) и (2):

$$Q_w = \frac{P}{\Delta Tc_w l} - \frac{\lambda}{c_w}. \quad (3)$$

В настоящем эксперименте $l = 5.5$ см, $\Delta T = 1^\circ\text{K}$. Если принять плотность древесного сока равной плотности воды, то единицы измерения Q_w можно перевести в л/(с см), а полученные значения при необходимости пересчитать в соответствии с часовыми или суточными интервалами времени.

Для удобства представления данных и адекватного воспроизведения внутрисуточного хода сокодвижения используются единицы измерения с часовым шагом по времени. Тогда величина Q_w (л/(ч см)) представляет объем транспортируемой ксилемной влаги в литрах за 1 ч на 1 см окружности ствола. В специальной литературе ее

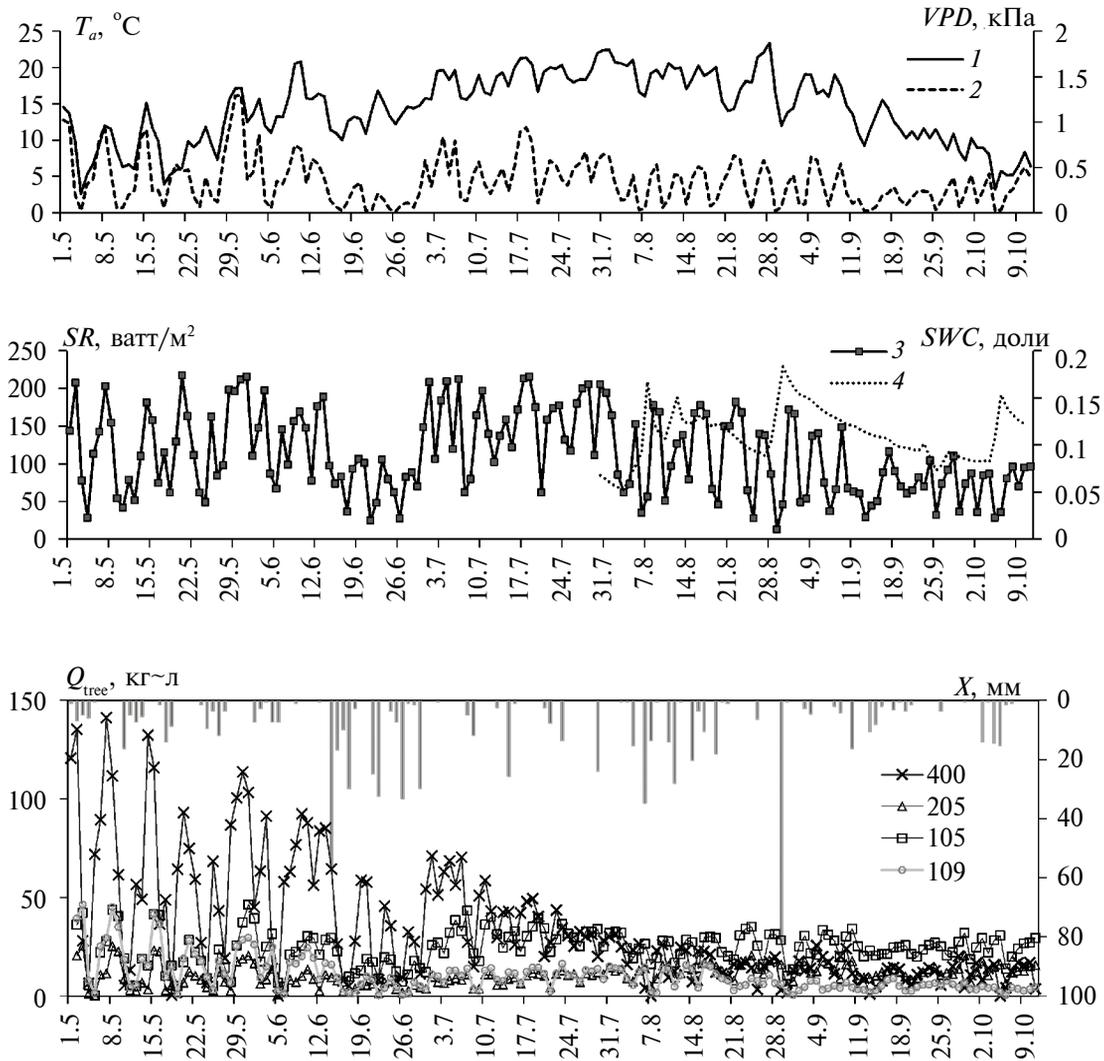


Рис. 2. Суточная динамика температуры воздуха T_a (1), дефицита насыщения водяного пара VPD (2), солнечной радиации SR (3), влажности почвы SWC (4), осадков X , ксилемных расходов Q_{tree} в стволах деревьев 400, 205, 105, 109.

принято называть интенсивностью сокодвижения [1]. Эта характеристика позволяет корректно сравнивать потоки между стволами разного диаметра.

Переход к оценке полного расхода ксилемного потока в сечении ствола Q_{tree} проводится по уравнению

$$Q_{tree} = Qw(L - 2\pi B), \quad (4)$$

где L – длина окружности ствола, см; B – суммарная толщина коры и флоэмы в месте измерения, см. За основную единицу измерения Q_{tree} с учетом сказанного выше примем (л/ч), можно также (л/с), (кг/с) и (кг/ч). Очевидно, что Q_{tree} представляет собой полный аналог гидрологической характеристики – расхода воды, а ствол

дерева – своеобразное русло, в выбранном контрольном сечении которого, например на уровне груди, возможна регистрация транспорта влаги. В дальнейшем расход ксилемного потока Q_{tree} для краткости будем называть ксилемным расходом.

Зная площадь сечения, где происходит сокодвижение, S_Q (см²), можно найти среднюю скорость потока влаги на участке ствола v (см/ч):

$$v = Q_{tree} / S_Q \times 10^3. \quad (5)$$

При анализе результатов измерений стволового сокодвижения следует учитывать два методических аспекта. Во-первых, хотя поток ксилемной влаги в стволе и поток транспирируемой влаги на листовых пластинках тесно связаны, их динамика

во времени не идентична. Процессы транспорта влаги внутри дерева обладают заметной инерцией, продолжают этим аналогию со временем добегающего и регулируемыми свойствами речного бассейна. В связи с этим при сравнении часовых колебаний интенсивности сокодвижения и транспирации их динамика существенно различается, а различия имеют сложный характер.

В частности, при прекращении транспирации в ночные часы сокодвижение, по-видимому, почти никогда не прекращается [4]. С учетом того, что расход воды на транспирацию у растений в зоне умеренного климата составляет в среднем 98–99.8% поглощенной корнями влаги, при интервалах времени >1 сут объем стволового сокодвижения может быть приравнен к объему транспирации в связи с замыканием водного баланса на всех этапах транспорта влаги от корневой системы до кроны.

Хотя большая часть подаваемого в ствол дерева тепла движется с ксилемным потоком, некоторая ее часть (второй член уравнения (3)) теряется за счет нагревания тканей дерева, окружающих сегмент измерения. Величина потерь хорошо заметна при анализе хода часовых измерений сокодвижения в утренние часы до поступления солнечной энергии и при насыщенной влагой атмосфере (после длительного дождя). Регистратор фиксирует положительные величины потока влаги Q_{tree} , которые являются фиктивными Q_{fic} . При расчете фактического ксилемного расхода выполняется срезка Q_{fic} путем его вычитания из измеренных Q_{tree} . Значение Q_{fic} принимается из совместного анализа 10-минутных значений Q_{tree} и метеоданных.

К преимуществам системы EMS относят нагревание достаточно большой площади ствола, что положительно влияет на точность измерений, и отсутствие необоснованных эмпирических параметров [26]. Согласно оценкам [17], метод надежен, апробирован на множестве видов деревьев. Опыт применения в России в ряде задач датчиков “sap-flow” системы EMS изложен в [1, 6, 20, 22, 27].

Для исследования полученных данных, взаимосвязи между переменными, для выявления

главствующих факторов, влияющих на сокодвижение, использовался метод главных компонент (МГК). Алгоритмы метода изложены в [8]. Для исследования предикторов, которые вносят наибольший вклад в вариацию исследуемой характеристики, использованы методы пошаговой регрессии и множественной линейной регрессии (МЛР). МЛР выступала как основное средство поиска адекватной эмпирической модели динамики Q_{tree} . Оценка качества модели проводилась с использованием следующих критериев: коэффициента детерминации R^2 , стандартной ошибки регрессии SE , ошибки дисперсии остатка $SS_{ост}$, коэффициентов корреляции r и Нэша–Сатклифа NS .

РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗМЕРЕНИЙ СТВОЛОВОГО СОКОДВИЖЕНИЯ

Подготовка данных

Восстановление пропущенных значений выполнено на основе анализа связей между соседними деревьями [3]. Пропуски в записях Q_{tree} отмечались у двух деревьев – 105 и 109 – преимущественно в мае. Общее их число составило 57 и 81 соответственно при длине выборки значений 10-минутного разрешения, равной 23709.

За величину срезки у каждого ствола Q_{fic} приняты осредненные измеренные расходы в интервале с 3 до 5 ч утра 5 мая после трехдневных дождей при минимальном VPD (0.0051 кПа), отрицательной температуре (-2.2°C) и влажности воздуха, равной 99%. Далее все выборки разрешением 10 мин преобразовывались в часовое и в суточное разрешение. Длина часовой выборки составила 3951 наблюдение, суточной – 165. Общий период наблюдений составил 30.04.2022–11.10.2022.

Измерения Q_{tree} суточного разрешения

Динамика влаги, транспортируемой по тканям ксилемы, и метеорологических параметров за вегетационный период с суточным разрешением представлена на рис. 2. Сезонный ход Q_{tree} отличался высокой вариабельностью и обусловлен метеорологическими условиями, но не абсолютно

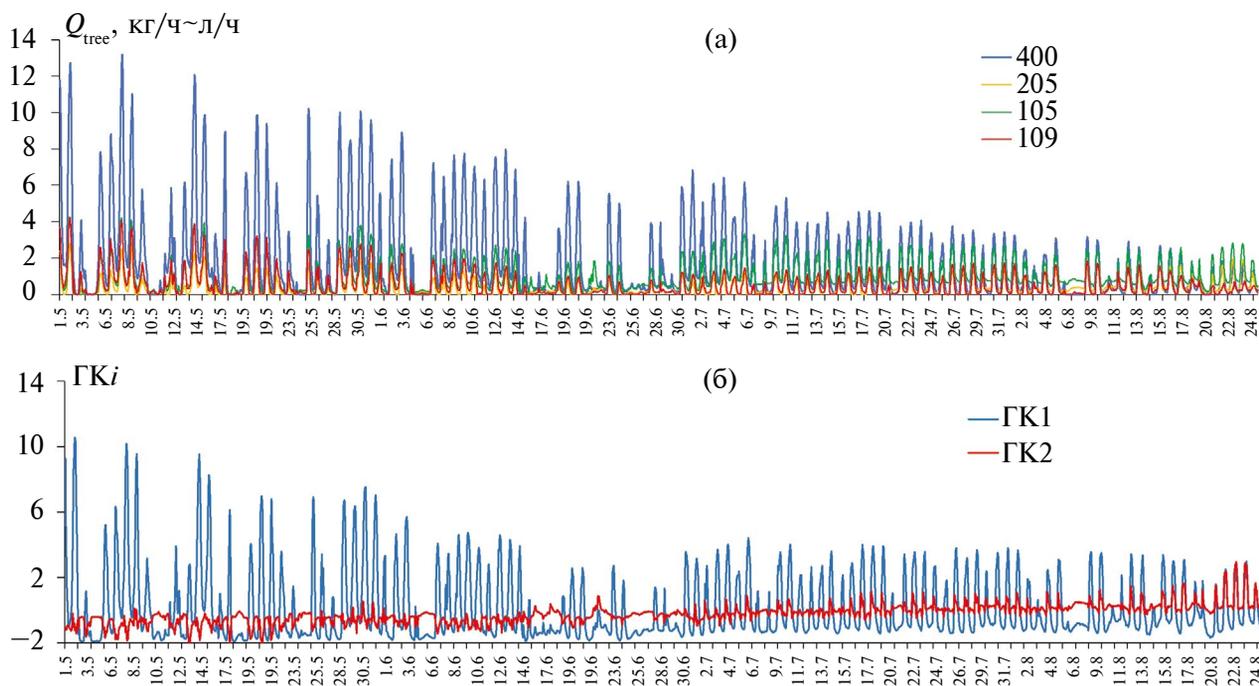


Рис. 3. Пример динамики часового разрешения: а – Q_{tree} , измеренные для деревьев 400, 205, 105, 109; б – ГК1 и ГК2 в МКГ-модели I.

синхронен для всех деревьев. Наиболее высокая синхронность отмечалась в парах деревьев 400–109 ($R^2 = 0.83$) и 205–105 ($R^2 = 0.65$). Это обусловлено физиологией этих деревьев, доступностью почвенной влаги, режимом освещения кроны.

Абсолютные значения Q_{tree} у разных деревьев существенно разные, а суточные значения различались в 3–5 раз, особенно это заметно в мае–июне. Взрослое дерево 400 с наибольшим обхватом ствола транспортировало гораздо больше воды, чем остальные деревья. Суммарный объем транспортированной им влаги за весь сезон составил 5620 л, превышая таковой для молодого дерева 109 в 3.3 раза. К концу июня происходил заметный спад сокодвижения одновременно с трендом снижения VPD , что было обусловлено продолжительной дождливой погодой. С июля по август на фоне повышенной температуры отмечались незначительная активизация транспортирующей способности и стабилизация в сентябре с последующим затуханием.

В суточных сериях наблюдений наиболее тесная связь между Q_{tree} и H выявлена для деревьев 400 и 109 ($R^2 = 0.69$ и 0.66 соответственно), для дерева 105 наилучшая связь отмечается между Q_{tree} и параметрами VPD и SR ($R^2 = 0.62$ и 0.50). Для дерева 205

относительно значимая связь проявлялась в парах $Q_{tree} - H$ и $Q_{tree} - VPD$ ($R^2 = 0.33$ и 0.35 соответственно).

Средние за год среднесуточные скорости ксилемного потока для дерева 400, обладающего наибольшим обхватом, составили 1 см/ч, для дерева 205 с наименьшим обхватом – 0.3 см/ч. Максимальная среднесуточная скорость для дерева 400 составила 4 см/ч.

Измерения Q_{tree} часового разрешения

При анализе серий Q_{tree} часового разрешения (рис. 3а) выявляются: устойчивый суточный цикл, выраженная синхронность между разными стволами, а также более тесные связи между Q_{tree} и метеорологическими параметрами по сравнению с данными суточного разрешения. Теснота связи R^2 в паре $Q_{400} - Q_{109}$ составила 0.85, $Q_{205} - Q_{105} = 0.81$, $Q_{400} - Q_{105} = 0.60$.

МКГ-АНАЛИЗ ДАННЫХ ЧАСОВОГО РАЗРЕШЕНИЯ

Декомпозиция матрицы серий Q_{tree} ($I \times J$) (I – число измерений, соответствующих развертке по времени, J – переменные, соответствующие количеству измеряемых деревьев) размерностью

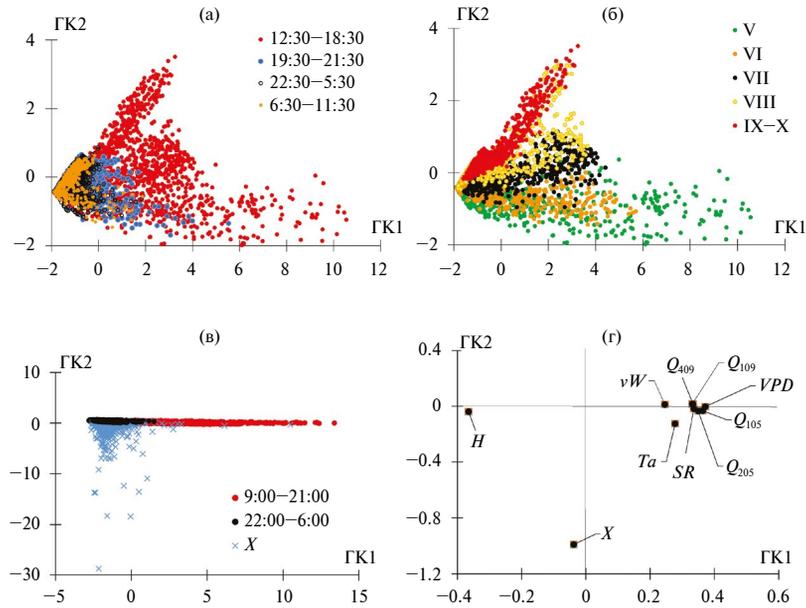


Рис. 4. Графики счетов ГК1–ГК2, демонстрирующие: а – внутрисуточные, б – сезонные изменения по МГК-модели I; в – внутрисуточные изменения по МГК-модели II; г – график нагрузок ГК1–ГК2 по МГК-модели II, демонстрирующий взаимосвязи между переменными. Точки соответствуют измерениям часового разрешения, арабские цифры – часовые диапазоны измерений, римские цифры – календарные месяцы, латинские буквы – исследуемые переменные, X на графике в – измерения во время атмосферных осадков.

3911×4 методом МГК позволяет построить надежную обобщенную МГК-модель (МГК-модель I), в которой сумма объясненной дисперсии GK1 и GK2 составляет 96% общего разброса данных, а отдельно GK1 – 84%.

График счетов ГК1–ГК2 (рис. 4а, 4б), представляющий собой проекции всех измерений в новой системе координат, демонстрирует наличие внутрисуточных и сезонных колебаний. GK1 отвечает за внутрисуточный цикл (рис. 4а): данные измерений, выполненных в дневные и вечерние часы, находятся преимущественно в области положительных значений по GK1, а ночные и утренние – в области отрицательных.

Результаты майских и июньских измерений образуют на графике наиболее вытянутый кластер по GK1, однако июньские данные измерений отличаются меньшим размахом колебаний. Измерения в июле–августе также образуют кластер, плотно примыкающий к предыдущему. Данные осенних наблюдений частично перекрывают кластер данных августа. На графике счетов ГК1–ГК2 (рис. 4б) подвыборки данных за

отдельные месяцы демонстрируют внутрисезонные изменения Q_{tree} .

Модельная динамика Q_{tree} , представленная GK1 (рис. 3б), воспроизводит суточную цикличность и сезонную тенденцию снижения амплитуд. Динамика GK2 также характеризуется суточной цикличностью, но с заметно меньшей амплитудой. Заметны некоторые особенности хода GK2: сдвиг суточного локального максимума на 2–3 ч ранее максимума по GK1; проявление двух локальных минимумов в утренние и вечерние часы; положительное смещение относительно GK1 в ночные часы, в дождливую и пасмурную погоду; отсутствие ночного минимума. Перечисленные особенности заметно проявляются в июле–августе в сухую и жаркую погоду.

Наличие тесных связей между GK1 и VPD в летние месяцы ($R^2 = 0.74–0.77$), ослабевающих в сентябре–октябре ($R^2 = 0.64$), позволяет утверждать, что ход GK1 отражает интегральную динамику транспирации всех деревьев и контролируется преимущественно внешними факторами среды. Можно предположить, что динамику GK2 (рис. 3б) определяет латентный фактор, ответ-

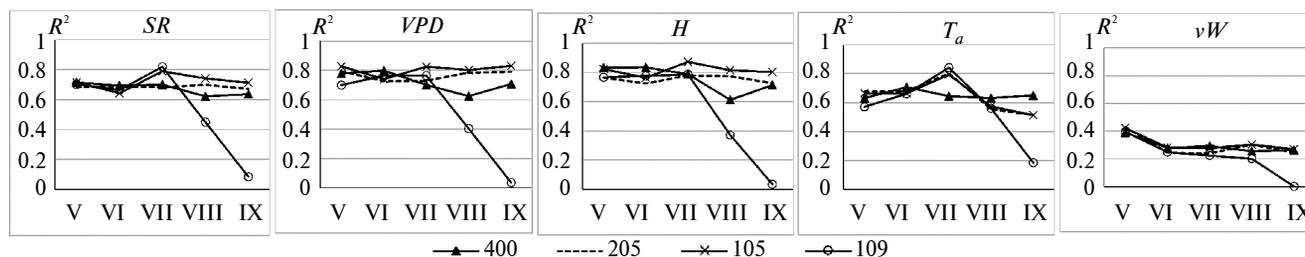


Рис. 5. Коэффициенты R^2 связей между Q_{tree} и метеорологическими параметрами. 400, 205, 105, 109 – номера деревьев.

ственный за передвижение влаги внутри дерева. Кроме того, динамике ГК2 присущ положительный сезонный тренд, в отличие от отрицательного сезонного тренда в ГК1 и в прямых измерениях. Совпадает направленность тренда в ГК2 и тренда динамики обхвата дерева, который к концу вегетационного периода увеличивается на 3–8 мм.

Полезным результатом МГК-анализа ксилемных расходов можно считать возможность получения более качественных регрессионных моделей для месячных подвыборок. Удовлетворительное качество МГК-модели в отношении измеренных Q_{tree} позволяет сделать предположение, что в перспективе ГК1 может представлять собой интегральную модель динамики сокодвижения исследуемого вида деревьев с адекватно воспроизводимыми цикличностью суточного хода и амплитудой сезонного затухания.

Проанализируем расположение данных в проекционном пространстве (МГК-модель II) и связи между переменными при МГК-разложении матрицы $(I \times J)$ (I представляет каждый момент измерения – образцы, J – переменные, включающие измеренные Q_{tree} и метеорологические факторы H, X, VPD, SR, T_a, vW) размерностью 3911×10 . Объясненная дисперсия суммы ГК1 и ГК2 достигает 74%. На графике счетов ГК1–ГК2 (рис. 4в) видно, что вся совокупность измерений по ГК1 делится на группы измерений, полученных в дневное время суток (отрицательные значения) и выполненных в ночное время, а также в пасмурные и дождливые дни (положительные значения). В целом по ГК1 переменные Q_{tree} положительно связаны с переменными VPD, SR, W, T_a и отрицательно коррелируют с H (рис. 4г). По ГК2 максимальная нагрузка приходится на переменную X . Это подчеркивает

нарушение цикличности внутрисуточного хода (отсутствие выраженного подъема утром и спада вечером). При включении в МГК-модель третьей главной компоненты – ГК3 – объясненная дисперсия суммы трех компонент достигает 83%, а максимальные нагрузки приходятся на переменные $T_a - |0.59|$ и $vW - |0.56|$, что указывает на значимость этих факторов в отдельных случаях.

ИНЕРЦИОННОСТЬ КОЛЕБАНИЙ КСИЛЕМНЫХ РАСХОДОВ

Внутрисуточная динамика колебаний Q_{tree} повторяет колебания измеренных метеорологических характеристик, но из-за инерционности процессов максимумы Q_{tree} запаздывают по времени, а характер связи между ними имеет вид петли гистерезиса. Для учета этого эффекта при дальнейшем моделировании был установлен сдвиг по времени между Q_{tree} и VPD, SR, T_a, H . Его анализ выполнялся по коэффициентам детерминации R^2 связей указанных пар характеристик без сдвижки метеорологических характеристик и со сдвижкой на 1 и 2 ч вперед. При сдвиге VPD, T_a и H на 1 ч и при сдвиге SR на 2 ч вперед теснота связи между Q_{tree} и указанными характеристиками максимальна.

Наиболее тесные корреляционные связи Q_{tree} с VPD, H, SR ($0.6 < R^2 < 0.85$) отмечаются у деревьев 400, 205, 105 на протяжении всего вегетационного сезона (рис. 5). Несколько слабее связь Q_{tree} с T_a ($R^2 < 0.7$), однако в августе у трех деревьев теснота связи растет, при этом R^2 достигает 0.80. Для всех деревьев для пары $Q_{tree} - vW$ R^2 связи достигал максимума (0.4) в мае.

Индивидуальность проявляет дерево 109: после июля теснота связи между Q_{400} и всеми метеорологическими характеристиками ослабевает.

Таблица 3. Оценки качества МЛР для месячных подвыборок Q_{tree}

Месяц	Предикторы	400		205		105		109	
		R^2	SE	R^2	SE	R^2	SE	R^2	SE
V	T_a, H	0.84	1.23	0.81	0.27	0.84	0.40	0.78	0.46
	T_a, H, vW, SR, VPD	0.87	1.11	0.85	0.23	0.88	0.34	0.84	0.39
VI	T_a, H	0.86	0.79	0.81	0.14	0.80	0.29	0.82	0.24
	T_a, H, vW, SR, VPD	0.86	0.79	0.83	0.14	0.80	0.29	0.82	0.21
VII	T_a, H	0.79	0.70	0.84	0.16	0.88	0.25	0.86	0.18
	T_a, H, vW, SR, VPD	0.82	0.64	0.86	0.15	0.89	0.25	0.88	0.16
VIII	T_a, H	0.75	0.38	0.80	0.19	0.84	0.25	0.51	0.28
	T_a, H, vW, SR, VPD, WSC	0.77	0.36	0.82	0.18	0.84	0.24	0.59	0.25
IX–X	T_a, H	0.78	0.23	0.79	0.18	0.80	0.20	0.26	0.12
	T_a, H, vW, SR, VPD, WSC	0.79	0.22	0.80	0.17	0.84	0.18	0.43	0.10

Вероятная причина этого – сочетание физиологических и морфологических особенностей (возраст дерева, строение корневой системы и кроны, площадь покрытия хвои) и некоторых внешних факторов среды (доступность влаги в корнеобитаемом слое, открытость поверхности хвои потокам прямой солнечной радиации и др.).

МОДЕЛИРОВАНИЕ ЧАСОВЫХ СЕРИЙ РАСХОДОВ СТВОЛОВОГО СОКОДВИЖЕНИЯ

При моделировании часовых серий Q_{tree} решались две задачи. Во-первых, необходимо эффективное воспроизведение динамики Q_{tree} каждого дерева по легко измеряемым метеорологическим и морфологическим параметрам. Это обеспечи-

Таблица 2. Оценки качества МЛР-аппроксимации Q_{tree} за весь период наблюдений

№ дерева	Предикторы	R^2	SE	$SS_{\text{ост}}$
400	H, vW, SR	0.66	1.15	5168
	H, vW, SR, G	0.73	1.02	4079
205	Ta, H, vW, SR, VPD	0.73	0.23	211
	H, vW, SR	0.70	0.25	236
	Ta, H, vW, SR, VPD, G	0.79	0.20	162
105	Ta, H, vW, SR, VPD	0.80	0.32	398
	H, vW, SR	0.75	0.36	504
	Ta, H, vW, SR, VPD, G	0.84	0.29	325
109	H, vW, SR	0.60	0.37	532
	H, vW, SR, G	0.65	0.35	475
ГК1	H	0.77	0.88	2998
	Ta, H	0.80	0.82	2599
	H, SR	0.80	0.82	2620
	H, VPD	0.79	0.83	2657
	H, vW	0.77	0.87	2935
	$Ta, H, GK1, G$	0.80	0.82	2592

вает получение качественных оценок транспирации для отдельных деревьев различного обхвата и возраста, что в дальнейшем может стать основой методики оценивания бассейновой транспирации. Во-вторых, подобная статистическая модель может быть использована в существующих моделях речного стока. Из общих соображений следует, что структура такой модели должна быть максимально простой, включать только значимые предикторы, иметь возможность калибровки параметров по соответствию измеренного и модельного гидрографа.

Результаты метода пошаговой регрессии при жестко заданных условиях ($p\text{-value} < \lambda = 0.01$) показывают, что для Q_{400} и Q_{109} значимые предикторы – H, vW, SR , а для Q_{205} и Q_{105} – VPD, H, T_a, vW, SR .

Для этих наборов предикторов выполнена адаптация модели МЛР по каждому дереву за весь период измерений. Ошибки в определении предикторов модели в большинстве случаев $\leq 26\%$ и находятся в пределах доверительного интервала 95%. Качество регрессии этих вариантов модели по R^2 удовлетворительное (табл. 2). Сокращение количества предикторов до трех в регрессии для деревьев 205 и 109 незначительно ухудшает качество моделирования (табл. 3). В отдельных случаях ошибки коэффициентов предиктора WV возрастают до 224% для дерева 105. Другие просчитанные варианты МЛР с набором из трех других предикторов (не представлены в табл. 3) имеют практически такие же оценки нормированного R^2 для дерева 205 – в диапазоне 0.70–0.73, для дерева 105 – 0.77–0.79.

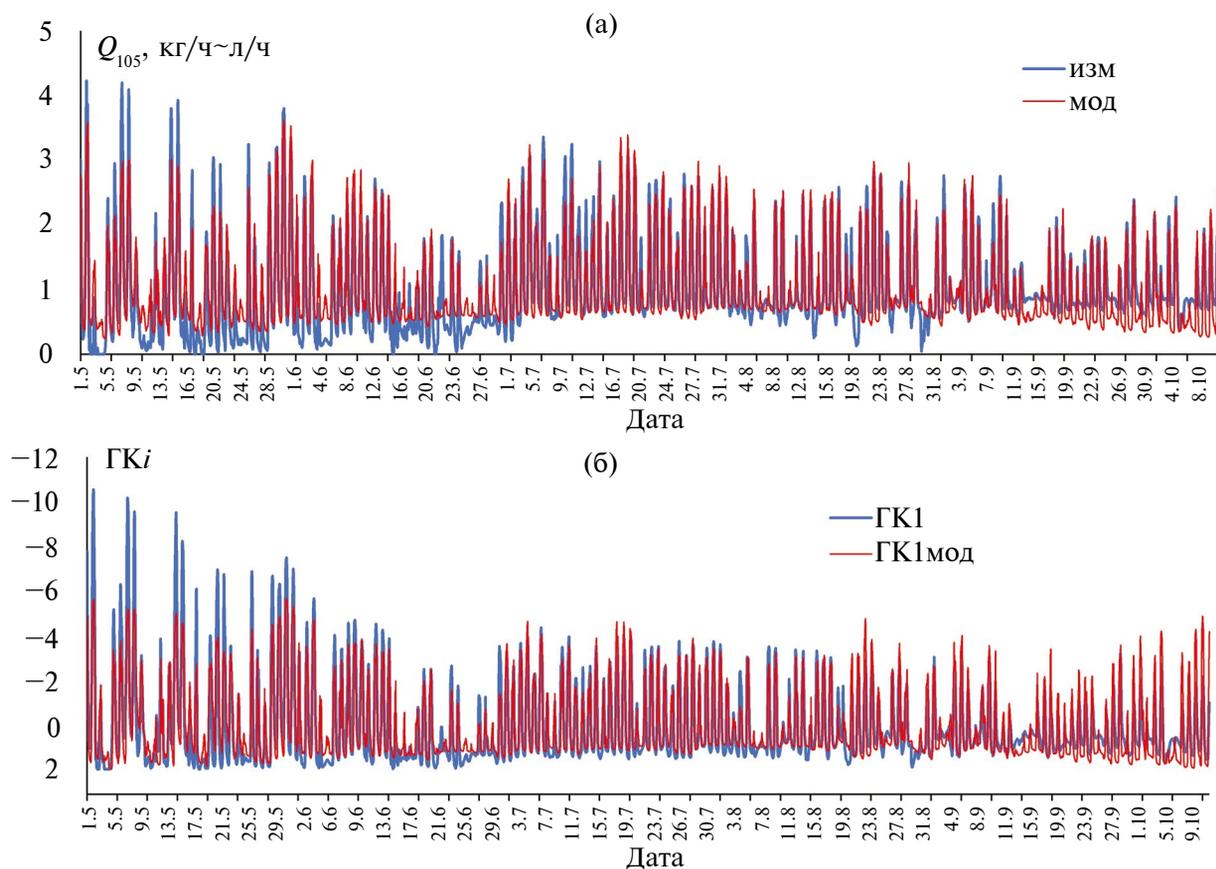


Рис. 6. Часовая динамика ксилемных расходов: а – Q_{105} , б – $GK1$ в МГК-модели I; изм – измеренный Q_{105} , мод – рассчитанный по МЛР (предикторы T_a, H, vW, SR, VPD), $GK1$ мод – рассчитанный по МЛР (предикторы T_a, H).

Все варианты приведенных моделей демонстрируют в целом хорошую способность описывать суточный цикл транспирации, но явно недооценивают суточные экстремумы, особенно в начале и в конце вегетационного периода. На рис. 6а приведен пример наилучшего варианта МЛР, где в качестве предикторов используется только метеорологическая информация.

Проверка качества моделирования с включением в набор предикторов параметра G (обхват ствола) показала, что оценки качества моделей существенно улучшаются (табл. 2). Поскольку G – индивидуальная морфологическая характеристика дерева, то это ограничивает применение данного предиктора в структуре модели для получения суммарных величин стволового сокодвигения (транспирации) со всего водосбора. Следует отметить, что при использовании всех измеряемых характеристик в качестве предикторов оценки качества моделей для каждого дерева улучшаются, но при этом ошибки коэффициен-

тов того или иного предиктора становятся значительными.

Поиск универсальной структуры регрессионной модели как для отдельных деревьев, так и для водосбора возможен на основе МГК-анализа. При достижении доли дисперсии $GK1 > 80-90\%$ в МГК-модели, построенной для совокупности серий наблюдений Q_{tree} одного вида деревьев и удовлетворительно описывающей динамику сокодвигения за вегетационный период, оставшиеся 10–20% дисперсии можно считать шумом, обусловленным разными факторами. Поскольку $GK1$ имеет достаточно высокий уровень объясненной дисперсии – 84%, то она может рассматриваться как модель сезонной динамики стволового сокодвигения, а в сочетании с регрессионным анализом можно оценить вклад отдельных независимых переменных в вариацию ксилемного расхода.

Недостатком МГК-модели можно считать масштабную неопределенность, присущую это-

Таблица 4. Параметры уравнения МЛР для прогноза Q_{tree} (a – свободный член; δ – стандартная ошибка, %; ДИ – доверительный интервал; “+” – попадание, “-” – непопадание в ДИ 5–95%)

Период, мес.	№ дерева	a	δ , %	ДИ	k_1 при T_a	δ , %	ДИ	k_2 при H	δ , %	ДИ
V–X	400	9.29	3	+	-0.0999	70	-	-0.0891	3	+
	205	1.38	4	+	0.0247	6	+	-0.0152	3	+
	105	2.47	3	+	0.0437	5	+	-0.0247	3	+
	109	2.38	4	+	0.00717	33	+	-0.0238	3	+
V	400	9.67	11	+	0.0560	59	-	-0.0973	10	+
	205	1.59	15	+	0.0199	38	+	-0.0179	12	+
	105	2.99	11	+	0.0325	33	+	-0.0315	10	+
	109	3.57	11	+	-0.00205	630	-	-0.0355	11	+
VI	400	4.87	23	+	0.209	15	+	-0.0662	12	+
	205	0.59	34	+	0.0384	15	+	-0.00967	16	+
	105	0.93	41	+	0.0823	13	+	-0.0145	19	+
	109	2.51	12	+	0.0116	73	-	-0.0258	9	+
VII	400	7.55	15	+	0.0194	133	-	-0.072	11	+
	205	1.26	18	+	0.0193	27	+	-0.0147	11	+
	105	2.95	14	+	0.0412	24	+	-0.0288	11	+
	109	0.16	165	-	0.0525	11	+	-0.00818	23	+
VIII	400	1.84	18	+	0.0768	9	+	-0.0286	8	+
	205	2.15	7	+	0.0166	21	+	-0.0214	5	+
	105	3.43	6	+	0.0238	18	+	-0.0315	5	+
	109	0.46	51	-	0.0456	11	+	-0.0104	16	+
IX–X	400	1.89	8	+	0.0301	13	+	-0.0196	7	+
	205	1.94	6	+	0.0198	14	+	-0.0186	5	+
	105	2.70	5	+	0.0230	16	+	-0.0219	6	+
	109	-0.14	54	-	0.0162	12	+	0.00134	49	+

Таблица 5. Оценки качества прогноза Q_{tree} по МЛР

№ дерева	Объем выборки	V–X 888/3021		V 144/582		VI 168/552		VII 144/600		VIII 168/624		IX–X 144/576	
		r	NS	r	NS	r	NS	r	NS	r	NS	r	NS
400	cal	0.83	0.69	0.92	0.84	0.92	0.85	0.90	0.81	0.89	0.79	0.87	0.79
	test	0.79	0.62	0.92	0.85	0.92	0.84	0.89	0.81	0.85	0.67	0.88	0.76
205	cal	0.87	0.75	0.92	0.82	0.90	0.82	0.94	0.99	0.90	0.80	0.93	0.86
	test	0.84	0.70	0.90	0.81	0.89	0.76	0.91	0.84	0.89	0.80	0.88	0.76
105	cal	0.91	0.82	0.93	0.87	0.90	0.82	0.95	0.93	0.92	0.85	0.91	0.82
	test	0.88	0.85	0.92	0.84	0.87	0.73	0.94	0.87	0.91	0.83	0.89	0.76
109	cal	0.79	0.63	0.88	0.77	0.91	0.82	0.94	0.86	0.79	0.88	0.57	0.33
	test	0.75	0.55	0.89	0.78	0.89	0.81	0.92	0.97	0.69	0.38	0.50	0.18

му классу формально-математических моделей и требующую ввода дополнительного параметра (константы) для получения решений для индивидуального дерева или водосбора в целом.

Проверка качества моделирования ГК1 на основе регрессионных уравнений, составленных для всего периода наблюдений с использованием метеопараметров в качестве предикторов,

показала, что при любом их наборе оценки достаточно близки (табл. 3). Поскольку характеристики T_a и H можно наиболее легко и надежно измерить, они могут быть использованы в качестве базового набора предикторов для модели.

Сопоставление динамики ГК1 с модельными значениями Q_{tree} , полученными по соответствующим регрессионным уравнениям (рис. 6),

показывает, что для вегетационного периода качество моделирования удовлетворительное, однако тенденция снижения амплитуды расходов к концу периода вегетации воспроизводится недостаточно хорошо. Суточные максимумы ксилемных расходов весной, в период интенсивного сокодвигания, занижены, а низкие расходы, как правило, несколько завышены. Из этого следует, что для получения наиболее адекватной регрессионной модели полной серии измерений Q_{tree} необходимо включение параметра, который бы учитывал сезонный физиологический цикл.

При анализе регрессионных зависимостей, построенных для отдельного месяца по отдельным деревьям, в качестве базовых предикторов исследовались два набора — T_a , H и стандартный набор из пяти предикторов (дополнительно SWC в августе и в сентябре). Как показывают оценки моделей (табл. 3), качество аппроксимации Q_{tree} для деревьев 205 и 105 очень хорошее ($R^2 > 0.8$), незначительно хуже у дерева 400 и неудовлетворительное в августе–сентябре для дерева 109 ($R^2 < 0.6$). Варианты с пятью предикторами практически не улучшают аппроксимацию, поэтому в структуру прогностической модели vW , SR , VPD не включаются.

ПРОВЕРКА МОДЕЛЕЙ

Набор предикторов прогностической модели МЛР включает T_a , H . Период наблюдений (с мая по октябрь и по отдельным месяцам) случайным образом был разбит на калибровочную (cal) и проверочную ($test$) выборки, при этом калибровочная выборка включает дни с разнообразными погодными условиями. С использованием регрессионных уравнений вида $Q_{\text{tree}} = a + k_1 T_a + k_2 H$ и установленных по калибровочной выборке оценок их параметров (табл. 4) моделировались серии значений Q_{tree} по проверочным выборкам. Качество аппроксимации по r и NS приведено в табл. 5.

Для деревьев 205 и 105 коэффициенты параметров уравнения надежны, их оценки попадают в доверительный интервал с вероятностью 5–95%, стандартные ошибки $\leq 50\%$. Для дерева 400 ошибки в определении коэффициента параметра T_a в мае и июле достигают 60 и 133% со-

ответственно. Для дерева 109 систематически возникают большие ошибки в определении коэффициентов параметра T_a и a , их оценки выходят за пределы доверительного интервала, что в итоге может привести к неудовлетворительному результату в проверке.

Качество модели по $test$ -выборке для деревьев 205 и 105 высокое, r между измеренными и модельными сериями — 0.8–0.9, коэффициент NS — 0.70–0.89. Для дерева 400 качество аппроксимации по регрессионной модели как для отдельных месяцев, так и для всего периода также хорошее. Для дерева 109 надежную модель для августа и сентября–октября получить не удалось, в остальные месяцы качество моделей сопоставимо с качеством моделей других деревьев: r — в диапазоне 0.89–0.92, а $NS > 0.7$.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты инструментальных измерений ксилемного расхода, выполненных в четырех экземплярах пихты белокорой (*Abies nephrolepis*) в 2020 г. в типичных ландшафтах южной дальневосточной тайги, показали, что объем транспортируемого потока влаги за вегетационный период в зависимости от диаметра дерева составляет от 1720 до 5620 л, а средние за сезон суточные скорости сокодвигания в ксилеме — от 0.3 до 1.0 см/ч. В часовой динамике Q_{tree} наблюдается выраженный суточный ритм, при этом амплитуда суточных колебаний снижается от мая к октябрю. В целом, между исследованными деревьями отмечается согласованность динамики стволового сокодвигания, но есть и различия, обусловленные такими их индивидуальными особенностями, как возраст дерева, строение корневой системы и кроны, площадь покрытия хвои.

МГК-анализ показал возможность использования ГК1 (проекции измерений по всем изученным экземплярам) для моделирования общей динамики расходов стволового сокодвигания при достижении суммарной объясненной дисперсии 84% общего разброса данных. Результаты МГК-анализа демонстрируют, что наибольшее влияние на величину Q_{tree} оказывают влажность воздуха, дефицит насыщения водяного пара, солнечная радиация, температура воздуха, ко-

торые образуют тесные расчетные зависимости и могут быть использованы для построения регрессионной модели.

Для снижения эффекта гистерезиса, возникающего из-за инерционности процесса стволового сокодвижения по отношению к метеорологическим процессам, выявлен оптимальный временной сдвиг измерений метеорологических характеристик. Для влажности и температуры воздуха, а также дефицита насыщения водяного пара такой сдвиг составляет 1 ч вперед, для солнечной радиации – 2 ч вперед.

Выполнено моделирование динамики сокодвижения на основе линейных регрессионных зависимостей с различным набором предикторов. Оценка их качества показала, что оптимальная структура модели включает в себя два предиктора – влажность и температуру воздуха. По калибровочным выборкам для каждого дерева установлены эмпирические коэффициенты регрессионных уравнений. Результаты проверки по достаточно длинным тестируемым выборкам показали, что для периода с мая по октябрь модельные серии значений Q_{tree} для трех экспериментальных деревьев из четырех достаточно близки к измеренным: $r = 0.79-0.88$, $NS = 0.62-0.85$. Для месячных выборок для всех деревьев в большинстве случаев получен высокий результат: $r = 0.87-0.94$, $NS = 0.73-0.97$. Наблюдается снижение качества расчетов к концу вегетационного периода.

Авторы выражают благодарность А. В. Рубцову (Сибирский федеральный университет, Красноярск) за помощь в организации наблюдений за стволовым сокодвижением и ценные обсуждения по проблеме исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бенькова А.В., Рубцов А.В., Бенькова В.Е., Шапкин А.В. Сезонная динамика сокодвижения у деревьев *Larix sibirica* в Красноярской лесостепи // Журн. сибирского фед. ун-та. Сер. Биол. 2019. № 12. С. 32–47.
2. Гарцман Б.И., Шамов В.В., Третьяков А.С. Система воднобалансовых моделей малого речного бассейна // Геогр. и природ. ресурсы. 1993. № 3. С. 27–36.
3. Губарева Т.С., Лунаков С.Ю., Гарцман Б.И., Шамов В.В. и др. Возможности оценивания бассейновой транспирации на основе измерения стволового сокодвижения: постановка задачи // Гидросфера. Опасные проц. и явления. 2019. Т. 1. № 4. С. 504–532.
4. Кайбийяйнен Л.К. Экофизиология водного режима сосны и сосновых древостоев: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ, 1990. 45 с.
5. Кайбийяйнен Л.К., Сазонова Т.А., Тихов П.В. Транспирационные потоки в ксилеме и динамика потребления влаги // Лесоведение. 1981. № 2. С. 27–34.
6. Лунаков С.Ю., Губарева Т.С., Шамов В.В. и др. Возможности использования данных о стволовом сокодвижении в гидрологическом моделировании // Тихоокеан. география. 2021. Т. 2. № 6. С. 54–64.
7. Омелько А.М., Ухваткина О.Н. Особенности ГАР-динамики в хвойно-широколиственном лесу южного Сихотэ-Алиня // Растительный мир азиатской России: Вест. центр. сибирского ботанического сада СО РАН. 2012. Т. 1. № 9. С. 106–113.
8. Померанцев А.Л. Хемометрика в Excel. Учебное пособие. Томск.: Изд-во Томского политех. ун-та, 2014. 435 с.
9. Шамов В.В. Влагооборот на суше: системно-методологический и физико-геометрический анализ. Владивосток: Дальнаука, 2006. 172 с.
10. Burgess S.S., Adams M.A., Turner N.C. et al. An improved heat pulse method to measure low and reverse rates of sap flow in woody plants // Tree Physiol. 2001. V. 21. P. 589–598.
11. Čermak J., Kučera J., Nadezhdina N. Sap flow measurements with some thermodynamic methods, flow integration within trees and scaling up from sample trees to entire forest stands // Trees. 2004. № 8. P. 529–546.
12. Goff J.A., Grath S. Low-pressure properties of water from –160 to 212 F // Transactions Am. Soc. Heating Ventilating Engineering. 1946. V. 52. P. 95–122.
13. Granier A. Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres // Annales des Sci. Forestières. 1985. V. 42. P. 193–200.
14. Green S.R., Clothier B.E., Jardine B. Theory and practical application of heat-pulse to measure sap flow // Agron. J. 2003. V. 95. P. 1371–1379.
15. Jasechko S., Sharp Z.D., Gibson J.J. et al. Terrestrial water fluxes dominated by transpiration // Nature. 2013. V. 496. № 445. P. 347–350.
16. Lopez M.L.C., Shiota T., Iwahana G., Maximov T.C. et al. Effect of increased rainfall on water dynamics of

- larch (*Larix cajanderi*) forest in permafrost regions, Russia: an irrigation experiment // *J. Forest Res.* 2010. V. 15. № 6. P. 365–373.
17. *Lundblad M., Lagergren F., Lindroth A.* Evaluation of heat balance and heat dissipation methods for sapflow measurements in pine and spruce // *Ann. For. Sci.* 2001. V. 58. P. 625–38.
18. *Marshall D.C.* Measurement of sap flow in conifers by heat transport // *Plant Physiol.* 1958. V. 33. P. 385–396.
19. *Miralles D.G., Gash J.H., Holmes T.R.H. et al.* Global canopy interception from satellite observations // *J. Geophys. Res.* 2010. V. 115. D16122.
20. *Oltchev A., Čermak J., Nadezhdina N. et al.* Transpiration of a mixed spruce-aspens-birch forest at the Valday Hills in Russia // *Boreal Environ. Res.* 2002. V. 7. P. 389–397.
21. *Omelko A., Ukhvatkina O., Zhmerenetsky A. et al.* From young to adult trees: How spatial patterns of plants with different life strategies change during age development in an old-growth Korean pine-broadleaved forest // *Forest Ecol. Manag.* 2018. V. 411. P. 46–66.
22. *Rubtsov A., Arzac A., Knorre A.A., Shashkin A.V., Benkova V.E., Vaganov E.A.* Stem growth and stem sap flow measurements of three conifer trees species in Siberia // *IOP Conf. Ser. Earth and Environmental Science.* 2020. Ser. 611. P. 012028.
23. *Smith D.M., Allen S.J.* Measurement of sap flow in plant stems // *J. Experimental Botany.* 1996. V. 47. № 12. P. 1833–1844.
24. *Sugiura H., Sakamoto D., Sugiura T., Asakura T., Moriguchi T.* Sap Flow Measurement in Japanese Pear Using the Granier Method // *J. Agricultural Meteorol.* 2009. V. 65. № 1. P. 83–88.
25. *Swanson R.H.* Significant historical developments in thermal methods for measuring sap flow in trees // *Agricultural and Forest Meteorol.* 1994. V. 72. № 1–2. P. 113–132.
26. *Tatarinov F., Kučera J., Cienciala E.* The analysis of physical background of tree sap flow measurement based on thermal methods // *Meas. Sci. Technol.* 2005. V. 16. P. 1157–1169.
27. *Urban J., Rubtsov A., Urban A. et al.* Canopy transpiration of a *Larix sibirica* and *Pinus sylvestris* forest in Central Siberia // *Agricul. and Forest Meteorol.* 2019. V. 271. P. 64–72.