

БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ, ЭКОЛОГИЯ

Оригинальная научная статья

УДК 504.064

https://doi.org/10.26897/2949-4710-2025-3-4-1-03



Экофизиологическая оценка и моделирование продуктивности *Acer negundo* и *Larix sibirica* в урбанизированной среде Москвы

Андрей Владимирович Барсук, Иван Андреевич Серегин,
Никита Александрович Александров, Александр Анатольевич Ткачев,
Алексей Михайлович Ярославцев

Российский государственный аграрный университет –
МСХА имени К.А. Тимирязева, Москва, Россия

Автор, ответственный за переписку: Никита Александрович Александров,
alexandrov_na@rgau-msha.ru

Аннотация

Точная оценка роли городских насаждений в углеродном цикле ограничена неприменимостью стандартных лесных моделей (например, 3-PG) к условиям мегаполиса. Основная причина погрешностей – неопределенность связи между фотосинтезом (GPP) и реальным ростом биомассы (NPP) при антропогенном стрессе. Данное исследование направлено на верификацию гипотезы Варинга о константности отношения NPP/GPP (в диапазоне 0.47 ± 0.04) для урбанизированной среды. Подтверждение стабильности этого коэффициента позволит упростить моделирование углеродного баланса без сложных прямых измерений. Работа проведена на примере Москвы с использованием видов с контрастными стратегиями: устойчивой аборигенной лиственницы, *Larix sibirica* и агрессивного инвазивного клена, *Acer negundo*. Сравнительный анализ их продуктивности позволит откалибровать региональные модели и оценить вклад инвазивных видов в экосистемные услуги города.

Ключевые слова

Углеродный цикл города, отношение NPP/GPP, экосистемные услуги, лиственница сибирская, клен ясенелистный

Для цитирования

Барсук А.В., Серегин И.А., Александров Н.А. и др. Экофизиологическая оценка и моделирование продуктивности *Acer negundo* и *Larix sibirica* в урбанизированной среде Москвы. *Тимирязевский биологический журнал*. 2025;3(4):103. https://doi.org/10.26897/2949-4710-2025-3-4-1-03

BIOLOGICAL RESOURCES, ECOLOGY

Research article

https://doi.org/10.26897/2949-4710-2025-3-4-1-03



Ecophysiological assessment and productivity modeling of *Acer negundo* and *Larix sibirica* in the urban environment of Moscow

Andrey V. Barsuk, Ivan A. Seregin, Nikita A. Aleksandrov,
Aleksandr A. Tkachev, Alexey M. Yaroslavtsev

Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy,
Moscow, Russia

Corresponding author: Nikita A. Aleksandrov, alexandrov_na@rgau-msha.ru

Abstract

Accurate assessment of the role of urban vegetation in the carbon cycle is limited by the inapplicability of standard forest models (e.g., 3-PG) to the conditions of a megacity. The primary source of error stems from the uncertainty in the relationship between gross primary production (GPP) and net primary production (NPP) under anthropogenic stress. This study aims to verify Waring's hypothesis regarding the constancy of the NPP/GPP ratio (approximately 0.47 ± 0.04) in urban

environments. Confirming the stability of this ratio could simplify carbon balance modeling without requiring complex direct measurements. The study was conducted in Moscow, utilizing species with contrasting strategies: the resilient native Siberian larch, *Larix sibirica*, and the aggressive invasive box elder, *Acer negundo*. A comparative analysis of their productivity will facilitate the calibration of regional models and assess the contribution of invasive species to urban ecosystem services.

Keywords

Urban carbon cycle, NPP/GPP ratio, ecosystem services, *Larix sibirica*, *Acer negundo*

For citation

Barsuk A.V., Seregin I.A., Aleksandrov N.A. et al. Ecophysiological assessment and productivity modeling of *Acer negundo* and *Larix sibirica* in the urban environment of Moscow. *Timiryazev Biological Journal*. 2025;3(4):103. https://doi.org/10.26897/2949-4710-2025-3-4-1-03

Введение

Introduction

В условиях глобальной урбанизации и климатических изменений точная оценка роли зеленых насаждений в углеродном цикле мегаполисов приобретает критическую значимость. Городские леса и фрагментированные зеленые насаждения рассматриваются как важный инструмент декарбонизации и смягчения эффекта «теплого острова» и улучшения качества воздуха [1, 2]. Однако несмотря на высокий интерес к экосистемным услугам городской растительности, количественная оценка их поглотительной способности сопряжена с высокой степенью неопределенности. Существующие процессные модели продуктивности – такие, как 3-PG [2], Biome-BGC [3] или FOREST-BGC [4], были разработаны и откалиброваны для сомкнутых лесных фитоценозов. При их экстраполяции на отдельно стоящие городские деревья, испытывающие специфический комплекс стресс-факторов (уплотнение почвы, экранирование радиации зданиями, атмосферное загрязнение), возникают существенные погрешности. Ключевой методологической проблемой остается верификация связи между мгновенными показателями физиологической активности (газообмен на уровне листа, валовая первичная продуктивность – GPP) и интегральным накоплением биомассы (чистая первичная продуктивность – NPP). Согласно классической гипотезе Варинга [5] отношение NPP/GPP является консервативным параметром для большинства древесных видов и варьирует в узком диапазоне 0.47 ± 0.04 . Подтверждение стабильности этого соотношения для урбанизированной среды имело бы фундаментальное значение, позволяя упростить моделирование углеродного баланса без дорогостоящих прямых измерений дыхания. Однако вопрос о применимости «лесных» коэффициентов к деревьям, произрастающим в условиях сильного антропогенного прессинга, остается открытым. Особый интерес представляет сравнительный анализ видов с контрастными экологическими стратегиями. В условиях Москвы в качестве таких модельных объектов выступают лиственница сибирская, *Larix*

sibirica Ledeb., хвойный вид с высокой устойчивостью, и клен ясенелистный, *Acer negundo* L., – инвазивный вид североамериканского происхождения, характеризующийся высокой скоростью роста и агрессивным захватом городских ниш.

Цель настоящего исследования – моделирование валовой первичной продуктивности (GPP) на основе параметров световых кривых фотосинтеза и ее верификация через дендрохронологическую оценку чистой продукции (NPP) для *L. sibirica* и *A. negundo* в условиях Москвы. В работе проверяется гипотеза о применимости классического коэффициента Варинга для оценки углеродного депонирования молодыми и зрелыми деревьями в условиях городской среды, а также анализируется необходимость введения поправочных коэффициентов для инвазивных широколиственных видов.

Методика исследований

Research methods

Исследования проводились в вегетационный сезон 2024 г. на территории участка озеленения перед корпусом 29 РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (рис. 1). Климат района характеризуется как умеренно-континентальный с выраженными чертами мезоклимата мегаполиса. В качестве объекта исследований выступали модельные деревья *L. sibirica* (3 экз., возраст – 40-50 лет) и *A. negundo* (2 экз., возраст – 15-20 лет). Выбор данных экземпляров обусловлен их доминированием в структуре озеленения кампуса и доступностью кроны: ветви среднего яруса выходят на уровень крыши учебного корпуса, что обеспечило возможность высокоточных газометрических измерений *in situ* без повреждения растений.

Протокол газометрических измерений и моделирование GPP. Регистрация параметров газообмена ($\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$) проводилась с использованием портативной системы анализа фотосинтеза LI-COR6400XT (LI-COR Biosciences, Lincoln, NE, USA). Измерения выполнялись с периодичностью 14 дней в период активной вегетации (июнь-сентябрь), в диапазоне времени с 10:00 до 16:00. Были получены данные по трем лиственницам



Рисунок 1. Картограмма расположения исследуемых обследованных лиственниц сибирских (v) и кленов ясенелистных (x).

Figure 1. Location of the studied *Larix sibirica* trees (ticks) and *Acer negundo* trees (crosses) on the map.

и двум кленам, представленные 120 повторностями за 6 дней измерений; для каждого из 5 исследуемых деревьев было произведено 24 повторных измерения. Для сохранения экологической валидности данных условия в листовой камере не стабилизировались искусственно: концентрация CO_2 соответствовала текущему атмосферному фону (390-410 мкмоль/моль), температура и влажность воздуха в кювете варьировали синхронно с окружающей средой. Регистрация плотности потока фотосинтетически активной радиации (ФАР) осуществлялась интегрированным квантовым датчиком (спектральный диапазон – 400-700 нм).

Для построения кривых светового отклика (Light Response Curves) использовался градиент ФАР от 0 до 2000 мкмоль \cdot м $^{-2}$ с $^{-1}$. Аппроксимация зависимости скорости нетто-фотосинтеза (P_n) от освещенности (I) выполнялась по модели непрямоугольной гиперболы Маршалла-Биско [6]:

$$\theta P_n^2 - (P_{\max} + \alpha I - \theta R_d) \cdot P_n + \alpha I \cdot (P_{\max} - (1 - \theta) \cdot R_d) - R_d P_{\max} = 0,$$

где P_{\max} – максимальная скорость фотосинтеза при насыщении светом; α – квантовый выход фотосинтеза (начальный наклон кривой); R_d – темновое дыхание; θ – коэффициент кривизны. Параметризация модели выполнялась в среде R (пакет photosynthesis) с использованием нелинейной регрессии.

Расчет сезонной валовой продуктивности (GPP, кг С/год) производился путем интеграции мгновенных скоростей фотосинтеза, экстраполированных на общую площадь ассимиляционной поверхности ($S_{\text{лист}}$). Площадь листьев рассчитывалась на основе проекции кроны и индекса листовой поверхности (LAI), полученного оптическим методом с помощью анализатора кроны LICOR LI2200, 5.0 для лиственницы и 2.5 для клена.

Для оценки чистой первичной продуктивности (NPP) использован метод ретроспективного анализа радиального прироста. Отбор кернов древесины производился возрастным буровом на высоте

1.3 м (DBH) с северной и южной сторон ствола. Обработка кернов включала в себя сушку, фиксацию на подложке, шлифовку абразивами разной зернистости и контрастирование годичных колец согласно дендрохронологическому руководству [7]. Ширина годичных колец (TRW) измерялась по цифровым изображениям кернов (сканирование с разрешением 1200 dpi) с использованием программного обеспечения Fiji (ImageJ). Пересчет радиального прироста в прирост биомассы осуществлялся с использованием аллометрических уравнений. Объем ствола (V) рассчитывался как $V = 0.42 \cdot BA \cdot H$, где BA – площадь сечения ствола, м 2 ; H – высота дерева, м. Высота определялась высотомером на основе тригонометрического принципа. Запасы углерода (C_{stock}) и их годовой прирост ($\Delta C \approx \text{NPP}$) рассчитывались по методике МГЭИК [8] с использованием региональных конверсионных коэффициентов (BCEF) и соотношения надземной/подземной биомассы (R_s) согласно работе Шепашенко 2018 г. [9].

Для верификации данных по *A. negundo* дополнительно рассчитывался скорректированный показатель NPP_{cor} с применением повышающего коэффициента 1.5, предложенного в работе Ву 2022 г. [10] для учета специфической аллометрии городских деревьев (уменьшенная плотность древесины при увеличенном объеме ветвей).

Анализ данных, построение моделей и визуализация выполнены в программной среде R (v. 4.2.1) с использованием библиотек dplyr для манипуляции данными и ggplot2 для графического представления.

Результаты и их обсуждение

Results and discussion

Для оценки зависимости первичной продуктивно от ФАР в данной работе использовалась непрямоугольная гиперболическая модель световых реакций Маршалла-Биско, описывающая

реакцию C_3 -растений на наличие достаточного для активации процесса фотосинтеза уровня света.

Использование модели Маршала-Биско в программной среде R позволило получить ряд графиков, демонстрирующих модель зависимости интенсивности фотосинтеза от ФАР на уровне отдельных листьев исследованных деревьев (рис. 2).

Данные рисунка 2 демонстрирует графическую реализацию параметров, обсуждение которых представлено выше. Из рисунка следует четкое разделение экологических ниш. Графики для *A. negundo* (красные линии) показывают крутой начальный подъем и выход на высокое плато при значениях ФАР > 1000 $\mu\text{моль м}^{-2}\text{с}^{-1}$. Клен ведет себя как типичный гелиофит, способный утилизировать потоки высокой радиации без признаков фотоингибирования (снижения фотосинтеза при избытке света). Это объясняет его успешность на открытых, нагретых солнцем городских пространствах. Кривые для *L. sibirica* (синие линии) – более пологие и выходят на плато значительно раньше (при 600-800 $\mu\text{моль м}^{-2}\text{с}^{-1}$). Низкий уровень насыщения означает, что в полдень, при ярком солнце, лиственница физиологически не может использовать весь доступный свет, вероятно, включая механизмы нефотохимического тушения для защиты фотосистем.

Разница в амплитуде фотосинтеза объясняет, почему клен накапливает биомассу быстрее, но также указывает на его большую потребность в ресурсах (вода, нутриенты) для поддержания такой активной «фабрики».

Математическая обработка в R позволила не только провести оптимальную аппроксимацию данных моделью Маршалла-Биско, но и получить параметры модели, представленные в таблице 1.

Максимальная скорость фотосинтеза (P_{max}) у *A. negundo* значения (8.8-13.1 $\mu\text{моль м}^{-2}\text{с}^{-1}$) в 2-3 раза превышают таковые у *L. sibirica* (3.3-4.3 $\mu\text{моль м}^{-2}\text{с}^{-1}$). Это свидетельствует о высокой потенциальной ассимиляционной емкости клена, характерной для видов-эксплерентов (r-стратегов), способных быстро захватывать ресурсы. Лиственница, как хвойный вид, демонстрирует более консервативную стратегию. Значения квантового выхода α для клена (0.016-0.019) также выше, чем у лиственницы (0.006-0.013). Это означает, что фотосинтетический аппарат клена более эффективно работает в условиях низкой освещенности (например, в утренние часы или в пасмурную погоду), быстрее запускает процесс ассимиляции. При этом у лиственницы значительно выше (0.84-0.87) по сравнению с кленом (0.25-0.34) параметр θ . Высокая выпуклость кривой у лиственницы указывает на то, что переход от лимитирования светом к насыщению происходит очень резко, что типично для хвой с ее специфической геометрией и самозатенением в пучках.

Для верификации полученных параметров моделей были построены временные ряды интенсивности фотосинтеза на уровне листа, предсказанные по временным рядам ФАР, полученным на ближайшем поле со станции турбулентных пульсаций (рис. 3).

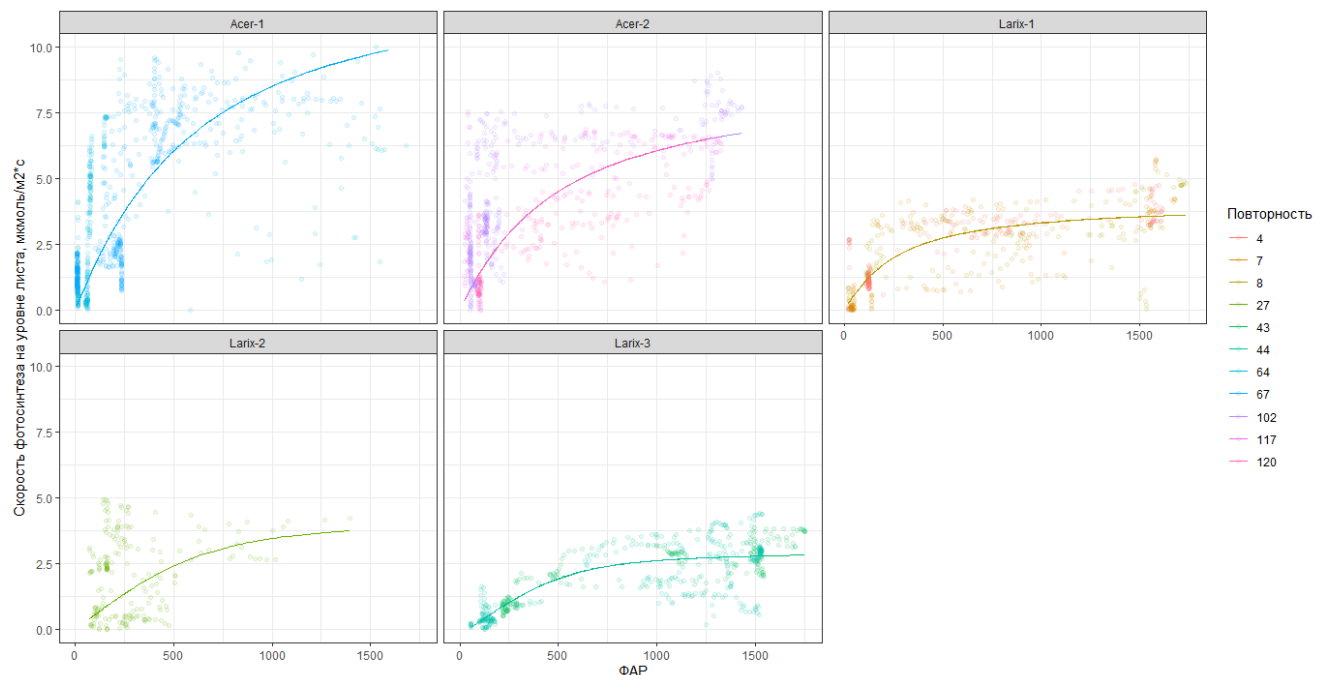


Рисунок 2. Зависимость скорости нетто-фотосинтеза (P_n) от плотности потока фотосинтетически активной радиации (ФАР) для исследуемых видов, аппроксимированная по модели Маршалла-Биско.

Figure 2. Dependence of net photosynthetic rate (P_n) on the photosynthetically active radiation (PAR) for the studied species, approximated using the Marshall-Bisco equation.

Таблица 1. Параметры модели Маршалла-Биско для каждого анализируемого дерева.

Table 1. Marshall-Bisco model parameters for each analyzed tree.

ID	P_{max} , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ P_{max} , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	α , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ мкмоль фотонов}^{-1}$ α , $\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol photons}^{-1}$	θ	R_d , $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ R_d , $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$
<i>Acer-1</i>	13.088	0.019	0.338	0.000
<i>Acer-2</i>	8.807	0.016	0.249	0.000
<i>Larix-1</i>	4.093	0.013	0.289	0.000
<i>Larix-2</i>	4.271	0.006	0.840	0.000
<i>Larix-3</i>	3.260	0.006	0.869	0.000

Примечание. ID – идентификатор исследуемого дерева; P_{max} – максимальная скорость фотосинтеза при насыщении светом; α – квантовый выход фотосинтеза (начальный наклон световой кривой); θ – коэффициент кривизны; R_d – темновое дыхание.

Note. ID – identifier of the studied tree; P_{max} – maximum photosynthetic rate at light saturation; α – quantum yield of photosynthesis (initial slope of the light curve); θ – curvature coefficient; R_d – dark respiration.

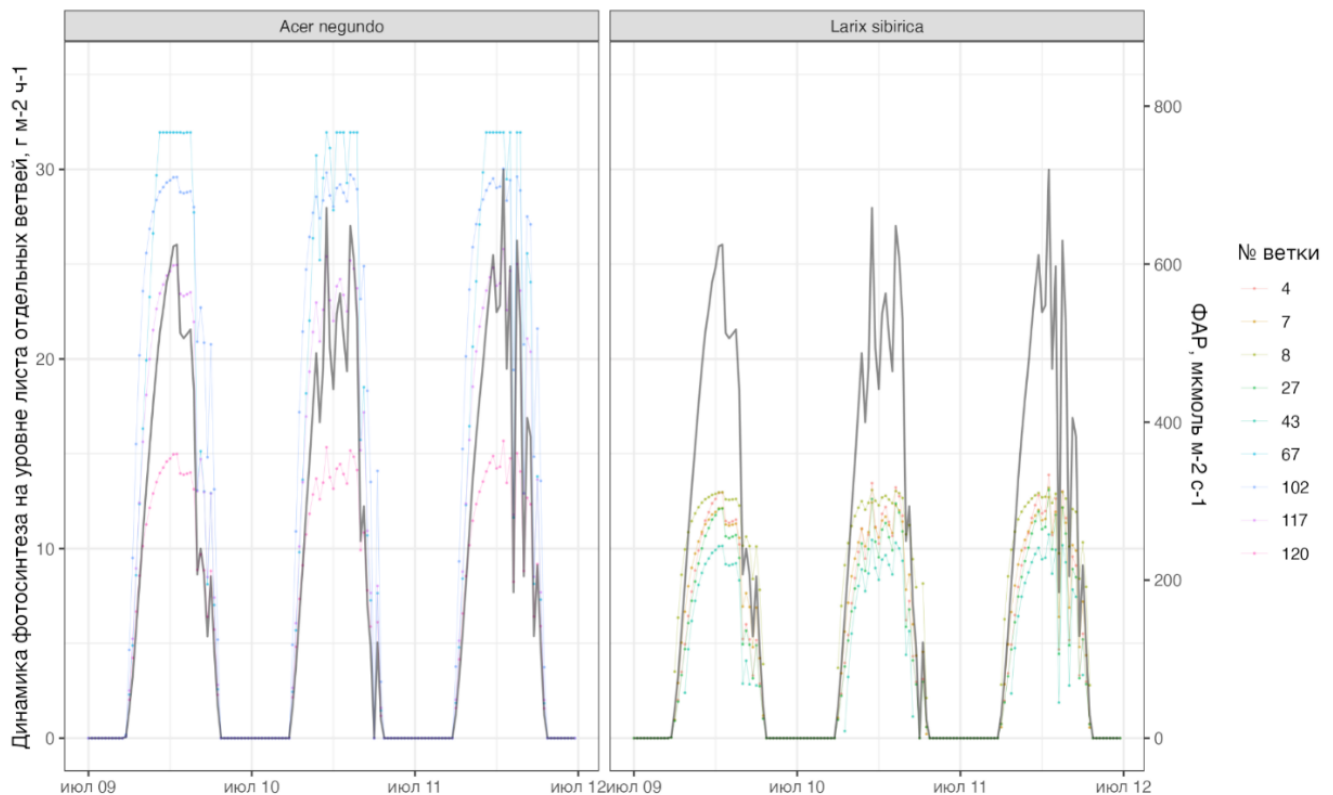


Рисунок 3. Реконструированная сезонная динамика интенсивности фотосинтеза на уровне листа на основе непрерывных рядов данных ФАР (июнь–сентябрь 2024 г.).

Figure 3. Reconstructed seasonal dynamics of leaf-level photosynthesis based on continuous PAR data series (June – September 2024).

«Зашумленность» графиков отражает реальную вариабельность светового режима в Москве. Мы видим, как облачность и погодные условия диктуют продуктивность. Пики активности клена (красные выбросы) систематически выше, однако стоит обратить внимание и на периоды спадов. В дни с низкой освещенностью (пасмурные дни, нижние точки графика) разрыв между видами сокращается. Важно отметить большее расхождение реконструированных рядов при одном и том же освещении у ветвей клена, в то время как все ветви лиственницы показывали сходную реакцию на освещение.

Составленная модель зависимости фотосинтеза от ФАР, представленная как для целых деревьев, так и для отдельных листьев и ветвей, позволяет перейти к вычислению накопления углерода в исследуемых древесных насаждениях.

В результате экстраполяции модели динамики ИФ и ФАР, взятой с июня по сентябрь 2024 г., удалось оценить накопления углерода для исследуемых деревьев (рис. 4).

Обращает на себя внимание сильный разброс между отдельными деревьями одного вида (особенно Larix-1 vs Larix-3). Larix-1 накопила почти в 3 раза больше углерода, чем Larix-3 (согласно данным таблицы 2-17.3 кг против 5.3 кг). Это подчеркивает критическую роль микроусловий (затенение зданием, объем почвенного питания) в городе и способность световых кривых,

полученных для конкретного дерева, учитывать эту индивидуальность. *A. negundo* уверенно лидирует по темпам накопления, что подтверждает его статус быстрорастущей породы. Модель предсказания накопления углерода позволяет получить значения накопления углерода деревом за один год – г на 1 м² зеленой массы дерева. Этот параметр необходим для расчета первичной валовой продуктивности (GPP).

Итогом работы по методике расчета GPP при помощи ИК газоанализатора LI-COR6400 XT стали данные таблицы 2, позволяющие вычислить накопление углерода в деревьях и значения накопленного в исследуемых деревьях первичного валового продукта.

За 2023 г. три исследуемые лиственницы накопили 31, 16.5 и 8.3 кг углерода соответственно; за 2024 г. – 17.3; 9.1; 5.3 кг.

В кленах за 2023 г. был накоплен углерод массой 34.3 и 28.6 кг; за 2024 г. – 22.7 и 18.6 кг.

Полученные значения GPP необходимо сравнить с показателем чистой валовой продукции (NPP), для расчета которого была проведена работа с кернами и аллометрией исследуемых деревьев.

Результатом анализа двух последних годовых колец кернов исследуемых деревьев стали данные таблицы 3, содержащей усредненное значение прироста каждого из исследуемых растений, см, за 2023 и 2024 гг.

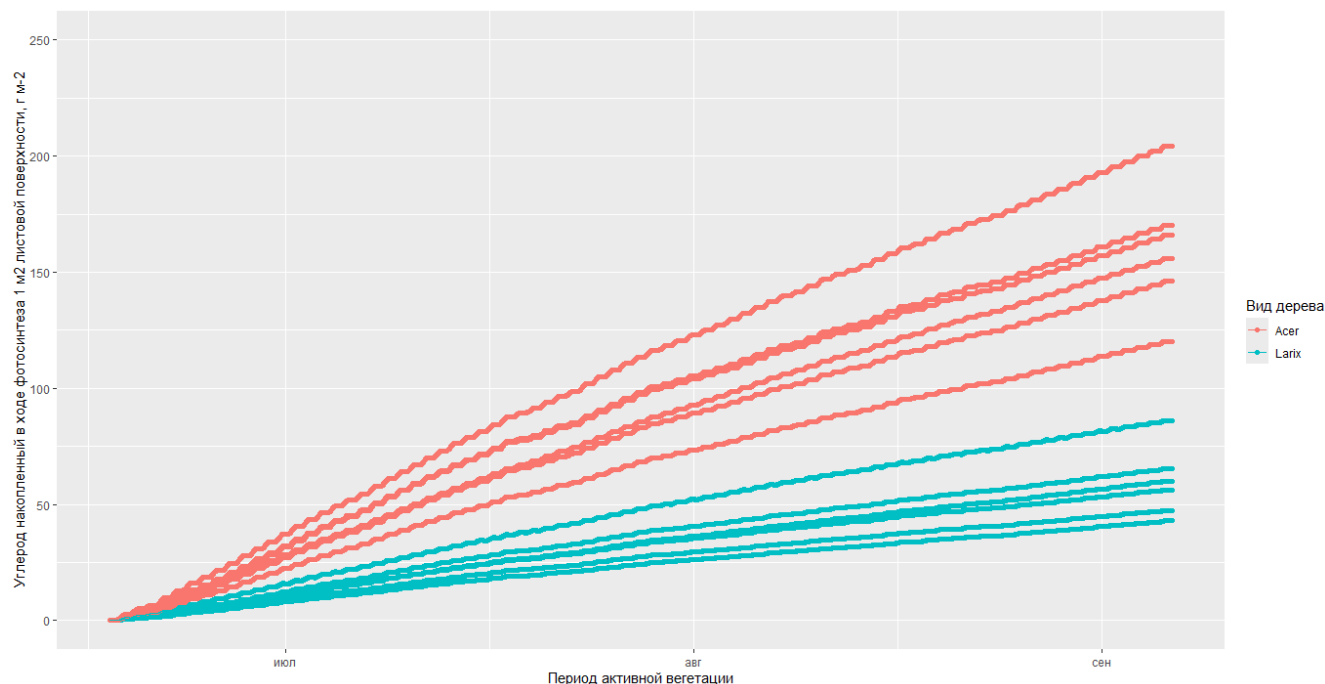


Рисунок 4. Динамика кумулятивного накопления валовой первичной продукции (GPP) модельными деревьями в течение вегетационного периода 2024 г.

Figure 4. Dynamics of cumulative gross primary production (GPP) accumulation by modelled trees during the 2024 growing season.

Таблица 2. Параметры исследованных деревьев и предсказанная с помощью моделей фотосинтеза первичная продукция за вегетационные сезоны 2023/2024 годов.

Table 2. Tree studied parameters and predicted photosynthesis primary production patterns for the 2023/2024 growing seasons using photosynthesis models.

Год Year	Дерево Tree	Радиус, м Radius, m	Площадь, м ² Area, m ²	Индекс листовой поверхности Leaf area index	Площадь листьев, м ² Leaf area, m ²	C _{год} , г/м ² C _{year} g/m ²	Общая первичная продукция, кг Total primary production, kg
2023	Larix-1	4.1	52.8	5	264.1	117.5	31.0
	Larix-2	3.5	38.5	5	192.4	85.5	16.5
	Larix-3	2.8	24.6	5	123.2	67.3	8.3
	Acer-1	4.3	58.1	2.5	145.2	235.9	34.3
	Acer-2	3.4	36.3	2.5	90.8	314.7	28.6
2024	Larix-1	4.1	52.8	5	264.1	65.5	17.3
	Larix-2	3.5	38.5	5	192.4	47.5	9.1
	Larix-3	2.8	24.6	5	123.2	42.9	5.3
	Acer-1	4.3	58.1	2.5	145.2	156.1	22.7
	Acer-2	3.4	36.3	2.5	90.8	204.4	18.6

Можно отметить большой прирост у кленов, что даже на ранней стадии анализа хорошо согласуется с предсказанием модели.

Данные аллометрии деревьев (диаметр и высота стволов дерева) позволили вычислить общий запас углерода в исследуемых древесных породах по формуле МГЭИК. Все необходимые для расчета NPP данные и сами значения чистой валовой продукции представлены в таблице 4.

Общий объем накопленного углерода в 3 лиственницах составил 0.83; 0.39 и 0.30 т соответственно; в кленах было накоплено 0.38 и 0.17 т углерода.

Разность полного запаса углерода и запаса прошлого года является накопленным за год углеродом дерева. Целесообразно перевести эту величину в килограммы для удобства восприятия. Данные вычисления NPP за год представлены в таблице 5.

Прирост углерода за 2023 г. в 3 лиственницах составил 10.83; 5.99; 3.35 кг соответственно; за 2024 г. – 10.67; 4.49; 2.87 кг.

Углерод в кленах за 2023 г. был накоплен в количестве 10.98 и 5.16 кг; за 2024 г. – 8.52 и 4.71 кг.

В результате были получены значения NPP и GPP для исследуемых деревьев. Согласно гипотезе Варинга [5] соотношение NPP: GPP, равное 0.47 ± 0.04 , является универсальным для всех биомов лесов, видов деревьев и возраста древостоев и крайне стабильным во времени. Варинг и его последователи утверждали, что представлять NPP в моделях в виде фиксированной доли GPP будет проще и точнее, чем пытаться механически моделировать энергию, затраченную на дыхание.

В обзорной работе [11], опубликованной спустя 20 лет после выдвижения гипотезы Варинга, был проведен мета-анализ накопленных данных по продуктивности лесных экосистем. Результаты исследований, обобщенные авторами, подтвердили наличие универсальных механизмов акклиматизации, стабилизирующих соотношение NPP/GPP, и обосновали некорректность независимого моделирования автотрофного дыхания (Ra) от валовой продукции. Однако прямая экстраполяция этой зависимости на городские экосистемы сопряжена с методическими трудностями.

Таблица 3. Прирост биомассы деревьев за 2023 и 2024 год по данным прямого измерения.

Table 3. Tree biomass growth for 2023 and 2024 based on direct measurements.

Год <i>Year</i>	ИД керна, вид и сторона отбора <i>Core ID, type, and side of selection</i>	Прирост, см <i>Growth, cm</i>	Средний прирост за год <i>Average annual growth</i>
2023	<i>Larix-1-S</i>	0.109	0.166
	<i>Larix-1-N</i>	0.224	
	<i>Larix-2-S</i>	0.163	0.145
	<i>Larix-2-N</i>	0.127	
	<i>Larix-3-S</i>	0.097	0.098
	<i>Larix-1-N</i>	0.099	
	<i>Acer-1-S</i>	0.384	0.354
	<i>Acer-1-N</i>	0.325	
	<i>Acer-2-S</i>	0.259	0.271
	<i>Acer-2-N</i>	0.282	
2024	<i>Larix-1-S</i>	0.157	0.163
	<i>Larix-1-N</i>	0.168	
	<i>Larix-2-S</i>	0.13	0.108
	<i>Larix-2-N</i>	0.086	
	<i>Larix-3-S</i>	0.084	0.084
	<i>Larix-3-N</i>	0.084	
	<i>Acer-1-S</i>	0.246	0.272
	<i>Acer-1-N</i>	0.297	
	<i>Acer-2-S</i>	0.246	0.244
	<i>Acer-1-N</i>	0.241	

Таблица 4. Оценка запасов углерода в деревьях по методике МГЭИК.

Table 4. Assessment of carbon stocks in trees using the IPCC methodology.

ID	Диаметр, м <i>Diameter, m</i>	Площадь сечения, м ² <i>Cross-sectional area, m²</i>	Высота, м <i>Height, m</i>	Объем, м ³ <i>Volume, m³</i>	BCEF, т м ⁻³ <i>BCEF, t m⁻³</i>	Rs, т т ⁻¹ <i>Rs, t t⁻¹</i>	CF, т т ⁻¹ <i>CF, t t⁻¹</i>	NPP, т <i>NPP, t</i>
Л-1 L-1	0.506	0.2	22	1.86	0.64	0.4	0.5	0.83
Л-2 L-2	0.373	0.11	19	0.87				0.39
Л-3 L-3	0.344	0.09	17	0.66				0.3
К-1 K-1	0.484	0.18	13	1	0.59	0.3	0.5	0.38
К-2 K-2	0.354	0.1	11	0.45				0.17

Расчет чистой первичной продукции (NPP) на основе стандартных коэффициентов конверсии биомассы (BCEF), предложенных Д.Г. Щепаченко для лесных насаждений, может приводить к систематическим погрешностям при оценке отдельно стоящих городских деревьев, имеющих иную архитектуру кроны и плотность древесины. Для решения этой проблемы необходима адаптация аллометрических параметров. В частности, в исследовании Wu et al., посвященном оценке биомассы урбанизированной растительности, был предложен повышающий коэффициент 1.5. Введение этого множителя к стандартным значениям BCEF позволяет нивелировать различия между лесными и городскими морфотипами деревьев. В рамках настоящих исследований данный подход был использован для вычисления скорректированного показателя чистой продукции (NPP_{cor}). Результаты сравнительного анализа исходных (NPP) и скорректированных (NPP_{cor}) величин относительно валовой продукции (GPP) представлены в таблице 6.

Для лучшего понимания необходимости использования дополнительного коэффициента необходимо визуализировать общую (GPP) и чистую (NPP) продуктивность дерева вместе со скорректированным значением чистой продуктивности NPP_{cor} посредством графиков, представленных на рисунке 5.

Из данных рисунка 6 следует, что столбец NPP для лиственницы (чистая продукция) составляет

примерно половину от GPP. Это визуально подтверждает соблюдение соотношения Варинга. Продуктивность лиственницы ведет себя предсказуемо, соответствуя таковой в естественном лесу. Для кленов ситуация является иной. Огромный столбец GPP соседствует с непропорционально малым столбцом NPP (без коррекции), то есть предсказанная продуктивность сильно выше реально накопленного углерода. Можно предположить несколько причин подобного расхождения: дерево потратило углерод на дыхание (огромные затраты на поддержание живой биомассы), на рост корней, либо методика расчета объема ствола для городской формы клена (часто многоствольной, кривой) дает сильную ошибку. Последнее предположение подтверждается тем, что введение поправки от V_u для городских деревьев в виде NPP_{cor} (дополнительный сегмент столбца) «подтягивает» клен к «нормальным» значениям. Это может быть косвенным подтверждением того, что стандартные лесные аллометрические уравнения (BCEF) недооценивают биомассу городских кленов примерно на 30-50%.

Оценим необходимость использования коэффициента пересчета для городских деревьев путем визуализации отношения чистой валовой продукции к первичной валовой продукции и откорректированной чистой валовой продукции к GPP и сравнения полученных значений с полученным соотношением Варинга. Соотношения NPP/GPP и NPP_{cor}/GPP представлены на рисунке 6.

Таблица 5. Вычисление прироста биомассы за исследуемые годы.

Table 5. Calculation of biomass growth over the studied years.

ID	Период прироста <i>Growth period</i>	Диаметр, м <i>Diameter, m</i>	Площадь сечения, м ² <i>Cross-sectional area, m²</i>	Высота, м <i>Height, m</i>	Объем, м ³ <i>Volume, m³</i>	BCEF	Rs	CF	Годовой прирост, кг <i>Annual growth, kg</i>						
Л-1 <i>L-1</i>	За все годы <i>For all the years</i>	0.506	0.2	22	1.86	0.64	0.396	0.5	–						
	2024	0.503	0.2		1.84				10.67						
	2023	0.5	0.2		1.81				10.83						
Л-2 <i>L-2</i>	За все годы <i>For all the years</i>	0.373	0.11	19	0.87				0.59	0.288	0.5	–			
	2024	0.37	0.11		0.86							4.49			
	2023	0.368	0.11		0.85							5.99			
Л-3 <i>L-3</i>	За все годы <i>For all the years</i>	0.344	0.09	17	0.66							0.59	0.288	0.5	–
	2024	0.342	0.09		0.66										2.87
	2023	0.34	0.09		0.65										3.35
К-1 <i>K-1</i>	За все годы <i>For all the years</i>	0.484	0.18	13	1										0.59
	2024	0.479	0.18		0.98	8.52									
	2023	0.472	0.17		0.95	10.98									
К-2 <i>K-2</i>	За все годы <i>For all the years</i>	0.354	0.1	11	0.45	0.59	0.288	0.5	–						
	2024	0.349	0.1		0.44				4.71						
	2023	0.343	0.09		0.43				5.16						

Таблица 6. Сравнение полученных значений GPP, NPP и скорректированного значения NPPcor.

Table 6. Comparison of the obtained GPP, NPP, and adjusted NPPcor values.

ID	GPP, кг GPP, kg	NPP, кг NPP, kg	NPPcor, кг NPPcor, kg
<i>Larix-1-23</i>	31.0	10.8	16.2
<i>Larix-2-23</i>	16.5	6.0	9.0
<i>Larix-3-23</i>	8.3	3.4	5.0
<i>Acer-1-23</i>	34.3	11.0	16.5
<i>Acer-2-23</i>	28.6	5.2	7.7
<i>Larix-1-24</i>	17.3	10.7	16.0
<i>Larix-2-24</i>	9.1	4.5	6.7
<i>Larix-3-24</i>	5.3	2.9	4.3
<i>Acer-1-24</i>	22.7	8.5	12.8
<i>Acer-2-24</i>	18.6	4.7	7.1

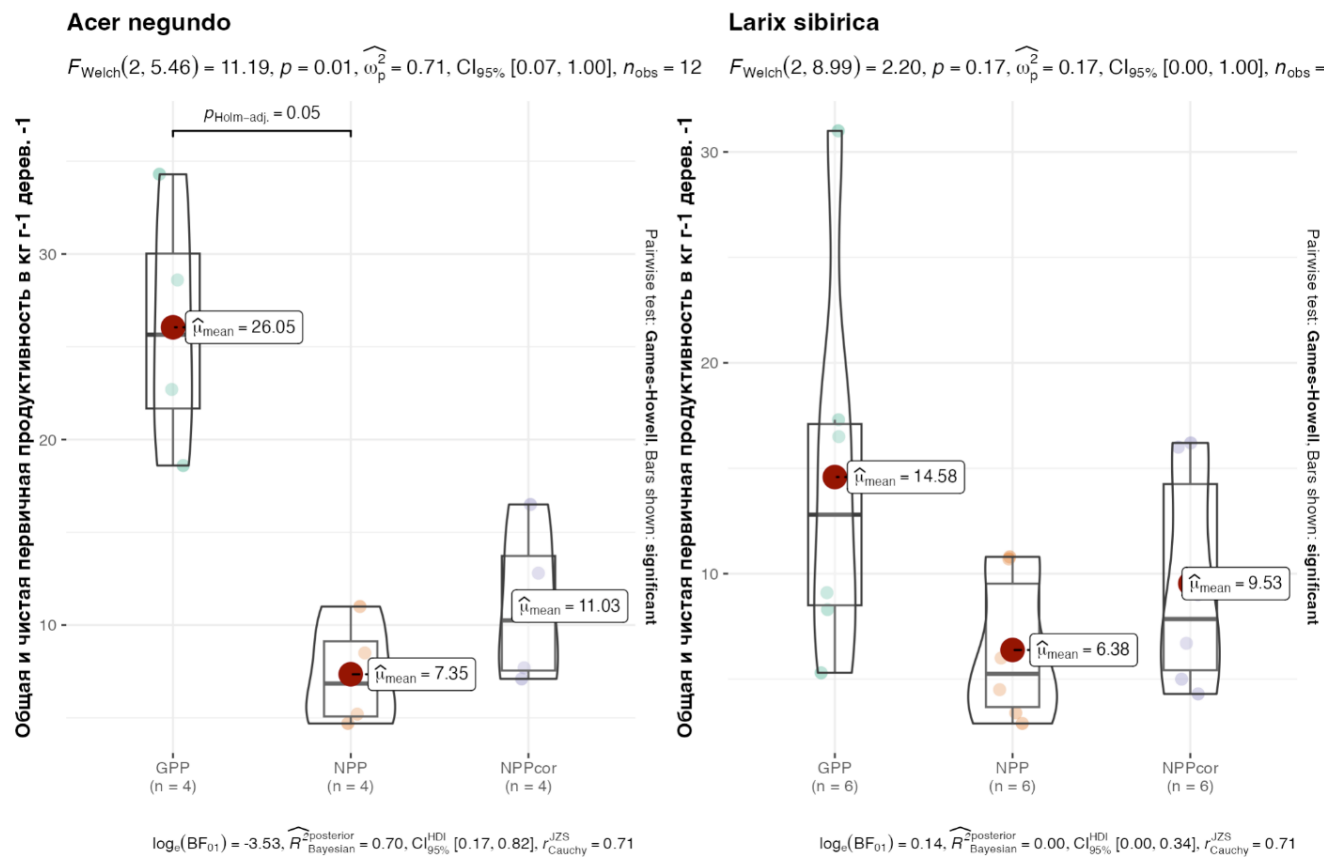


Рисунок 5. Соотношение валовой (GPP), чистой (NPP) и скорректированной чистой продуктивности (NPPcor) для *Acer negundo* и *Larix sibirica* в сезон 2023 г.

Figure 5. Ratio of gross (GPP), net (NPP), and adjusted net productivity (NPPcor) for *Acer negundo* and *Larix sibirica* during the 2023 season.

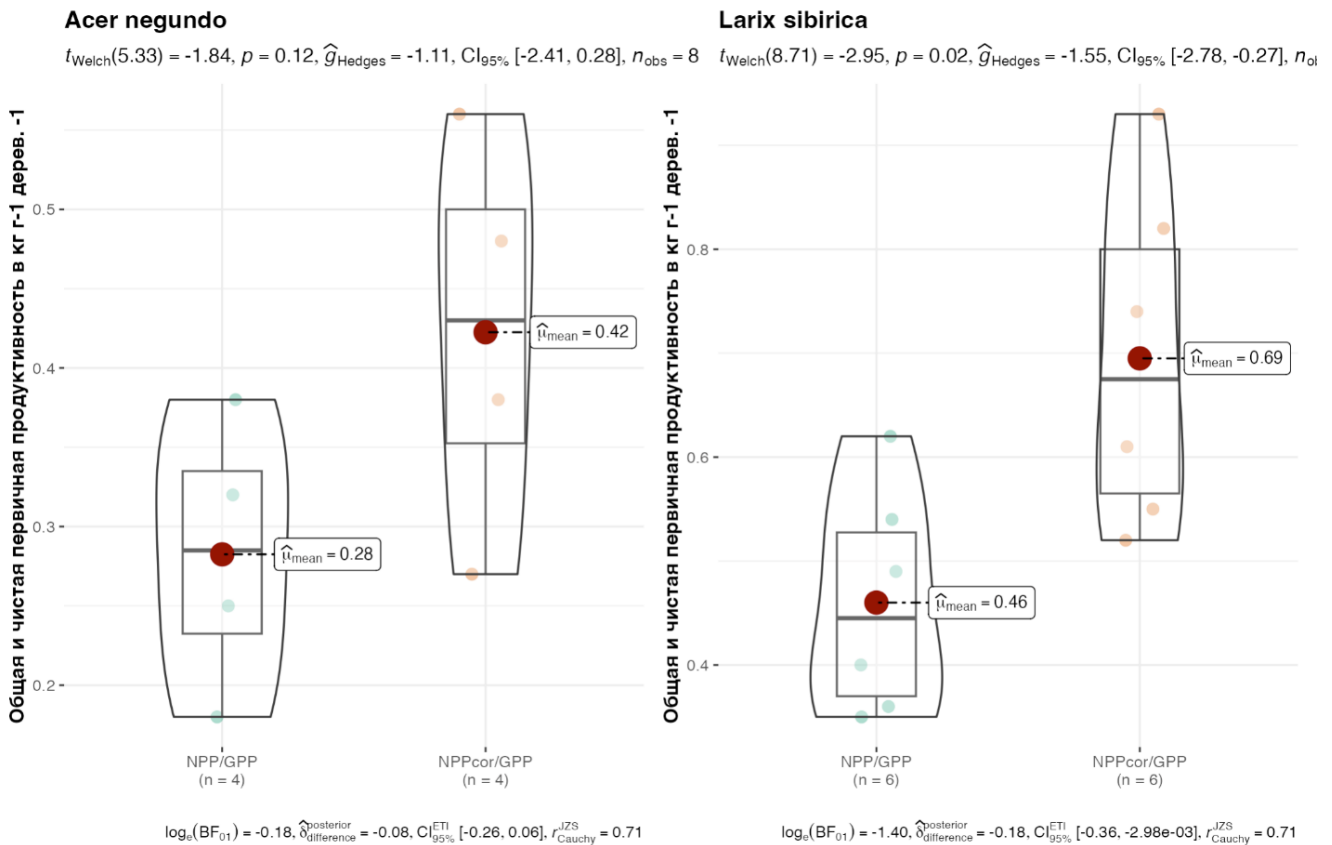


Рисунок 6. Вариабельность соотношения NPP/GPP для исследуемых видов относительно эталонного диапазона Варинга (0.47 ± 0.04).

Figure 6. Variability of the NPP/GPP ratio for the studied species relative to the Waring reference range (0.47 ± 0.04).

Точки, соответствующие *L. sibirica*, идеально ложатся внутрь коридора гипотезы Варинга. Это говорит о том, что для моделирования продуктивности взрослых лиственных в Москве можно смело использовать глобальные константы.

Значения для *A. negundo* (без коррекции) лежат существенно ниже коридора (< 0.4). Это может означать, что эффективность использования углерода у молодого инвазивного клена в городе снижена. Однако применение коэффициента пересчета возвращает клен в зону $0.42-0.45$, что близко к норме. Это подтверждает гипотезу о том, что «аномалия» клена скорее всего связана с некорректной оценкой его биомассы стандартными лесными формулами, а не с фундаментальным нарушением физиологии.

Выводы

Conclusions

Проведенные исследования не только оценили продуктивность двух контрастных видов, но и выявили важные методологические и физиологические парадоксы, возникающие при попытке применить классические экологические модели

к городским насаждениям. Выявленные ограничения подхода открывают перспективу для более глубокого понимания адапционных стратегий деревьев.

Центральным результатом работы стала проверка гипотезы Варинга о консервативности отношения NPP/GPP (0.47 ± 0.04). Если для *L. sibirica* это соотношение подтвердилось, то в отношении молодых деревьев *A. negundo* наблюдалось существенное отклонение, потребовавшее привлечения аллометрических поправок.

Мы рассматриваем это «несовпадение» не как методологический артефакт, а как важный биологический сигнал. Необходимость использования поправочных коэффициентов для *A. negundo* свидетельствует о том, что углеродный баланс инвазивных видов в условиях урбанизированной среды может фундаментально отличаться от баланса аборигенных лесных видов.

Таким образом, данные проведенных нами исследований указывают на то, что «универсальная константа» 0.47 может быть неприменима к молодым городским деревьям с пионерной стратегией роста, что требует разработки специфических региональных коэффициентов.

Использованный в работе метод линейной экстраполяции мгновенного фотосинтеза (P_n) до годового GPP (через LAI и площадь крон) позволил получить базовые оценки продуктивности, однако он же высветил проблему масштабирования. Для видов с густой кроной – таких, как *L. sibirica* (LAI \approx 5), линейная модель фактически описывает продуктивность «идеального дерева» без затенения. Тот факт, что реальные значения могут

быть ниже модельных ввиду экстинкции света, делает нашу модель верхней границей потенциальной продуктивности.

Для будущих исследований крайне важно переходить от LAI как интегрального показателя к воксельным моделям кроны, так как именно в «теневой» части кроны могут скрываться основные резервы адаптации к городской среде (защита от перегрева и иссушения).

Список источников

1. Schwaab J., Meier R., Mussetti G. et al. The role of urban trees in reducing land surface temperatures in European cities. *Nature Communications*. 2021;12(1):6763. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-26768-w>
2. Латышева О.С., Таллер Е.Б. Оценка качества атмосферного воздуха различных функциональных зон Западного административного округа Москвы методом лишеноиндикации. *АгроЭкоИнфо*. 2025;1(67):6. <https://doi.org/10.51419/202151109>
3. Landsberg J.J., Waring R.H. A generalised model of forest productivity using simplified concepts of radiation-use efficiency, carbon balance and partitioning. *Forest Ecology and Management*. 1997;95(3):209-228. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(97\)00026-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00026-1)
4. Running S.W., Coughlan J.C. A general model of forest ecosystem processes for regional applications I. Hydrologic balance, canopy gas exchange and primary production processes. *Ecological Modelling*. 1988;42(2):125-154. [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(88\)90112-3](https://doi.org/10.1016/0304-3800(88)90112-3)
5. Running S.W., Hunt E.R. Generalization of a forest ecosystem process model for other biomes, Biome-BGC, and an application for global-scale models. *Scaling physiological processes: Leaf to Globe*. San Diego: Academic Press, 1993:141-158. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-233440-5.50014-2>
6. Waring R.H., Landsberg J.J., Williams M. Net primary production of forests: A constant fraction of gross primary production? *Tree Physiology*. 1998;18(2):129-134. <https://doi.org/10.1093/treephys/18.2.129>
7. Marshall B., Biscoe P.V. A Model for C_3 Leaves Describing the Dependence of Net Photosynthesis on Irradiance. *Journal of Experimental Botany*. 1980;31(1):29-39. <https://doi.org/10.1093/jxb/31.1.41>
8. UWICER. *Dendrochronology Manual*. Lamai Goempa, Bumthang, Bhutan: UWICER Press, 2017:48.
9. IPCC. *Good practice guidance for land use, land-use change and forestry*. Hayama, Japan: IPCC/OECD/IEA/IGES, 2003:590.
10. Schepaschenko D., Moltchanova E., Shvidenko A. et al. Improved Estimates of Biomass

References

1. Schwaab J., Meier R., Mussetti G. et al. The role of urban trees in reducing land surface temperatures in European cities. *Nature Communications*. 2021;12(1):6763. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-26768-w>
2. Latysheva O.S., Taller E.B. Assessment of atmospheric air quality in various functional zones of the Western Administrative District of Moscow using the lichen indication method. *AgroEcolInfo*. 2025;(1(67)):6. (In Russ.) <https://doi.org/10.51419/202151109>
3. Landsberg J.J., Waring R.H. A generalised model of forest productivity using simplified concepts of radiation-use efficiency, carbon balance and partitioning. *Forest Ecology and Management*. 1997;95(3):209-228. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(97\)00026-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00026-1)
4. Running S.W., Coughlan J.C. A general model of forest ecosystem processes for regional applications I. Hydrologic balance, canopy gas exchange and primary production processes. *Ecological Modelling*. 1988;42(2):125-154. [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(88\)90112-3](https://doi.org/10.1016/0304-3800(88)90112-3)
5. Running S.W., Hunt E.R. Generalization of a forest ecosystem process model for other biomes, Biome-BGC, and an application for global-scale models. *Scaling physiological processes: Leaf to Globe*. San Diego: Academic Press, 1993:141-158. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-233440-5.50014-2>
6. Waring R.H., Landsberg J.J., Williams M. Net primary production of forests: A constant fraction of gross primary production? *Tree Physiology*. 1998;18(2):129-134. <https://doi.org/10.1093/treephys/18.2.129>
7. Marshall B., Biscoe P.V. A Model for C_3 Leaves Describing the Dependence of Net Photosynthesis on Irradiance. *Journal of Experimental Botany*. 1980;31(1):29-39. <https://doi.org/10.1093/jxb/31.1.41>
8. UWICER. *Dendrochronology Manual*. Lamai Goempa, Bumthang, Bhutan: UWICER Press, 2017:48.
9. IPCC. *Good practice guidance for land use, land-use change and forestry*. Hayama, Japan: IPCC/OECD/IEA/IGES, 2003:590.
10. Schepaschenko D., Moltchanova E., Shvidenko A. et al. Improved Estimates of Biomass

- Expansion Factors for Russian Forests. *Forests*. 2018;9(6):312. <https://doi.org/10.3390/f9060312>
11. Wu L., Shi Y., Zhang F. et al. Estimating Carbon Stocks and Biomass Expansion Factors of Urban Greening Trees Using Terrestrial Laser Scanning. *Forests*. 2022;13(9):1389. <https://doi.org/10.3390/f13091389>

Сведения об авторах

Андрей Владимирович Барсук, студент кафедры экологии, ФГБОУ ВО «Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева»; 127434, Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; andr.barsuk@list.ru; <https://orcid.org/0009-0008-9094-4254>

Иван Андреевич Серёгин, ассистент кафедры экологии, ФГБОУ ВО «Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева»; 127434, Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; iseregin@rgau-msha.ru; <https://orcid.org/0000-0003-4939-5632>

Никита Александрович Александров, старший преподаватель кафедры экологии, ФГБОУ ВО «Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева»; 127434, Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; alexandrov_na@rgau-msha.ru; <https://orcid.org/0000-0003-2666-2697>

Александр Анатольевич Ткачев, канд. техн. наук, доцент, доцент кафедры землеустройства и лесоводства, ФГБОУ ВО «Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева»; 127434, Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; <https://orcid.org/0000-0002-7562-514X>

Алексей Михайлович Ярославцев, канд. биол. наук, доцент кафедры экологии, ФГБОУ ВО «Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева»; 127434, Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; yaroslavtsevam@gmail.com; <https://orcid.org/0000-0003-4115-3233>

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Статья поступила в редакцию 02.10.2025
Одобрена после рецензирования 28.12.2025
Принята к публикации 28.12.2025

- Expansion Factors for Russian Forests. *Forests*. 2018;9(6):312. <https://doi.org/10.3390/f9060312>
11. Wu L., Shi Y., Zhang F. et al. Estimating Carbon Stocks and Biomass Expansion Factors of Urban Greening Trees Using Terrestrial Laser Scanning. *Forests*. 2022;13(9):1389. <https://doi.org/10.3390/f13091389>

Information about the authors

Andrey V. Barsuk, student of the Department of Ecology, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy; 127434, Russian Federation, Moscow, Timiryazevskaya St., 49; andr.barsuk@list.ru; <https://orcid.org/0009-0008-9094-4254>

Ivan A. Seregin, Assistant at the Department of Ecology, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy; 127434, Russian Federation, Moscow, Timiryazevskaya St., 49; iseregin@rgau-msha.ru; <https://orcid.org/0000-0003-4939-5632>

Nikita A. Aleksandrov, Senior Lecturer at the Department of Ecology, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy; 127434, Russian Federation, Moscow, Timiryazevskaya St., 49; alexandrov_na@rgau-msha.ru; <https://orcid.org/0000-0003-2666-2697>

Aleksandr A. Tkachev, CSc (Eng), Associate Professor, Associate Professor at the Department of Land and Forest Management, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy; 127434, Russian Federation, Moscow, Timiryazevskaya St., 49; <https://orcid.org/0000-0002-7562-514X>

Alexey M. Yaroslavtsev, CSc (Bio), Associate Professor at the Department of Ecology, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy; 127434, Russian Federation, Moscow, Timiryazevskaya St., 49; yaroslavtsevam@gmail.com; <https://orcid.org/0000-0003-4115-3233>

Conflict of interests

The authors declare no relevant conflict of interests.

The article was submitted to the editorial office October 02, 2025
Approved after reviewing December 28, 2025
Accepted for publication December 28, 2025