

## II. РЕГИОНАЛЬНЫЙ ПРОГНОЗ. МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ

УДК 51-76:577.38

### МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРОЦЕССА САМООРГАНИЗАЦИИ ПРОСТРАНСТВЕННО-ВОЗРОСТНОЙ СТРУКТУРЫ ДРЕВОСТОЯ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ

А.Н. Колобов, Е.Я. Фрисман

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, г. Биробиджан

*Рассмотрены результаты численных экспериментов, выполненных на математической модели, пространственно-временной динамик древесных сообществ. Показано влияние внутривидовой конкуренции и площади моделирования на формирование квазистационарного режима динамики суммарных показателей древостоя.*

Основная трудность, с которой сталкиваются при описании и изучении биологического разнообразия, заключается в различной степени его пространственной структурированности и значительной неоднородности. Наиболее ярко это выражено в фитоценозах, поскольку большинство видов растений, как правило, заполняют свои места обитания весьма неравномерно, образуя скопления и пустоты, которые далеко не всегда удается убедительно объяснить неоднородностью условий внешней среды на соответствующих ареалах. Механизмы этой неоднородности до сих пор не удалось описать и проанализировать в рамках классических биологических способов исследования.

Для изучения механизмов пространственной неоднородности растительных сообществ применяются средства математического моделирования. В работах [8, 9] предлагается модель пространственно-временной динамики сообщества растений, которая представляет систему интегро-дифференциальных уравнений. В рамках этой модели возникновение неоднородного (пятнистого) пространственного распределения объясняется неустойчивостью характера динамики сообщества, явлениями динамического хаоса и процессами хаотической самоорганизации.

Самоорганизация в общем понимании означает самодвижение, самоструктурирование, самодетерминацию природных, естественных систем и процессов [1, 7]. Основатель синергетики Хакен дал следующее определение этому понятию: «Самоорганизация – процесс упорядочения (пространственного, временного или пространственно-временного) в открытой системе за счёт согласованного взаимодействия множества элементов её составляющих» [10, с. 226].

Система, в которой происходит процесс самоорганизации, должна обладать следующими характеристиками:

- открытая (наличие обмена энергией/веществом с окружающей средой);

- содержит неограниченно большое число элементов (подсистем);

- имеется квазистационарный режим системы, в котором элементы взаимодействуют хаотически (некогерентно).

В данной работе приводятся описание и исследование математической модели пространственно-временной динамики древесных сообществ. Предлагаемая модель обладает свойствами открытой системы, что обеспечивает возникновение в ней процессов самоорганизации. Изучаются причины формирования неоднородной (пятнистой) пространственной структуры, возникающей вследствие процессов самоорганизации, обеспечивая устойчивость древесных сообществ.

#### Описание модели

Модель, рассматриваемая в данной работе, основывается на индивидуально-ориентированном имитационном подходе, который возник в последние десятилетия и широко применяется в современных моделях древостоя [11–14]. Такой подход позволяет рассматривать динамику моделируемой системы как результат взаимодействия множества дискретных объектов, из которых она состоит, расположенных в пространстве и изменяющих согласно тем или иным правилам свои характеристики с течением времени.

Горизонтальная плоскость моделируемого пространства представляет собой целочисленную решетку с расположенными на ней деревьями. В каждой ячейке одновременно может находиться только одно дерево, размер ячейки составляет 40 × 40 см, что сопоставимо с размерами ствола дерева. Замена непрерывного пространства целочисленными решетками позволяет существенно упростить алгоритм модели, например, поиск ближайших соседей при расчете индексов конкуренции, и сократить время работы программы. Рост каждого дерева моделируется отдельно, согласно видоспецифичным характеристикам и условиям произрастания, которые фор-

мируются в результате влияния окружающего древостоя через изменение доли внешних ресурсов, приходящихся на данное растение. Моделирование динамики древостоя складывается из моделирования роста деревьев, входящих в его состав, взаимодействующих между собой и конкурирующих за ресурсы жизнедеятельности.

Рост дерева описывается следующей системой уравнений, позволяющей вычислять объем, высоту и диаметр ствола, с учетом влияния конкуренции со стороны окружающего древостоя:

$$\begin{cases} \frac{dV}{dt} = \frac{\alpha \cdot (1 - \exp(-k \cdot V)) \cdot P_m \cdot Q}{\alpha \cdot (1 - \exp(-k \cdot V)) \cdot Q + P_m \cdot (k \cdot V)} \cdot bV - cVH \\ \frac{dH}{dt} = \alpha H \cdot (H_{\max} - H) \\ D = \sqrt{\frac{4V}{\pi \cdot H \cdot f}} \end{cases}$$

где  $V$  – объем дерева ( $m^3$ ),  $H$  – высота (м),  $D$  – диаметр (см),  $Q$  – доля солнечной радиации при затенении окружающим древостоем,  $f$  – видовое число, показывающее отклонение от идеального цилиндра. Более подробное описание модели изложено в работах [2, 3].

На рис. 1 представлена структурная схема модели динамики древостоя, где показана взаимосвязь пространственной структуры древостоя и роста отдельных деревьев. Взаимное расположение деревьев в сообществе определяет часть световых ресурсов, доступных для индивидуального дерева. Недостаток ресурса вызывает напряженность конкурентных отношений между отдельными особями и приводит к ослаблению и отпаду отстающих в росте деревьев. В свою очередь, отпад и воспроизводство деревьев изменяет пространственную структуру, формируя новые пространственные отношения. Таким образом, двусторонняя связь между пространственной структурой и динамикой роста отдельных деревьев в совокупности определяет общую динамику древостоя.

### Результаты моделирования

Мы моделировали пространственно-временную динамику древесного сообщества при различных значениях параметров системы, изучая влияние внутривидовой



Рис. 1. Структурная схема модели динамики древостоя

конкуренции и площади моделирования на формирование стационарного состояния древостоя. В качестве исходных данных взяли равномерное распределение деревьев одновидового и разновозрастного состава (рис. 2а). В процессе моделирования пространственное распределение деревьев становится крайне неоднородным, приобретая неравномерный характер возрастного и плотностного распределения (рис. 2б). Наблюдаемые в процессе моделирования скопления и пустоты, взаимно сменяющие друг друга, вполне соответствуют интенсивно развивающейся в настоящее время ярусно-мозаичной концепции пространственно-возрастного строения лесных экосистем [4, 5]. Согласно этой концепции, лесной ценоз рассматривается как система пространственных мозаик, состоящих из асинхронно развивающихся разновозрастных «пятен», которые находятся на разных стадиях развития и изменяются во времени в результате внутренних динамических процессов.

Наряду со сложной пространственной динамикой общий запас объема древесины на участке со временем выходит на некоторый квазистационарный уровень (рис. 3а). Если уменьшать значение коэффициента конкуренции, то общий запас объема не выходит на стационарный уровень.

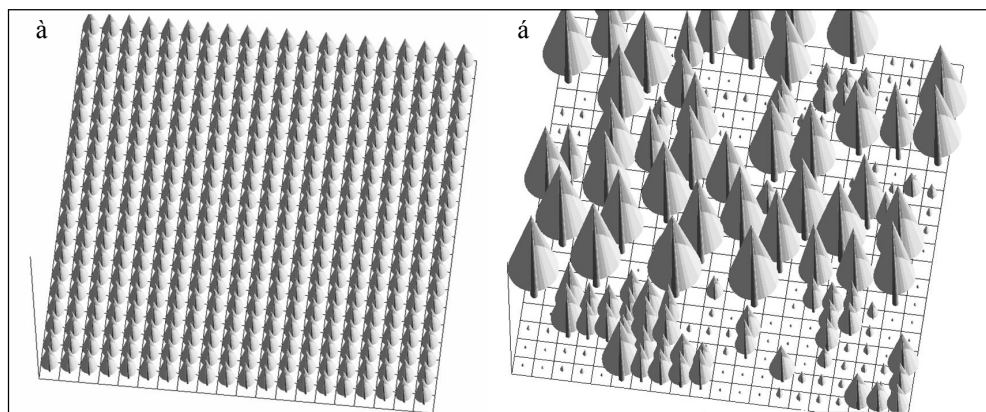
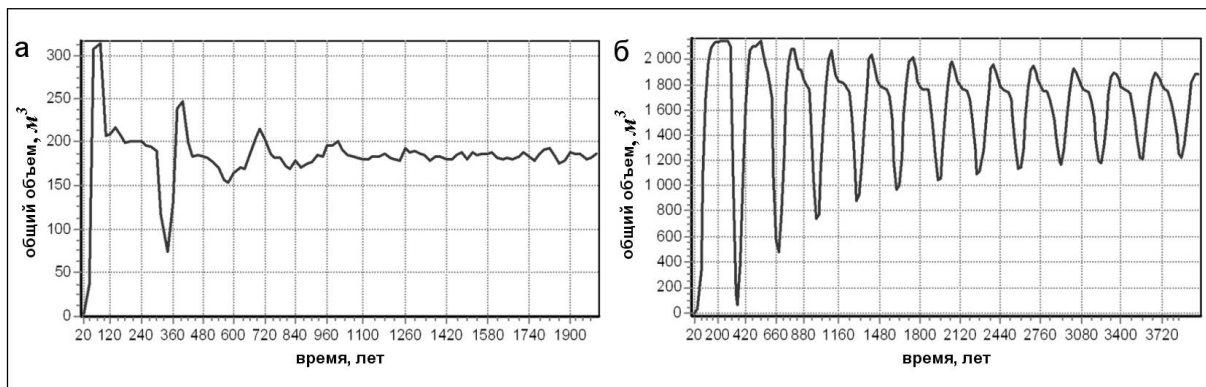


Рис. 2. Образование пространственно неоднородного распределения деревьев в результате внутренних взаимодействий



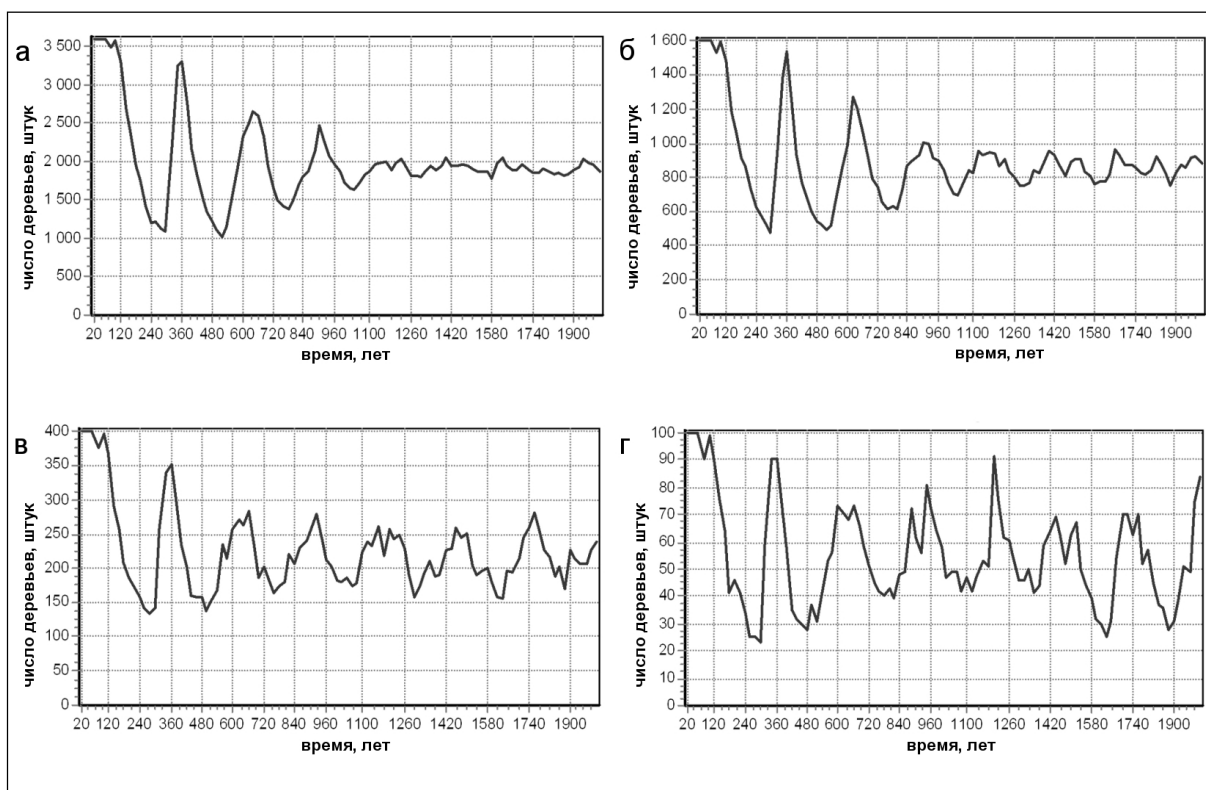
**Рис. 3. Динамика общего запаса объема древесины в древостое на моделируемом участке**  
**а) высокий уровень конкуренции; б) низкий уровень конкуренции**

нарный уровень, в системе появляются периодические колебания (рис. 3б), а пространственная структура в каждый момент оказывается одновозрастной и более однородной. При малом значении коэффициента внутривидовой конкуренции гибель происходит только за счет естественных причин, что не приводит к образованию сложной неоднородной структуры.

Таким образом, результаты моделирования показали, что в ходе формирования структуры древостоя даже при однородных внешних условиях происходят процессы хаотической самоорганизации, приводящие к образованию сложно структурированных неоднородных (пятнистых) пространственных распределений растительных сообществ. Сложный, мозаичный характер распределения деревьев позволяет выйти на квазистационарный

уровень суммарных показателей древостоя, обеспечивая устойчивость древесного сообщества. Возникновение такой неоднородности можно объяснить только причинами внутренней пространственной конкуренции за ресурсы жизнедеятельности, в частности за свет.

Рассмотрим теперь, как влияет площадь моделируемого участка на формирование стационарного режима динамики древесного сообщества. Мы моделировали динамику роста одновидовых древостоев ели сибирской и пихты белокорой на участках различной площади (рис. 4, 5). Как видно из графиков, при достаточно большой площади участка динамика древостоя выходит на некоторый квазистационарный уровень (рис. 4а, 5а). Уменьшение площади моделирования приводит к возникновению колебаний в системе, которые при дальней-



**Рис. 4. Динамика роста ели сибирской на моделируемом участке в зависимости от его площади:**  
**а) площадь участка 24×24 м²; б) площадь 16×16 м²; в) площадь 8×8 м²; г) площадь 4×4 м²**

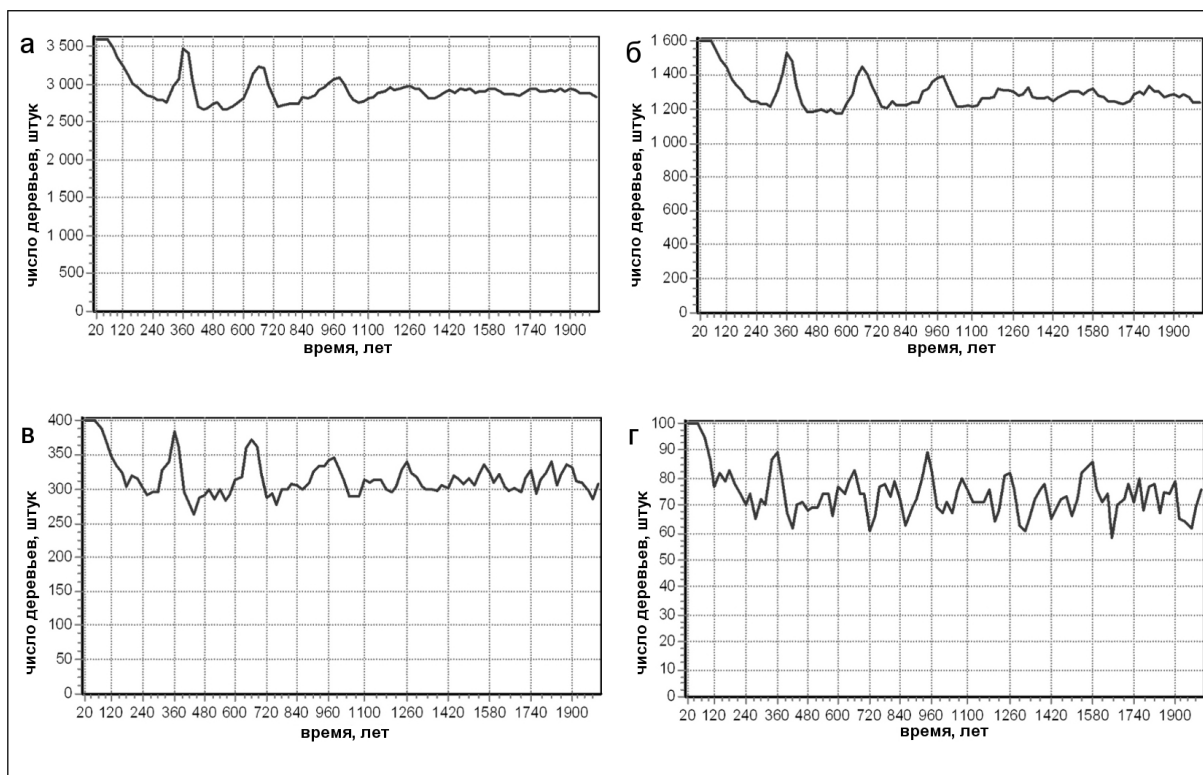


Рис. 5. Динамика роста пихты белокорой на моделируемом участке в зависимости от его площади: а) площадь участка  $24 \times 24 \text{ м}^2$ ; б) площадь  $16 \times 16 \text{ м}^2$ ; в) площадь  $8 \times 8 \text{ м}^2$ ; г) площадь  $4 \times 4 \text{ м}^2$

шем уменьшении размеров участка становятся более размашистыми (рис. 4в, 4г, 5в, 5г). Сценарии динамики роста сообщества ели сибирской и пихты белокорой несколько различаются, амплитуда колебаний числа деревьев ели сибирской гораздо выше при одинаковой площади моделирования. На втором участке (рис. 4б, 5б) колебания ели уже значительно выражены, в то время как для пихты они слабо заметны. При этом ель, диаметр ствола которой достигает 35 см, является более крупным деревом по сравнению с пихтой, диаметр ее ствола 25 см. Таким образом, результаты моделирования показали, что минимальная площадь участка, на котором устанавливается стационарный режим динамики, зависит от видовой принадлежности древостоя и определяется размерами эдификатора.

В работе [6] было проведено исследование по определению минимальной площади устойчивого лесного ценоза. Авторы анализировали популяционную организацию моно- и полидоминантных широколиственных лесов, выявляя специфику их мозаичности. Строение лесных экосистем рассматривали с точки зрения принципов ярусно-мозаичной концепции, согласно которой климаксовый ценоз представляет собой мозаику разновозрастных парцелл, постоянно находящихся в сукцессивном состоянии. Результаты исследования показали, что минимальная площадь устойчивого лесного ценоза с полночленными популяциями эдификатора определяется полным набором возрастных парцелл, минимальным размером генеративной парцеллы, длительностью отдельных этапов и всего онтогенеза в целом.

Сформулированные в данной работе выводы вполне

объясняют выявленные закономерности установления стационарного режима динамики древесного сообщества. В моделируемом сообществе в результате внутренних конкурентных процессов формируется определенная популяционная организация, которая выражается мозаичным характером пространственного распределения деревьев (рис. 2б). Наблюдаемые при этом «пятна», образованные деревьями разного возраста и величины, представляют собой разновозрастные парцеллы. Когда площадь моделируемого участка достаточна для того, чтобы вместить полный набор возрастных парцелл древесного эдификатора, в системе устанавливается квазистационарный режим динамики, в противном случае возникают незатухающие колебания.

Проведенный популяционный и модельный анализ древесных сообществ обнаружили одинаковые причины формирования устойчивого лесного ценоза, это свидетельствует об адекватности построенной модели. Исследование модели показало, что в результате внутренней пространственной конкуренции за ресурсы жизнедеятельности, в частности за свет, возникают процессы хаотической самоорганизации, приводящие к образованию определенной популяционной структуры, обеспечивающей устойчивость растительных сообществ.

#### Заключение

В работе рассмотрены результаты вычисленных экспериментов, выполненных на индивидуально-ориентированной модели динамики древостоя, в которой моделируемое сообщество деревьев, рассматривается как совокупность множества взаимодействующих объектов. В результате такого взаимодействия, которое выражает-

ся конкуренцией за свет, возникают процессы хаотической самоорганизации, вызывающие образование неоднородного пространственного распределения. Сложный мозаичный характер распределения деревьев приводит к установлению в системе квазистационарного режима динамики суммарных показателей древостоя, а отсутствие конкуренции – к возникновению периодических колебаний этих показателей. Таким образом, конкуренция является одним из главных факторов, обеспечивающих устойчивость древесных сообществ.

Результаты моделирования также показали, что устойчивость сообщества определяется размерами территории, на которой оно находится. Если занимаемая площадь меньше определенной величины, в системе возникают хаотические колебания. Минимальная площадь устойчивого древесного сообщества при этом зависит от размеров дерева эдификатора. Адекватность построенной модели подтверждается результатами популяционного анализа устойчивых лесных ценозов. Проведенное исследование в очередной раз убеждает, что лес является сложной самоорганизующейся системой, а основной движущей силой, позволяющей сохранять его устойчивое состояние, является внутренняя конкуренция за ресурсы жизнедеятельности.

**Исследования проведены при финансовой поддержке РФФИ (проект № 09-04-00146-а), ДВО РАН (конкурсные проекты № 09-1-ОБН-12, 09-III-A-09-498, 10-III-B-06-141).**

#### ЛИТЕРАТУРА:

1. Князева Е.Н., Курдюмов С.П. Законы эволюции и самоорганизации сложных систем. М.: Наука, 1994. 238 с.
2. Колобов А.Н. Индивидуально-ориентированная модель динамики древесных сообществ // Известия Самарского научного центра РАН. 2009. Т. 11, № 1(7). С. 1477–1486.
3. Колобов А.Н., Фрисман Е.Я. Моделирование процессов динамической самоорганизации в пространственно распределенных растительных сообществах // Математическая биология и биоинформатика. 2008. Т. 3, № 2. С. 85–102.
4. Коротков В.Н. Новая парадигма в лесной экологии // Биологические науки. 1991. Т. 8. С. 7–20.
5. Смирнова О.В., Чистякова А.А., Попадюк Р.В. и др. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий (на примере широколиственных лесов европейской части СССР). Пушкино: НЦБИ, 1990. 92 с.
6. Смирнова О.В., Попадюк Р.В., Чистякова А.А. Популяционные методы определения минимальной площади лесного ценоза // Ботан. журн. 1988. Т. 73, № 10. С. 1423–1434.
7. Ферстер Г. О самоорганизующихся системах и их окружении // Самоорганизующиеся системы: сб. науч. тр. / под ред. Т.Н. Соколова. М.: Мир. 1964. С. 113–139.
8. Фрисман Е.Я., Тузинкевич А.В., Чернышова Н.Б. Мозаичная структура биологического разнообразия как следствие динамической неустойчивости (на примере двувидового сообщества растений). Юбилейный сборник к тридцатилетию ИАПУ ДВО РАН. Владивосток: ИАПУ ДВО РАН, 2001. С. 350–365.
9. Фрисман Е.Я., Тузинкевич А.В., Чернышова Н.Б., Файман П.А. Биологическое разнообразие и динамика экосистем: Информационные технологии и моделирование. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2006. С. 393–401.
10. Хакен Г. Синергетика. Пер с англ. М.: Мир, 1980. 406 с.
11. Чумаченко С.И. Базовая модель динамики многовидового разновозрастного лесного ценоза // Вопросы экологии и моделирования лесных экосистем. М.: МЛТИ, 1993. С. 147–180.
12. Chave J. Study of structural, successional and spatial patterns in tropical rain forests using TROLL, a spatially explicit forest model // Ecological Modelling. 1999. V. 124. P. 233–254.
13. Komarov A.S., Chertov O.G., Zudin S.L., et al. EFIMOD 2 – A model of growth and elements cycling of boreal forest ecosystems // Ecological Modelling. 2003. V. 170. P. 373–392.
14. Mailly D., Kimmins J.P., Busing R.T. 2000. Disturbance and succession in a coniferous forest of northwestern North America: simulations with DRYADES, a spatial gap model // Ecological Modelling. 2000. V. 127. P. 183–205.

*The results calculated by the experiments on a mathematical model of the spatial-temporal dynamics of tree communities are shown in the article. The influence of intraspecific competition and the type of area under modeling on the formation of tree stand totals quasi-stationary regime of dynamics has been defined.*