

## МОДЕЛЬ ЯРУСНО-МОЗАИЧНОГО ЛЕСА И МОДЕЛИРОВАНИЕ СУКЦЕССИИ

А.К. Гуц, Е.О. Хлызов

Предлагается математическая модель мозаичного многоярусного леса с целью описания серий сукцессии.

### Введение

В этой статье ставится задача построения математической динамической модели мозаичного многоярусного леса, с помощью которой можно было бы прогнозировать состояния лесной экосистемы, подверженной влиянию внешних управляющих факторов.

Модель основывается на четырёх управляющих внешних факторах, задающих среду экосистемы. Это влажность почвы  $w$ , мозаичность  $m$ , наличие конкуренции  $k$  и антропогенное вмешательство  $a$  в лесную экосистему (вырубка леса, пожары и т.д.). Модель может быть усложнена за счёт введения дополнительных управляющих внешних факторов, но при этом она становится менее наглядной и требует при её использовании уже гораздо более серьёзных математических знаний.

### 1. Понятие ярусности леса

Ярус – это неоднородность в вертикальном распределении фитомассы леса.

Дюрье выделяет крупные ярусы деревьев, кустарников, трав, напочвенного покрова, а в пределах этих ярусов – подъярусы:

– верхний, *первый ярус А*, образуют деревья. Его *подъярус А.1* состоит из высоких деревьев; *подъярус А.2* – деревья второй величины – рябина обыкновенная, черёмуха обыкновенная, ива козья, дикая яблоня.

– *второй ярус В* состоит из кустарников, образующих подлесок, – лещина обыкновенная, жимолость лесная, крушина ломкая, бересклет европейский.

– *третий ярус С* леса состоит из трав. Подъярус С.1 высоких трав – чистец лесной, бор развесистый, борцы; подъярус С.2 низких трав – сныть обыкновенная, осока волосистая, пролестник многолетний и др.

– *четвёртый ярус D* – мхи, грибы, лишайники.

Ярусное расположение растений связано с неодинаковой освещённостью. Количество света уменьшается от яруса к ярусу. Много света получают деревья первого яруса и очень мало – мхи и лишайники. В еловом лесу кустарники не растут: ветви елей задерживают очень много света, в таком лесу всегда сумрачно.

«Многоярусные биоценозы, представленные большим количеством видов растений, животных и микроорганизмов, связанных между собой разнообразными пищевыми и пространственными отношениями, называются сложными. Они наиболее устойчивы к неблагоприятным воздействиям. Исчезновение какого-либо вида существенно не отражается на судьбе таких биоценозов. В них происходит лишь незначительная перестройка организации, при которой популяции одного и даже нескольких видов могут заменяться экологически близкими видами, а стабильность сообщества определяется количественной регуляцией численности одних видов другими» [1].

## 2. Понятие мозаичности леса

Мозаичность – это неоднородность в горизонтальном (по площади) распределении фитомассы леса.

Мозаичность связана с неравномерным распределением деревьев в лесу. На рис. 1 представлены регулярное, случайное и контагиозное (пятнистое, мозаичное) распределения.

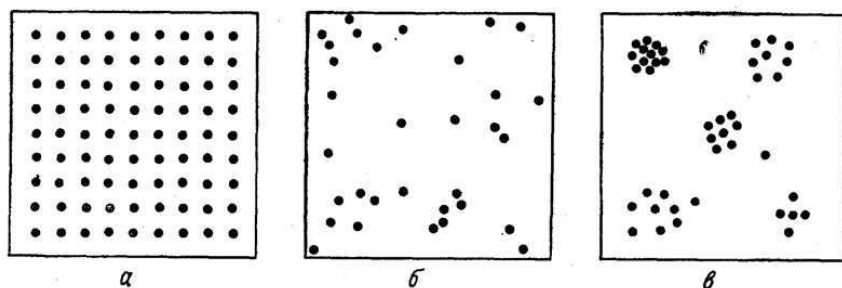


Рис. 1. Типы мозаичности леса: а) регулярное распределение, б) случайное распределение, в) контагиозное (пятнистое, мозаичное) распределение

Мозаичность в лесу может быть установлена с помощью, например, следующих двух способов измерения: коэффициента дисперсии и индекса размещения.

## 3. Шестиярусная модель леса

«Наиболее широко принятой в современной в экологии лесных сообществ является ярусно-мозаичная концепция леса как сложной системы» [2].

Лесной фитоценоз, его состояние, характеризуем с помощью такого понятия, как *первичная биологическая продуктивность леса*. Степень продуктивности фитоценоза в момент времени  $t$  определяем как функцию и  $x = x(t)$ .

*Первичная биологическая продуктивность* характеризуется образованием биомассы (*первичной продукции*) в процессе фотосинтеза зелёными растениями (автотрофами), которые образуют первый трофический уровень экосистемы и служат началом всех цепей питания.

Продуктивность лесного биоценоза в момент времени  $t$  будет определять продуктивность леса в следующий момент времени  $t + dt$ .

Иначе говоря,

$$x(t + dt) = x(t) + A(t, x)dt, \quad (1)$$

где  $A(t, x)dt$  – величина, описывающая отклонения в продуктивности, произошедшие на отрезке времени  $dt$ .

Из (1) имеем то, что называется дифференциальным уравнением

$$\frac{dx}{dt} = A(t, x). \quad (2)$$

В основе продуктивного процесса растений лежит фотосинтез. Растения под воздействием солнечной энергии, поглощая листьями из атмосферы углекислый газ и корневой системой из почвы воду, создают органическое вещество. Недостаток влаги ( $-w$ )  $> 0$  является фактором, не способствующим благополучию леса.

В таком случае следует в правую часть дифференциального уравнения (2) добавить член  $(-(-w))$ :

$$\frac{dx}{dt} = A(t, x) - (-w). \quad (3)$$

В самом простом случае можно принять, что  $A(t, x) = k_1x$ , т.е.

$$\frac{dx}{dt} = k_1x + w. \quad (4)$$

Коэффициент  $k_1$  можно посчитать постоянным. Но тогда доброкачественность леса будет нарастать как геометрическая прогрессия, и это делает бессмысленной нашу модель. Поэтому начнём её усложнять.

Коэффициент  $k_1$  отвечает за «прирост доброкачественности леса». Учтём, что для здорового леса обязательной чертой является наличие ярусности.

Выделим шесть ярусов леса: два яруса деревьев, один ярус кустарников, два яруса трав, один ярус напочвенного покрова (см. § 1).

«Каждый ярус, входящий в состав фитоценоза, оказывает влияние на другие ярусы и в свою очередь подвергается их влиянию. Поэтому фитоценоз необходимо рассматривать как нечто целое, а ярусы фитоценоза – как его структурные части, которые в некоторых случаях могут быть относительно самостоятельными» [1].

Взаимовлияние ярусов должно дать вклад в доброкачественность леса вида

$$\alpha_1x \cdot \alpha_2x \cdot \alpha_3x \cdot \alpha_4x \cdot \alpha_5x \cdot \alpha_6x = \alpha x^6, \quad (5)$$

$$\alpha = \alpha_1\alpha_2\alpha_3\alpha_4\alpha_5\alpha_6.$$

Каждый коэффициент  $\alpha_i > 0$  характеризует степень участия  $i$ -го яруса во взаимодействии ярусов. Доля фитомассы  $i$ -го яруса характеризуется величиной  $\alpha_i x$ . Взаимовлияние  $i$ -го яруса и  $j$ -го яруса – это произведение  $\alpha_i x \cdot \alpha_j x$ .

Если  $\alpha_i \rightarrow 0$ , то мы констатируем отсутствие  $i$ -го яруса, означающее меньшую ярусность фитоценоза и, следовательно, его меньшую степень биоразнообразия, меньшую устойчивость к неблагоприятным воздействиям.

Примем, что

$$k_1 = \alpha x^6 - p(x), \quad (6)$$

где  $\alpha = \alpha_1 \alpha_2 \alpha_3 \alpha_4 = \text{const}$  – «сила» взаимодействия четырёх ярусов леса, а величина  $p(x)$  – это то, что снижает продуктивность леса.

Тогда следует принять, что

$$p(x) = \underbrace{k_2}_{\text{вырубка леса, пожары}} + \underbrace{k_3 x^2}_{\text{конкуренция}} - \underbrace{k_4 x}_{\text{мозаичность}} \quad (7)$$

где квадратичный член  $k_3 x^2$  характеризует конкуренцию растений в лесу (часть фитоценоза  $-\beta_1 x$  влияет на другую его часть  $-\beta_2 x$ . Взаимовлияние конкурирующих растений есть произведение  $\beta_1 x \cdot \beta_2 x = k_3 x^2$ ). Мозаичность леса пропорциональна, на наш взгляд, всей фитомассе  $x$  леса – отсюда член  $k_4 x$ . Коэффициент  $k_4 > 0$  характеризует степень влияния горизонтальной структуры (мозаичности) на динамику прироста фитомассы.

Объединяя уравнения (4) – (7), получаем следующую модель лесной экосистемы:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \alpha x^7 - k_2 x - k_3 x^3 + k_4 x^2 + w = \\ &= \frac{\partial}{\partial x} \left\{ \frac{\alpha}{8} x^8 + \frac{-k_3}{4} x^4 + \frac{k_4}{3} x^3 + \frac{-k_2}{2} x^2 + wx \right\} \end{aligned} \quad (8)$$

или

$$\frac{dx}{dt} = \frac{\partial}{\partial x} V(x, k, m, a, w), \quad (9)$$

где

$$V(x, k, m, a, w) = \frac{\alpha}{8} x^8 + kx^4 + mx^3 + ax^2 + wx, \quad (10)$$

$$k = -\frac{k_3}{4}, \quad m = \frac{k_4}{3}, \quad a = -\frac{k_2}{2}.$$

Сопоставляем лесному фитоценозу потенциальную функцию

$$\begin{aligned} V(x, k, m, a, w) = \\ = \frac{\alpha}{8} x^8 + \underbrace{kx^4}_{\text{наличие конкуренции}} + \underbrace{mx^3}_{\text{мозаичность}} + \underbrace{ax^2}_{\text{вырубка леса, пожары, ураган, разлив нефти}} + \underbrace{wx}_{\text{влажность почвы}}. \end{aligned}$$

Это частный случай катастрофы типа «звезда» [4]:

$$V(x, p, q, k, m, a, w) = \frac{\alpha}{8}x^8 + px^6 + qx^5 + kx^4 + mx^3 + ax^2 + wx. \quad (11)$$

Катастрофа «звезда» описывает, вообще-то говоря, семь равновесных состояний сразу, из которых не более четырёх являются устойчивыми (наличие сразу четырёх локальных минимумов у функции  $V$ ).

Таким образом, имеем следующую модель шестиярусного лесного фитоценоза:

$$\frac{dx}{dt} = \frac{\partial}{\partial x}V(x, k, m, a, w), \quad (12)$$

где

$$V(x, k, m, a, w) = \frac{\alpha}{8}x^8 + kx^4 + mx^3 + ax^2 + wx. \quad (13)$$

Отметим, что продуктивность характеризуется неравенством  $x > 0$ , наличие конкуренции неравенством  $k < 0$ , действенность оконной динамики неравенством  $m > 0$ , вырубка лесов, пожары неравенством  $a < 0$ , недостаток влаги неравенством  $w < 0$ .

При моделировании лесных экологических катастроф с помощью построенной модели важно дать ответ на следующий вопрос: если, например, при пожаре сгорели, скажем, два верхних яруса леса, то можно ли считать, что допустимо дальнейшее использование 6-ярусной модели (12) – (13)? Можно, особенно когда мы ограничиваемся качественным описанием сукцессии. Действительно, при выгоревших ярусах 1,2 мы имеем ситуацию, когда  $\alpha_1 \rightarrow 0$  и  $\alpha_2 \rightarrow 0$ . Следовательно, уменьшается сила взаимодействия ярусов  $k_0$ , но мы имеем ту же потенциальную функцию (13), но с другим значением  $\alpha$ . Для качественного анализа изменение значения величины  $\alpha$  не играет существенной роли.

#### 4. Равновесия биоценоза; сукцессия как последовательная смена равновесий

*Сообщество* – это группа организмов различных видов, проживающих на общей территории и взаимодействующих между собой.

Конкретное значение продуктивности лесной экосистемы, находящейся в состоянии *равновесия*, будем интерпретировать как конкретное растительное сообщество. Смена равновесия, сопровождающаяся изменением значения продуктивности лесной экосистемы, – это смена одних сообществ другими (динамика растительного покрова по Сукачёву).

Равновесия лесного биоценоза, описываемого уравнением (12) – (13), находятся как решения  $x = x(k, m, a, w)$  уравнения

$$\frac{\partial V(x, k, m, a, w)}{\partial x} = 0. \quad (14)$$

Лесную экосистему можно вывести из состояния равновесия многими способами: пожаром, наводнением или засухой. После такого нарушения равновесия

новая экосистема сама себя восстанавливает, и этот процесс носит регулярный характер, называется *сукцессией* и повторяется в самых разных ситуациях.

*Сукцессия* – это последовательный ряд смены серийных (временно существующих) растительных сообществ на конкретном местообитании после выведения конкретной экосистемы из состояния равновесия [1].

Можно также сказать, что сукцессия, как процесс, представляет собой последовательную (необратимую) смену биоценозов, преемственно возникающих на одной и той же территории в результате влияния природных или антропогенных факторов.

Различают множество форм сукцессии: фитогенная, зоогенная, ландшафтная, антропогенная, пирогенная, катастрофическая и др.

Каждое сообщество, промежуточное в серии, называемое *стадией*, существует достаточно долго и слабо меняется во времени. **Поэтому стадию можно также считать равновесным состоянием.**

Равновесие в природе на самом деле зависит от окружающей среды, а среда эта постоянно подвержена изменениям. Пожары, наводнения, колебания количества атмосферных осадков оказывают влияние на среду, в которой произрастает лес. И растения, конечно же, не могут не реагировать на эти изменения. Получается, что экосистема все время пытается либо сохранить равновесие, либо попасть в новое равновесие. Вмешательство человека – всего лишь ещё один способ изменить окружающую среду и таким образом повлиять на направление развития экосистемы.

Смена сообщества происходит под влиянием факторов, которые связаны с экосистемой и являются её характеристиками.

На роль таких факторов могут претендовать такие характеристики фитоценоза, как внутривидовая и межвидовая конкуренция, мозаичность, оконная динамика. Изменения этих факторов отражают в себе микроэволюцию фитоценоза, т.е. накопление изменений фитосреды, сначала благоприятных для фитоценоза, а затем неблагоприятных, и, значит, характеризуют наступающую смену сообщества, *смену равновесия*.

Следовательно, сукцессия может моделироваться в рамках математической теории катастроф, созданная для описания резких изменений, смен, т.е. катастроф равновесных состояний. Катастрофы при изменении одних факторов могут интерпретироваться как изменение климаксного сообщества, а других, при фиксированных первых, как смена сообщества в серии.

При смене равновесия в нашей модели меняется значение продуктивности леса  $x(t)$ . Она нами определена так, что характеризует разные её значения, соответствующие разным лесным сообществам, т.е. разным стадиям сукцессии. Смена стадии – это смена равновесия, а в рамках теории катастроф Тома – это бифуркация, означающая то, что в физике называется фазовым переходом. Следовательно, смена равновесия, смена стадии может описываться с привлечением аппарата теории фазовых переходов. Такой подход применён в работе А.С. Исаева и др. [3]. Поскольку теория катастроф Тома включает в себя теорию фазовых переходов [5, 6], то наш подход является более общим, допускающим самые различные обобщения.

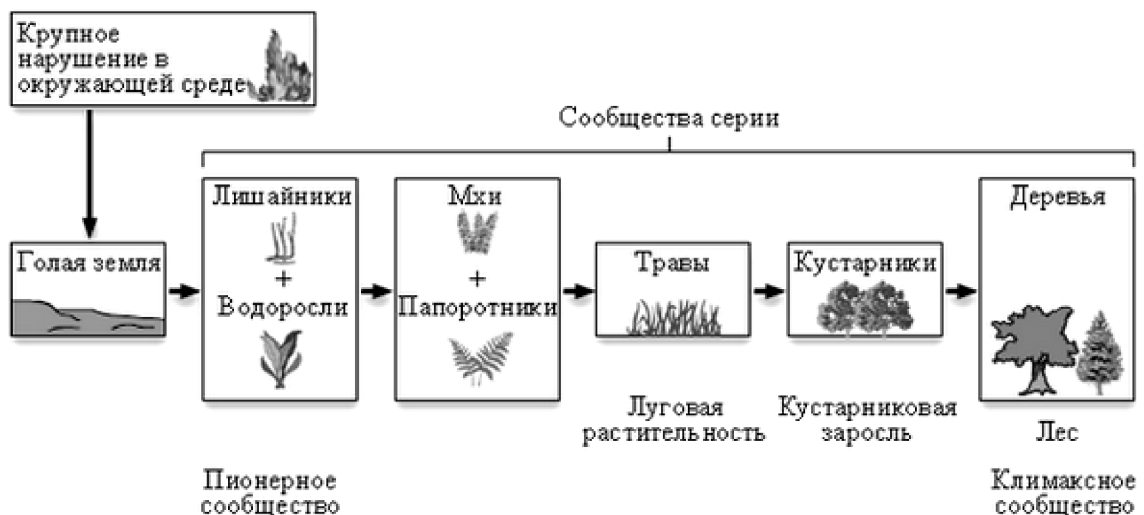


Рис. 2. Схема сукцессии [7]

Темпы сукцессий неодинаковы. На участке, лишённом растительного покрова, первые стадии сменяют друг друга через год несколько лет, а далее процесс смен замедляется, и более поздние стадии восстановления или формирования растительного покрова занимают десятилетия, а затем и столетия [1].

«Время смены одного сообщества другим сильно различается. Типичная последовательность сукцессий, приводящих к появлению дубрав или сосновых лесов в средней полосе, занимает около 200 лет; при этом скорости ранних сукцессий гораздо выше, чем скорости поздних.

В сходных условиях развиваются сходные сукцессии. Факторами, определяющими состав климаксового сообщества, могут быть климат, рельеф, дренаж почвы и т.д.

Нередко результатом сукцессии на таких территориях является восстановление исходного биогеоценоза. Применительно к лесным сообществам такие процессы получили название *демутация*» [7].

«При этом конкретная экосистема возвращается в своё исходное состояние и пребывает в нем до тех пор, пока не изменятся климат, рельеф, гидрологический режим, пока вновь не пройдёт пожар или не случится какая-то другая катастрофа. И вновь начнётся новая сукцессия, которая либо приведёт к восстановлению исходного сообщества, либо нет. В результате сукцессии на конкретном местообитании восстанавливается исходное растительное сообщество, называемое геоботаниками климаксовым, или коренным. Коренное сообщество растений устойчиво и в данных климатических условиях не изменяется» [1].

Если внешние факторы  $k, t, a, w$ , изменяясь в 4-мерном пространстве с осями  $k, t, a, w$ , пересекают так называемое *бифуркационное множество*  $B_V$ , то происходит резкая смена равновесия экосистемы, происходит то, что математики называют *бифуркацией* (катастрофой). Это соответствует экологической катастрофе, постигшей лесной биоценоз. Продолжающиеся изменения факторов – это новые бифуркации, новые переходы к новым равновесиям, которые

рассматриваем уже как серийные (временно существующие) растительные сообщества. Возврат факторов к исходным значениям – это создание условий к полному восстановлению биоценоза.

Бифуркационное множество  $B_V$  находят, исключая  $x$  и решая систему уравнений:

$$\frac{\partial V(x, u_1, \dots, u_n)}{\partial x} = 0, \quad \frac{\partial^2 V(x, u_1, \dots, u_n)}{\partial x^2} = 0.$$

## 5. Смены климаксных сообществ

Последнее сообщество серии (цепи), стабильное и находящееся в равновесии с окружающей средой, называется *климаксным сообществом*. Дальнейшее изменение климаксного сообщества возможно только при изменении окружающих условий.

Мы видим, что климаксное сообщество – это *равновесное состояние* экосистемы, которое соответствует набору конкретных значений внешних факторов (влажность почвы, климат, антропогенные воздействия).

Смена климаксных сообществ происходит при действии экзогенных факторов, таких как пожары, разливы нефти, засуха и т.д.

В рамках нашей модели для описания смены климаксных сообществ мы должны рассмотреть проекции бифуркационного множества на плоскость «пожары (вырубка)  $a$  – влажность  $w$ » или на плоскость «атмосфера  $m$  – пожары (вырубка)  $a$ ».

### 5.1. Бифуркации в плоскости

«пожары (вырубка)  $a$  – влажность  $w$ »

Бифуркации в плоскости пожары (вырубка)  $a$  – влажность  $w$  при фиксированных  $p = q = 0$ ,  $m = 0$ ,  $k = -20$  (сильная конкуренция) даны на рис. 3.

Взятые точки:  $(a, w) = (-7, 0); (20, 0); (60, 0); (30, -11); (30, 11); (24, -18); (24, 18)$ .

### 5.2. Бифуркации в плоскости

«атмосфера  $m$  – пожары (вырубка)  $a$ »

Фактор  $m$  можно трактовать как состояние атмосферы, т.е. как экзогенный фактор, существенно влияющий на состояние лесной экосистемы.

Бифуркации в плоскости атмосфера  $m$  – пожары (вырубка)  $a$  дана при фиксированных  $p = q = 0$ ;  $w = 0$ ,  $k = -20$  на рис. 4.

Взятые точки:  $(m, a) = (-10, 0); (10, 0); (70, 0); (35, -21); (35, 21)$ .

## 6. Смены стадий

Смены стадий происходят под воздействием эндогенных факторов, таких как конкуренция и мозаичность.



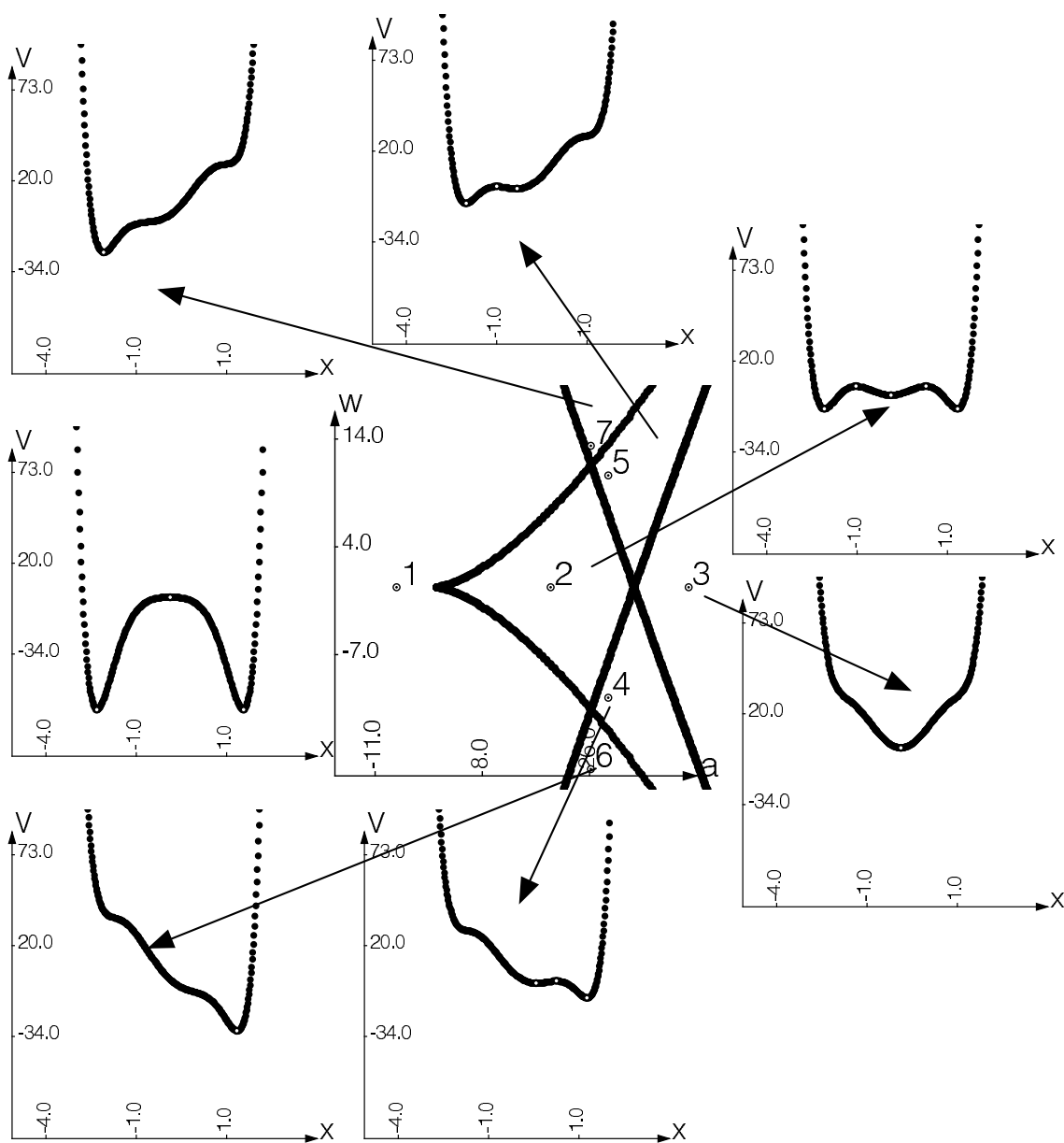


Рис. 3. Бифуркационное множество для 6-ярусного леса в плоскости «пожары (вырубка)  $a$  – влажность  $w$ » в случае  $m = 0$  и  $k = -20$

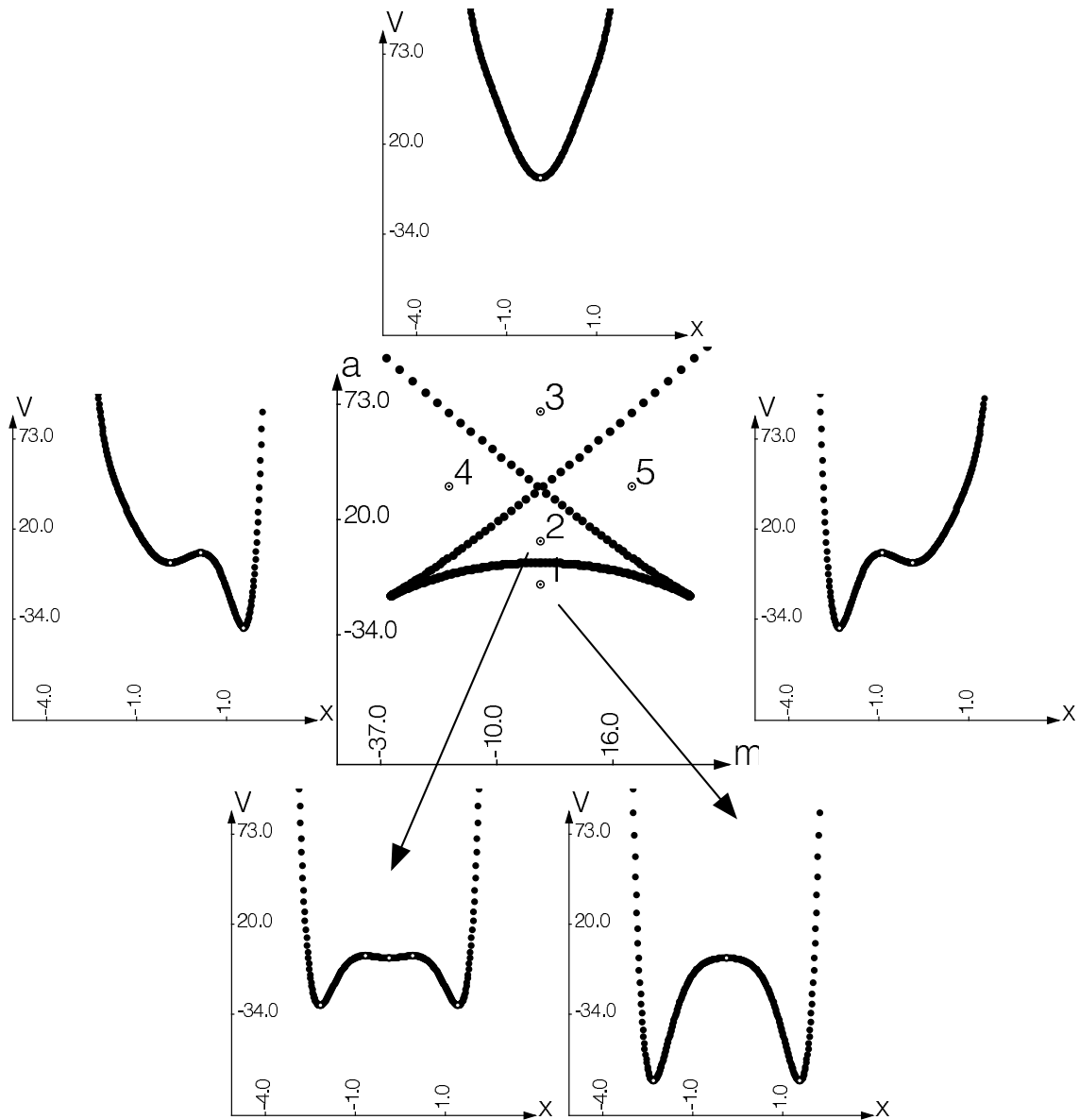


Рис. 4. Бифуркационное множество для 6-ярусного леса в плоскости «атмосфера  $m$  – пожары (вырубка)  $a$ » в случае  $w = 0$ ,  $k = -20$

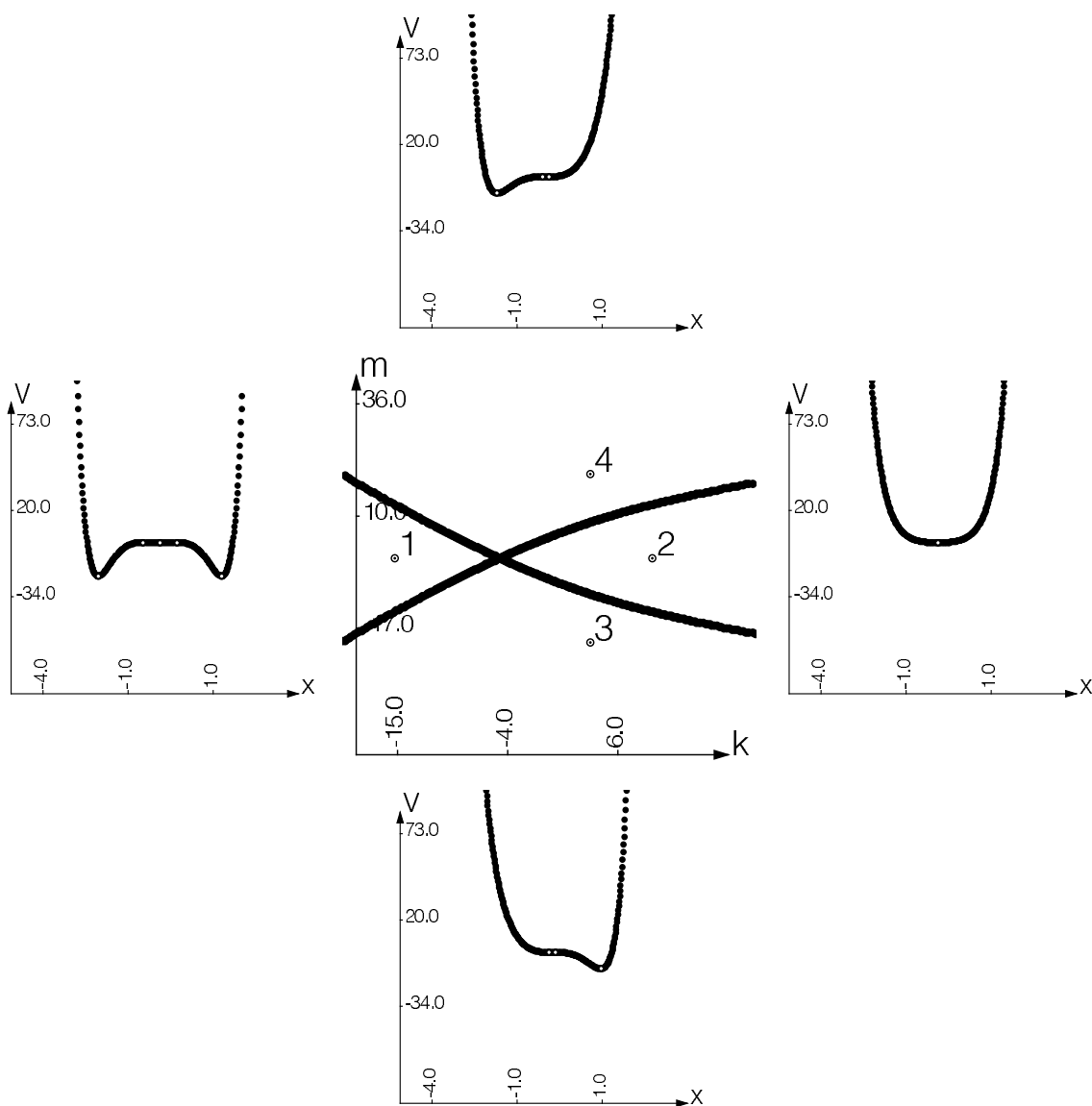


Рис. 5. Бифуркационное множество для 6-ярусного леса в плоскости «конкуренция  $k$  – мозаичность  $m$ » в случае  $w = 0$ ,  $a = 20$ .

В рамках нашей модели таковыми факторами являются бифуркации в плоскости «конкуренция  $k$  – мозаичность  $m$ » дана при фиксированных  $p = q = 0$ ;  $w = 0$ ,  $a = 20$  на рис. 5. Взятые точки:  $(k, m) = (-20, 0); (1, 0); (0, 10); (0, -10)$ .

### ЛИТЕРАТУРА

1. Москалюк Т.А. Курс лекций по биогеоценологии. URL: [http://www.botsad.ru/p\\_papers.htm](http://www.botsad.ru/p_papers.htm) (дата обращения: 12.05.2009).
2. Ризниченко Г.Ю. Экология математическая. URL: <http://www.library.biophys.msu.ru/MathMod/EM.HTML#e9> (дата обращения: 16.05.09)
3. Исаев А.С., Суховольский В.Г., Бузыкин А.И., Овчинникова Т.М. Сукцессионные процессы в лесных сообществах: модели фазовых переходов // Хвойные бореальной зоны. 2008. Т.25, № 1-2. С.9-15.
4. Woodcock A., Poston T. A geometrical study of the elementary catastrophes // Lectures Notes in Math. № 373. Springer, 1974. 257 p.
5. Постон Т., Стюарт И. Теория катастроф и её приложения. М. : Мир, 1980.
6. Гилмор Р. Прикладная теория катастроф. М. : Мир, 1984.
7. Динамика природных сообществ // Биология. Электронный учебник. URL: <http://www.ebio.ru/eko07.html> (дата обращения: 16.05.09).