

ТЕОРЕТИКО-КАТАСТРОФИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ СТАДИЙ СУКЦЕССИИ В ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВАХ

Решается задача математического описания смены лесного сообщества в сукцессионном процессе с учетом мозаично-ярусной структуры лесного биоценоза.

Ключевые слова: лесные насаждения, фитомасса, сукцессии, стадии, модели, фазовые переходы.

В статье [1] описывается смена лесного сообщества в рамках сукцессионного процесса, протекающего в лесном биоценозе, т.е. исследуется переход от одной стадии сукцессии к другой. Авторами используется аналогия с фазовыми переходами в физических системах. Модель фазового перехода второго рода предложена ими для описания сукцессионного перехода «лиственное насаждение – хвойное насаждение». Развитие лесного насаждения представлено как динамическая система:

$$\frac{dq}{dt} = \frac{\partial}{\partial q} G(q, X), \quad (1)$$

где q характеризует долю деревьев хвойных пород в насаждении, а $G(q, X) = G_0 + a(X - X_c)q^2 + bq^4$ характеризует вероятность трансформации (сукцессионного перехода) ценоза. Чем больше значение G , тем больше вероятность трансформации.

Здесь X – величина фитомассы лиственной части насаждения, X_c – критическое значение фитомассы лиственной части насаждения, при достижении которого в насаждении появляются хвойные деревья и начинается сукцессионный фазовый переход. Именно изменение величины X , ее переход через значение X_c , обеспечивает «лесной фазовый переход».

На наш взгляд, изменение величины X является производным фактором сукцессии. Подлинными причинами сукцессии в модели авторов работы, указанной выше, остаются невыясненными, и остаются скрытыми факторы, характеризующие развитие лесного биоценоза [1].

В данной статье предлагается описание смены стадий сукцессии в лесных сообществах на основе катастрофы «звезда» под влиянием таких эндогенных управляющих факторов, как конкуренция k , мозаичность m , антропогенное воздействие a и влажность почвы w . Перечисленные факторы во многом определяют динамику развития лесного биоценоза. При этом в нашей модели продуктивность фитомассы x является производным фактором.

Теоретико-катастрофическая модель лесного сообщества

В статье А.К. Гуца, Е.О. Хлызова для описания динамики развития шестиярусного леса предложено следующее уравнение:

$$\frac{dx}{dt} = \frac{\partial}{\partial x} V(x, k, m, a, w), \quad (2)$$

где $V(x, k, m, a, w) = \frac{\alpha}{8} x^8 + kx^4 + mx^3 + ax^2 + wx$ – потенциал леса, x – продуктивность фитомассы, $k < 0$ – наличие конкуренции, $m > 0$ – мозаичность леса, $a < 0$ – антропогенный фактор, $w < 0$ – недостаток влаги в почве [2].

Первый член $\alpha x^8/8$ ($\alpha > 0$) определяет наличием шести ярусов леса. Коэффициент $\alpha = \alpha_1 \alpha_2 \alpha_3 \alpha_4 \alpha_5 \alpha_6$, где α_j – доля фитомассы j -го яруса в фитомассе всего леса.

Уравнение (2) описывает так называемую катастрофу «звезда», а уравнение (1) катастрофу «сборка».

Берем

$$k = -c_k(CI - CI_0), \quad m = c_m \left(\frac{s^2}{\mu} - 1 \right),$$

$$a = -c_a(VAH - VAH_0), \quad w = c_w(W - W_0),$$

где CI – индекс конкуренции [3]; s^2/μ – коэффициент дисперсии, являющийся показателем равномерности распределения деревьев в пространстве; если s^2/μ близко к нулю, то распределение регулярное, к единице – случайное, а чем более единицы, тем контагиознее (пятнистее), т. е. мозаичнее; VAH – уровень антропогенной нагрузки на изучаемый район, равный отношению степени антропогенного воздействия к биоклиматическому потенциалу [4]; W – влажность почвы; c_k, c_m, c_a, c_w – постоянные коэффициенты.

Величины CI_0, VAH_0, W_0 – это критические значения факторов, обозначающие границы экологической устойчивости фитоценоза (либо, в зависимости от решаемой задачи, их характерные значения).

Равновесия биоценоза; сукцессия как последовательная смена равновесий

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

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

Равновесия лесного сообщества, описываемого уравнением (1), находятся как решения $x = x(k, m, a, w)$ уравнения

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

Лесную экосистему можно вывести из состояния равновесия многими способами. После такого нарушения равновесия новая экосистема сама себя восстанавливает. 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 [5].

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

Темпы сукцессий неодинаковы. На участке, лишенном 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 [5].

«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» [8].

На рис. 1 виден сукцессионный переход от лиственного насаждения к хвойному, который начинается, когда возраст лиственных в насаждении достигает 70–80 лет, и длится около 100–150 лет. За это время лиственный лес заменяется на темнохвойный с преобладанием (свыше 90 % деревьев) пихты и ели. При этом к 180 годам осина полностью элиминируется из состава насаждения [1].

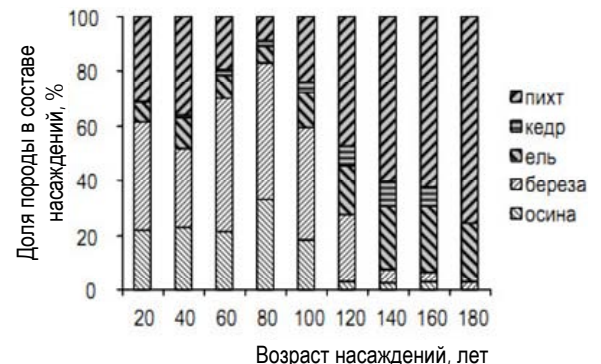


Рис. 1. Смена растительного сообщества хвойным (Таловское лесничество Большемуртинского лесхоза Красноярского края) [1]

В сходных условиях развиваются сходные сукцессии.

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. По этой причине стадию можно рассматривать как равновесное состояние, что мы и делаем в нашей модели.

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 еще 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 ее 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 фитосреды, т. е. накопление изменений фитосреды, поначалу благоприятных для фитоценоза, а затем неблагоприятных, и значит, характеризуют наступающую смену сообщества, смену равновесия.

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

При смене равновесия (стадии) в нашей модели меняется значение продуктивности фитомассы $x(t)$. Мы считаем, что разные ее значения, отвечающие устойчивым равновесным состояниям, соответствуют 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.

Если внешние факторы k, m, a, w , изменяясь в четырехмерном пространстве с осями k, m, a, w , пересекают так называемое бифуркационное множество B_V , то происходит (резкая) смена равновесия экосистемы, происходит то, что математики называют бифуркацией (катастрофой). 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:

$$\frac{\partial}{\partial x} V(x, k, m, a, w) = \frac{\partial^2}{\partial x^2} V(x, k, m, a, w) = 0.$$

Смена сообщества на фоне межвидовой конкуренции и изменения горизонтального распределения деревьев

Покажем, что смена сообщества, т. е. переход от одной стадии сукцессии к другой, от лиственного насаждения к хвойному насаждению, происходит при изменении фактора межвидовой конкуренции k на фоне заметного пространственного перераспределения мест произрастания деревьев в лесу m .

При этом будем считать, что значение влажности почвы и антропогенное воздействие фиксированы.

В рамках нашей модели мы рассматриваем потенциал $V(x, k, m, a, w)$ со значениями $\alpha = 1, p = 0, q = 0, w = 0, a = 20$. Иначе говоря, мы рассматриваем сечение бифуркационного множества B_V плоскостью $P = \{p = 0, q = 0, w = 0, a = 20\}$. Вид сечения $B_V \cap P$ в плоскости «конкуренция k – мозаичность m » дан на рис. 2 (в центре). На этой плоскости-сечении (k, m) отметим четыре точки: $1 = (-20, 0)$; $2 = (1, 0)$; $3 = (0, 10)$; $4 = (0, -10)$. В этих точках (k, m) построим графики потенциала $V(x, k, m, 20, 0)$ в плоскости (x, V) . Они даны на рис. 2. Устойчивым равновесиям отвечают локальные минимумы функции $V = V(x, k, m, 20, 0)$.

Мы видим, что если исходным было равновесие 2 (см. график потенциала справа на рис. 2 с номером 2), то переход от равновесия 2 к равновесию 4 означает уменьшение конкурентоспособности наблюдаемого насаждения k и значительные изменения пространственного распределения m деревьев в лесу. Происходит бифуркация (фазовый переход), поскольку на рис. 2 в центре в плоскости (k, m) мы переходим через бифуркационную линию $B_V \cap P$ в точке А. Рождается новое равновесие (см. график потенциала вверху на рис. 2 с номером 4). Дальнейшее падение конкурентоспособности старого насаждения k и уменьшение величины m , т. е. переход через $B_V \cap P$ в точке В, приводит к тому, что в лесу наблюдаются на равных деревья уже двух лесных сообществ (см. график потенциала слева на рис. 2 с номером 1). Рост конкуренции и новое изменение пространственного перераспределения деревьев ведет к тому, что ранее доминировавшее в лесу лиственное сообщество начинает исчезать (переход через $B_V \cap P$ в точке С), уступая место новому лесному сообществу (см. график потенциала слева на рис. 2 с номером 3). Это новое сообщество со временем в результате межвидовой конкуренции заме-

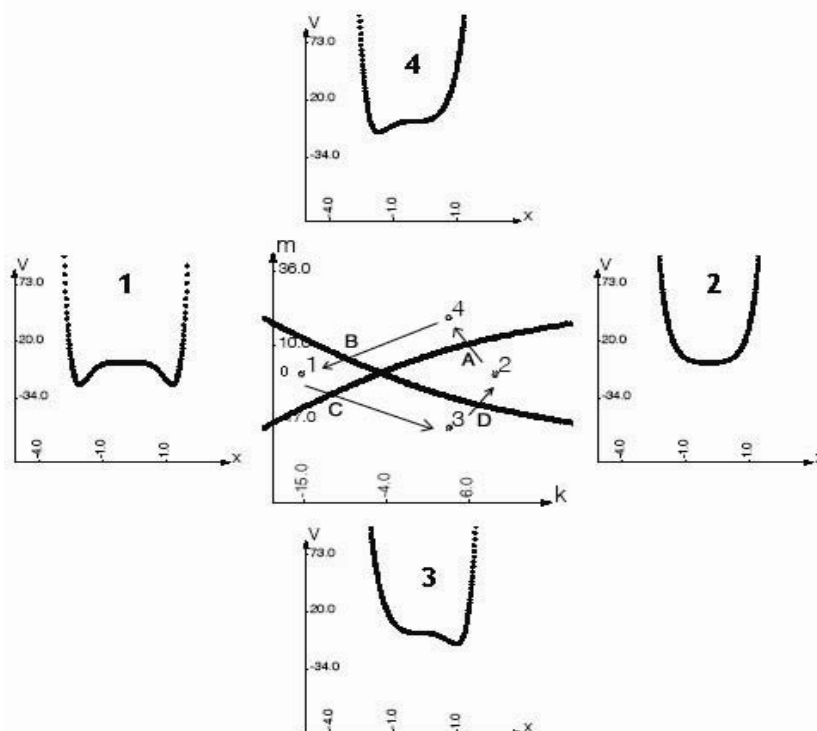


Рис. 2. Смена стадий сукцессии, т. е. лесных сообществ, на фоне межвидовой конкуренции и при изменении мозаичности леса

няет прежнее сообщество и начинает полностью доминировать (см. график потенциала справа на рис. 2 с номером 2). Это описывается переходом от 3 к 2, т. е. переход через $B_V \cap P$ в точке D.

Заметим, что новое насаждение – хвойное – в нашей модели имеет меньшую продуктивность фитомассы (соответствующий локальный минимум хвойного насаждения расположен левее локального минимума соответствующего предыдущему лиственному насаждению). Это неплохо согласуется, например, с данными по продуктивности сосновых и березовых насаждений, приведенных в статьях [6; 7].

Заключение

Предложенная модель демонстрирует свою способность хорошего описания многих сторон смены стадий сукцессии. Однако она является на данном этапе качественной, поскольку мы не нашли численных значений всех входящих в формулы констант. Ясно, для того чтобы это сделать, нужно проделать большую и кропотливую работу, собирая и анализируя множество данных, касающихся различных типов лесных сообществ в разных регионах России. Такая работа по силам только коллективу, состоящему из лесоводов, экологов, лесников и математиков.

ЛИТЕРАТУРА

[1] 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.

- [2] Гуц А. К., Хлызов Е. О. Модель ярусно-мозаичного леса и моделирование сукцессии // Математические структуры и моделирование. 2011. Вып. 23. С. 19–30.
- [3] Вайс А. А. Влияние конкуренции на размеры деревьев в условиях средней Сибири // Лесной комплекс: состояние и перспективы развития : VIII Междунар. науч.-техн. конф. (1–30 ноября 2007 г.). Брянск : Изд-во БГИТА, 2008. URL: http://science-bsea.narod.ru/2007/leskomp_2007/vais_vl.htm.
- [4] Большаник П. В., Игенбаева Н. О. Эколого-ландшафтное районирование Омского Прииртышья // География и природные ресурсы. 2006. № 3. С. 37–41.
- [5] Москалюк Т. А. Курс лекций по биогеоценологии. URL : http://www.botsad.ru/p_papers.htm (дата обращения: 12.05.2009).
- [6] Усольцев В. А., Ненашев Н. С., Белоусов Е. В., Плесовских Н. Ю. Биологическая продуктивность культур сосны в Омской области. URL: http://science-bsea.narod.ru/2004/leskomp_2004/usoltsev_biologih.htm.
- [7] Швиденко А., Щепаченко Д., Нильссон С., Булуй Ю. Модели и таблицы биологической продуктивности // Леса и лесное хозяйство России. Данные и анализ. URL: http://www.iiasa.ac.at/Research/FOR/forest_cdrom/home_ru.html.
- [8] Динамика природных сообществ // Биология : электронный учебник. URL: <http://www.ebio.ru/eko07.html> (дата обращения: 16.05.09).