

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 574.9

МОДЕЛИРОВАНИЕ ДИНАМИКИ ДРЕВОСТОЕВ

© 2015 г. Ф. С. Березовская¹, Г. П. Карев²

¹ Говардский университет

США, 20059, Вашингтон, округ Колумбия, 6-я улица, 2400

² Национальный центр биотехнологической информации

Национальный институт здоровья США

США, 20894, Мэрилэнд, Бетесда, корпус 38А

E-mail: fsberezo@hotmail.com, gkarev@gmail.com

Поступила в редакцию 01.03.2015 г.

Проблема описания процесса самоизреживания древостоев рассматривается с точки зрения общей теории и методов моделирования динамики биологических популяций и сообществ. Неоднородность является одним из фундаментальных факторов, определяющих динамику популяций как на эволюционных временах, так и на уровне времени жизни одного поколения. Проведенное исследование различных известных формул самоизреживания однопорodных древостоев в рамках теории неоднородных моделей популяций показало, что эти формулы являются решениями простейшей мальтузианской модели гибели неоднородной популяции с различными начальными распределениями мальтузианского параметра (интенсивности гибели). Показано, что все рассмотренные формулы описывают самоизреживание древостоев как один и тот же мальтузианский процесс гибели, но при различных условиях, которые в обобщенной форме учитываются начальным распределением. Примененные методы исследования динамики неоднородных мальтузианских моделей позволяют уточнить известные формулы самоизреживания и построить ряд новых, выбирая подходящее начальное распределение интенсивности гибели. Предложенные методы позволяют проверить различные гипотезы о начальном распределении интенсивности отпада деревьев для различных древостоев. Показано, что альтернативный подход к учету неоднородности состава насаждения может быть основан на многостадийной модели Лесли и использовании для моделирования модифицированной версии модели Полетаева. Получена простая модель, оперирующая лишь с тремя стадиями развития древостоя, но этого оказывается достаточно для хорошего совпадения реальных и расчетных данных. Найдено, что учет неоднородности насаждения даже в весьма упрощенной форме является не только необходимым, но и в определенной степени достаточным условием построения адекватных моделей самоизреживания древостоев.

Ключевые слова: самоизреживание, неоднородная популяция, мальтузианская модель гибели, эргодичность.

DOI: 10.15372/SJFS20150302

ВВЕДЕНИЕ

Проблема моделирования динамики древостоев является одной из старейших в лесной экологии, однако вполне удовлетворительной теории процессов самоизреживания до сих пор не существует. Множество различных факторов и процессов взаимодействия влияют

на процессы роста и гибели деревьев сложным и во многом стохастическим образом.

Даже задача самоизреживания однопорodных одновозрастных древостоев не может считаться полностью исследованной, несмотря на большое количество предложенных моделей. Можно выделить несколько основных типов таких моделей. Модели первого типа связы-

вают плотность древостоя с его возрастом; к ним относятся известные формулы Хильми, Терскова–Шмальгаузена, Каянуса, Воропанова и некоторые другие. Эти формулы ближе всего к таблицам хода роста, используемым в лесной экологии, они применяются также в гп-моделях (см., например, Leemans, Prentice, 1989); некоторые из этих формул будут более подробно рассмотрены в дальнейшем.

Графики известных формул изреживания не всегда обладают теми же качественными особенностями, что и экспериментальные кривые, в которых явно выделяются «фазы развития», разделенные точками перегиба. Исключением является формула Терсковых (Терсков, Терскова, 1980), дающая в двойном логарифмическом масштабе ломаную линию, в которой наличие «фаз развития» и границ между различными стадиями развития древостоя просто постулируется.

С другой стороны, количественное совпадение расчетных значений плотности насаждений с данными таблиц хода роста и с данными на пробных площадях также оставляет желать лучшего для многих из существующих формул изреживания.

Модели второго типа связывают плотность древостоя со средним размером деревьев. Наиболее известными являются «формула 3/2» и ее различные модификации (Reineke, 1933; Yoda et al., 1963; Weller, 1987; Zeide, 1987; Lonsdale, 1990; Tang et al., 1994; Ogawa, 2001). Эти соотношения также используются в компьютерных гп-моделях (Botkin, 1993).

Характер кривой изреживания до некоторой степени удается воспроизвести в эколого-физиологических моделях, где обычно предполагается, что процесс гибели деревьев состоит из двух стохастически независимых компонент: возрастной и конкурентной. Подобные модели используются как составные части в некоторых гп-моделях динамики древостоев (Leemans, Prentice, 1989; Shugart, 1984). Хотя ряд известных моделей изреживания укладывается в эту схему, она не является исчерпывающей. Так, в работах (Бузыкин и др., 1985, 1987) изучена компонента смертности, названная авторами дискриминационной, которая проявляется в виде интенсивной гибели деревьев, оставших в своем развитии от «среднего» по популяции дерева. В работе (Карев, 1995) построена математическая

модель изреживания, учитывающая все три компоненты смертности и при соответствующем подборе параметров дающая удовлетворительное согласие с качественным и количественным поведением кривой плотности насаждения. Эта модель имеет в основном теоретическую ценность: с ее помощью удастся построить математическую модель, описывающую процесс образования ценона из исходной группы близковозрастных деревьев в результате действия дискриминационной компоненты смертности. В то же время относительная сложность и большое количество свободных параметров в этой модели делают ее неудобной для применения в практических расчетах.

Подробные и сложные компьютерные модели используют явное описание локальных взаимодействий между деревьями, основанных на концепции экологического поля (Уранов, 1965; Mou et al., 1993; Li et al., 2000). Компьютерные симуляции используют также различные индексы конкуренции за ресурсы (Pacala, Silander, 1985; Галицкий, Комаров, 1979, 1987; Ford, Sorrensen, 1991; Weigelt, Jolliffe, 2003; Galitskii, 2006).

Количество возможных взаимодействий деревьев и способов влияния различных внешних условий на насаждение весьма велико; их сочетания могут по-разному влиять на смертность деревьев, и выявление ведущих из них является трудной задачей, которая обсуждалась, например, в работах (Pedersen, 1998; Franklin et al., 1987; Bossel, 1986). Возможные вариации генетической структуры деревьев также влияют на скорость изреживания. По-видимому, невозможно учесть все факторы, влияющие на скорость гибели деревьев, в рамках одной, даже очень подробной (и, следовательно, громоздкой и трудной для использования) модели.

Таким образом, остается актуальной задача создания феноменологической теории самоизреживания древостоев, которая позволяла бы построить простые модели с малым числом параметров, имеющие ясный «физический» смысл. При этом качественное поведение модели должно отвечать типичным кривым самоизреживания и при соответствующих значениях параметров должно достигаться удовлетворительное количественное совпадение решения модели с «эксперимен-

тальными» данными (под которыми подразумеваются данные по динамике численности древостоев на пробных площадях и таблицы хода роста).

Цель работы состоит не в конструировании новых формул самоизреживания, а в том, чтобы включить процесс самоизреживания в общие рамки моделирования популяционной динамики, в частности моделирования гибели популяций. При этом в отличие от большинства подходов, где древостой рассматривается как состоящий из одинаковых (в среднем) деревьев при возможно различных локальных свойствах местообитания, мы рассматриваем древостой, даже одновозрастный и однопородный, как совокупность неидентичных особей с различной вероятностью гибели. Такой подход использовался в некоторых компьютерных симуляциях (см., например, Adler, 1996, Li et al., 2000), но не в аналитических моделях.

Наш подход основан на применении общей теории динамики неоднородных популяций к проблеме самоизреживания древостоев (Karev, 2003, 2010a,b).

МЕТОДЫ

Рассмотрим модель популяции с «распределенным» значением некоторых параметров, например скорости размножения и/или гибели. Предположим, что каждая особь популяции имеет собственные постоянные значения этих параметров, которые зависят от индивидуальных свойств особи и усредненных характеристик местообитания и не меняются со временем.

Каким образом неоднородность состава популяции может повлиять на ее динамику? Для ответа на этот вопрос построены математические модели неоднородных популяций различной степени сложности и развиты методы их исследования (Karev, 2003, 2010a,b). Показано, что даже для сравнительно простых моделей популяций распределенность параметров может привести к появлению новых динамических режимов, качественно отличных от поведения исходной модели.

Простейшей моделью гибели популяции является мальтузианская $\frac{dN(t)}{dt} = -aN(t)$, где N – численность популяции, a – интенсив-

ность гибели (мальтузианский параметр). Рассмотрим неоднородную версию этой модели, в которой особи могут иметь различную интенсивность гибели. Назовем a -клоном группу всех особей популяции, имеющих значение мальтузианского параметра, равное a ; обозначим через $l(t, a)$ численность a -клона в момент времени t . Вся популяция состоит их непересекающихся a -клонов, динамика каждого из которых описывается уравнением

$$\frac{dl(t, a)}{dt} = -al(t, a). \quad (1)$$

Начальное распределение параметра $P(0, a) = \frac{l(0, a)}{N(0)}$ предполагается заданным. Общая численность популяции в момент t

$$N(t) = \int_A l(t, a) da, \quad (2)$$

где A – область значений параметра a .

Очевидно, $l(t, a) = l(0, a) \exp(-at)$ – решение уравнения (1), тогда

$$N(t) = \int_A \exp(-at) l(0, a) da = \Lambda(t), \quad (3)$$

где мы обозначили через $\Lambda(t) = \int_A \exp(-at) \times l(0, a) da$ преобразование Лапласа начальной плотности $l(0, a)$.

В эквивалентной форме

$$N(t) = N(0) \int_A \exp(-at) P(0, a) da = N(0) L(t), \quad (4)$$

где $L(t) = \int_A \exp(-at) P(0, a) da$ – преобразование Лапласа начального распределения $P(0, a)$.

Нетрудно показать, что

$$\frac{dN}{dt} = -E_t a, \quad (5)$$

где $E_t a = \int_A \frac{al(t, a)}{N(t)} da$ – среднее значение параметра в момент t , которое может быть вычислено по формуле

$$E_t a = -\frac{d}{dt} \ln \Lambda(t),$$

и что

$$\frac{dE_t a}{dt} = -\sigma_t^2(a), \quad (6)$$

где $\sigma_t^2(a)$ – дисперсия параметра в момент t (Karev, 2003).

Теоретически все моменты распределения мальтузианского параметра вычисляются из явного выражения для распределения в момент t :

$$\begin{aligned} P(t, a) &= \frac{l(t, a)}{N(t)} = \frac{\exp(-at)}{L(t)} P(0, a) = \\ &= \frac{\exp(-at)}{\Lambda(t)} l(0, a). \end{aligned} \quad (7)$$

Эта формула является основным результатом теории мальтузианских моделей, но ее практическая польза ограничена, поскольку начальное распределение $P(0, a)$ или начальная плотность $l(0, a)$, как правило, неизвестны. Однако теория дает неожиданную возможность оценить начальную плотность исходя из известной динамики древостоя $N(t)$. Величина $N(t)$ вычисляется по формуле (3) как преобразование Лапласа от начальной плотности. Тогда эта начальная плотность может быть вычислена по известным формулам как обратное преобразование Лапласа от $N(t)$. Более подробно этот вопрос будет рассмотрен ниже на примерах формул самоизреживания.

Из уравнений (5) и (6) вытекает важное утверждение о том, что моделирование динамики неоднородной популяции на основе только среднего значения скорости роста или гибели (в предположении, что это среднее значение не меняется со временем) может быть некорректным и необходимо учитывать хотя бы дисперсию распределения, поскольку среднее значение мальтузианского параметра уменьшается со скоростью, равной его текущей дисперсии. Подчеркнем, что все естественные популяции неоднородны по многим параметрам (противоположный пример – лабораторные «чистые линии»). Близки к однородным многие искусственные насаждения, следствием чего нередко является массовая и почти одновременная гибель насаждения. Этот факт противоречит известным моделям и таблицам хода роста естественных насаждений и еще раз показывает принципиальную важность неоднородности древостоев в процессе роста и самоизреживания.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

1. Мальтузианские модели и формулы самоизреживания. Мальтузианская модель (1)–(4) является простейшей моделью гибели неоднородной популяции. Тем не менее многие хорошо известные формулы самоизреживания служат решением этой модели при тех или иных начальных распределениях мальтузианского параметра.

Рассмотрим некоторые известные формулы самоизреживания с точки зрения развитой теории. Для этого надо найти такое начальное распределение (или плотность) мальтузианского параметра, чтобы решение модели при этом распределении совпадало с формулой. Это обратная задача теории неоднородных моделей (см. выше). Рассмотрим ее подробнее. Пусть $N(t)$ – плотность древостоя как функция времени (возраста), задаваемая формулой самоизреживания. Чтобы это $N(t)$ совпадало с решением (4) модели (1), (2), нужно, чтобы нашлось такое начальное распределение, что $N(t) = N(0)L(t)$. Такое начальное распределение, если оно существует, определяется по формуле

$$P(0, a) = L^{-1} \left(\frac{N(t)}{N(0)} \right), \quad (8)$$

где L^{-1} – обратное преобразование Лапласа.

Используя эту формулу, можем восстановить гипотетическое начальное распределение мальтузианского параметра в предположении, что $N(t)$ известно. Продемонстрируем этот подход на примере хорошо известной формулы самоизреживания Хильми (1957, 1976):

$$N(t) = N(0) \exp(-a_0(1 - \exp(-ct))), \quad (9)$$

где a_0, c – постоянные коэффициенты.

Заметим, что формула (9) совпадает (с точностью до знака) с известной функцией Гомпертца, широко используемой в различных областях биологического моделирования, хотя эта формула выведена из других (энергетических) соображений.

Для нас важно, что выражение $\exp(-a(1 - \exp(-\lambda)))$ является преобразованием Лапласа распределения Пуассона. Пусть мальтузианский параметр принимает в начальный момент времени значения $a_i = ic$ с вероятностью

$p_i = \exp(-a_0) \frac{a_0^i}{i!}$. Тогда решение модели, полученное по формуле (4), имеет вид

$$\begin{aligned} \frac{N(t)}{N(0)} &= \sum_{i=0}^{\infty} \exp(-a_i t) p_i = \\ &= \sum_{i=0}^{\infty} \exp(-ict) \exp(-a_0) \frac{a_0^i}{i!} = \\ &= \exp(-a_0) \sum_{i=0}^{\infty} \frac{(a_0 e^{-ct})^i}{i!} = \exp(-a_0) \exp(a_0 e^{-ct}) = \\ &= \exp(-a_0(1 - \exp(-ct))), \end{aligned}$$

и мы получаем в точности формулу Хильми.

Таким образом, формула Хильми описывает процесс мальтузианского изреживания насаждения, состоящего из бесконечного числа таких групп, что группа со скоростью гибели $a = ic$ имеет начальный размер $l(0, i) = N(0) \exp(-a_0) \frac{a_0^i}{i!}$.

Очевидно, реальное насаждение не может состоять из бесконечного числа групп, тем более что при их большом числе начальный размер группы оказывается сколь угодно мал, а скорость гибели сколь угодно велика. Более того, модель предполагает существование нулевой группы, в которой скорость гибели равна 0. Поэтому рассмотрим версию модели, в которой насаждение разбивается лишь на конечное число групп, так что мальтузианский параметр может принимать конечное число значений $a_i = ic$, $i = 1, \dots, k$; вероятности этих значений в начальный момент времени равны соответственно $p_i^* = C(k) \exp(-a_0) \frac{a_0^i}{i!}$, где нормирующий множитель $C(k)$ выбран так, чтобы $\sum_{i=1}^k p_i^* = 1$. В этом случае решение модели имеет вид

$$N(t) = N(0) C(k) \sum_{i=1}^k \frac{(a_0 e^{-ct})^i}{i!}. \quad (10)$$

В рамках теории мальтузианских моделей эта формула содержательно более приемлема, чем формула (9), соответствующая случаю $k = \infty$. Кроме того, мы получаем возможность оценить неизвестное заранее число групп k с различным «жизненным уровнем», выбирая то из них, при котором достигается наилучшее согласование с данными. Компьютерные

эксперименты показали, что, например, для сосновых насаждений $k = 7-10$. При этом точность описания данных выше, чем для формулы Хильми, и составляла менее 5 % среднеквадратического отклонения.

2. Формулы Каянуса и Воропанова. Формула Каянуса имеет вид

$$N(t) = \frac{b_1 + b_2 t}{t^2}. \quad (11)$$

Ее частным случаем (при $b_2 = 0$) является формула Воропанова: $\sqrt{N} t = const$ (см., например, Терсков, Терскова, 1980).

Обратное преобразование Лапласа от $\frac{b_1 + b_2 t}{t^2}$ дает выражение $b_1 a + b_2$. Это значит, что формула Каянуса (11) является решением мальтузианской модели (1), (2) при начальной плотности мальтузианского параметра $l(0, a) = b_1 a + b_2$. Это утверждение легко проверить, используя формулу (3).

Неограниченно большие значения скорости гибели нереалистичны, поэтому разумной модификацией формулы Каянуса является предположение о том, что $a \leq v$, где v – некоторая постоянная. Тогда начальное распределение мальтузианского параметра задается формулой

$$P(0, a) = C(v)(b_1 a + b_2), \quad 0 < a < v, \quad (12)$$

где $C(v)$ – нормализующая постоянная.

Итак, предположим, что начальное распределение является линейной функцией (12) мальтузианского параметра в некотором интервале. Тогда решение модели (1), (2) дает модификацию формулы Каянуса

$$N(t) = \frac{N(0)(b_1 + b_2 t - e^{-tv}(b_1 + b_2 t + b_1 tv))}{t^2 v \left(\frac{b_1 v}{2} + b_2 \right)}. \quad (13)$$

Динамика древостоев описывается модифицированной формулой (13) заметно лучше, чем исходной формулой Каянуса. Например, для нормальных сосновых насаждений среднеквадратичное отклонение табличных и расчетных (по формуле (11)) значений оказывается около 9 %, в то время как эта величина для формулы (13) составляет менее 5 %.

Кроме того, мы получаем возможность оценить интервал значений скоростей гибели в неоднородной модели изреживания, выбирая границу с тем, чтобы минимизировать

среднеквадратичное отклонение расчетных и реальных данных. Так, для сосновых насаждений $\nu < 0.2$ (напомним, что для формулы Каянуса $\nu = \infty$).

3. Степенная формула. Графики типичных данных самоизреживания в больших возрастных интервалах близки к прямой линии в двойной логарифмической шкале (Терсков, Терскова, 1980). Такой график соответствует степенной зависимости

$$N(t) \sim t^{-k}, \quad k = \text{const.} \quad (14)$$

Формула (14) является решением модели (1), (2), если начальная плотность скорости изреживания $l(0, a) \sim a^{k-1}$. Предположим снова, что значения мальтузианского параметра должны быть ограничены. Тогда начальное распределение имеет вид

$$P(0, a) = C(v)a^{k-1}, \quad 0 < a < v,$$

где нормализующая постоянная $C(v) = \frac{k}{v^k}$. Решение модели (1), (2) с этим начальным распределением дается формулой

$$N(t) = N(0) \frac{k}{v^k} t^{-k} (\Gamma(k) - \Gamma(k, tv)), \quad (15)$$

где $\Gamma(k)$ – гамма-функция, $\Gamma(k, tv)$ – неполная гамма-функция; $\Gamma(k, tv) \rightarrow 0$ при $tv \rightarrow \infty$, так что формула (15) сводится к (14).

Динамика древостоев описывается модифицированной формулой (15) несколько лучше, чем исходной формулой (14). Например, формула (15) при $k = 1.33$, $\nu = 0.27$ описывает изреживание сосновых насаждений I бонитета (Загребев и др., 1992) со среднеквадратичным отклонением $< 4.5\%$.

Многие известные вероятностные распределения могут рассматриваться как правдоподобные приближения для распределения мальтузианского параметра в моделях самоизреживания. В качестве важного примера рассмотрим широко используемое Γ -распределение

$$P(0, a) = \frac{s(a-b)^{k-1} e^{-(a-b)s}}{\Gamma(k)},$$

где $0 < b \leq a < \infty$, s, k, b – положительные постоянные.

Решение модели (1), (2) с начальным Γ -распределением имеет вид

$$N(t) = N(0) e^{-bt} \left(\frac{s}{s+t} \right)^k \quad (16)$$

Эта формула является обобщением степенной зависимости (14) и представляет собой комбинацию экспоненциального и степенного законов изреживания.

Пусть теперь мальтузианский параметр принимает конечное число значений, $a_k = ck$, $c = \text{const}$, с вероятностями $p_k = C(n)p^k$, $k = 1, \dots, n$, $p = \text{const} < 1$, $C(n) = \frac{1-p}{1-p^{n+1}}$ – нормирующий множитель; это усеченное геометрическое распределение. Тогда

$$\begin{aligned} N(t) &= N(0) \sum_{k=1}^n e^{-kct} p_k = \\ &= N(0) C(n) e^{-ct} \frac{p(1-p^n \exp(-cnt))}{1-p \exp(-ct)}. \end{aligned} \quad (17)$$

Предположение о том, что начальное распределение является равномерным, вполне естественно. Пусть, например, начальная плотность параметра постоянна в интервале $(0, v)$. Тогда при $b_1 = 0$ получаем частный случай модифицированной формулы Каянуса (13)

$$N(t) = \frac{N(0)(1 - \exp(-vt))}{vt}. \quad (18)$$

Как показали компьютерные эксперименты, эта формула не соответствует реальным данным, следовательно, предположение о равномерном распределении в интервале $(0, v)$ должно быть отвергнуто. Однако если предположить, что параметр равномерно распределен в интервале (u, v) , $u > 0$, то соответствующая формула плотности

$$N(t) = N(0) e^{-ut} \frac{1 - e^{-(v-u)t}}{(v-u)t}$$

дает хорошее описание данных.

Наконец, приведем формулу, которая является аппроксимацией решения мальтузианской модели при любом начальном распределении, сосредоточенном вблизи среднего значения, у которого моменты порядков, больших 2, пренебрежимо малы по сравнению со средним значением a_0 и дисперсией σ_0^2 . Для этого в формуле (4) разложим экспоненту в ряд Тейлора:

$$\begin{aligned} \frac{N(t)}{N(0)} &= \int_A \exp(-at) P(0, a) da = \\ &= \int_A e^{-a_0 t} \left(1 - (a - a_0)t + \frac{(a - a_0)^2}{2} t^2 - \dots \right) P(0, a) da. \end{aligned}$$

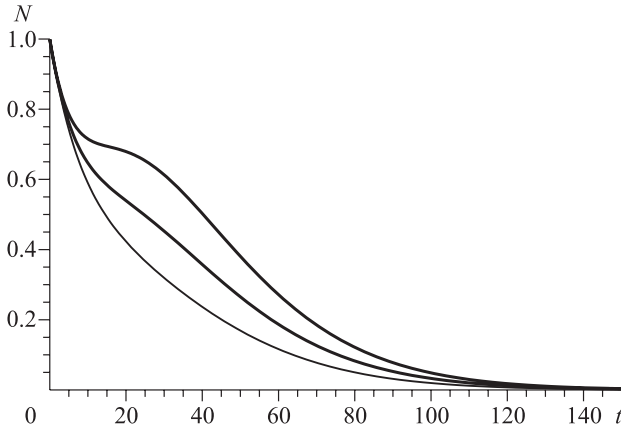


Рис. 1. Графики кривых (19) в зависимости от дисперсии мальтузианского параметра. Слева направо: $\sigma_2^0 = 0.14$, $\sigma_2^0 = 0.25$, $\sigma_2^0 = 0.36$; во всех случаях $a_0 = 0.45$.

Отбрасывая члены порядков, больших 2, получаем

$$N(t) \cong N(0)e^{-a_0 t} \left(1 + \frac{\sigma_0^2}{2} t^2 \right). \quad (19)$$

Типичные графики кривых (19) показаны на рис. 1.

Формула (19) может быть использована для описания процесса самоизреживания, если дисперсия мала по сравнению со средним значением, однако точность описания реальных данных не слишком высока. Это говорит о том, что в реальных древостоях разброс значений интенсивности смертности весьма велик, следовательно, неоднородность древостоев должна быть принята во внимание.

Эволюция распределения мальтузианского параметра в каждом отдельном случае может быть легко отслежена с помощью формулы (7). Так, на рис. 2 показана динамика Γ -распределения. Основной качественной особенностью эволюции распределений в мальтузианской модели изреживания является то, что с течением времени распределение «стягивается» к наименьшему возможному значению мальтузианского параметра. Это легко понять, глядя на уравнение (6): среднее значение параметра уменьшается до тех пор, пока дисперсия отлична от нуля.

Общая количественная характеристика отклонения текущего распределения параметра от начального может быть получена в терминах относительной энтропии или расхождения Кульбаха–Либлера (Karev, 2010b). По определению расхождение между распре-

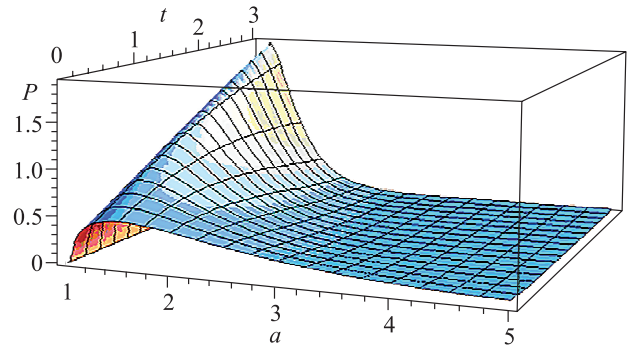


Рис. 2. Динамика распределения мальтузианского параметра при начальном Γ -распределении.

делением P_t и начальным распределением P_0 равно

$$I[P_t : P_0] = \int_A \frac{P(t, a) \ln(P(t, a))}{P(0, a)} da.$$

Применяя это определение к начальному и текущему распределениям мальтузианской модели (1), (2) и пользуясь формулой (4), получаем

$$\begin{aligned} I[P_t : P_0] &= \int_A P(t, a)(-at - \ln L(t)) da = \\ &= -tE_t[a] - \frac{\ln N(t)}{N(0)}. \end{aligned} \quad (20)$$

Дифференцируя это равенство и учитывая формулы (5) и (6), получаем

$$\frac{dI[P_t : P_0]}{dt} = t\sigma^2(t). \quad (21)$$

Расхождение $I[P_t : P_0]$, равное 0 в начальный момент времени, возрастает согласно уравнению (21), при этом скорость роста определяется текущей дисперсией параметра. Интересно, что это утверждение имеет общий характер, не зависящий от вида конкретных распределений, в то же время предельное значение зависит от начального распределения. Так, несложные вычисления показывают, что для пуассоновского начального распределения, дающего формулу Хильми (9), $I[P_t : P_0] \rightarrow a_0$, а для Γ -распределения (18) $I[P_t : P_0] \rightarrow \infty$.

4. Закон Шмальгаузена и модель Лесли–Полетаева. Как показано в монографии (Терсков, Терскова, 1980), плотность древостоев на всем возрастном интервале в двойной логарифмической шкале имеет вид

рифмической шкале хорошо описывается ломаной линией, состоящей из нескольких (от 2 до 4) отрезков, каждый из которых отвечает различным стадиям развития древостоя и описывается степенной функцией с соответствующим показателем. Закон «кусочно-степенного роста» применительно к росту организмов и отдельных органов экспериментально обнаружен и сформулирован Шмальгаузенем (1935).

Для объяснения «ломаной Шмальгаузена» недостаточно констатировать наличие различных этапов в развитии органа, организма или популяции и описывать каждый из них отдельной, не связанной с другими моделью. Познавательную ценность может иметь модель, описывающая процесс развития в целом с закономерным переходом от одного этапа к другому, обусловленным внутренней динамикой модели.

Значительный шаг в понимании возможного происхождения закона Шмальгаузена сделан в работе И. А. Полетаева (1980). Важной особенностью модели Полетаева является то, что для объяснения существенно «нелинейного» закона Шмальгаузена была предложена многокомпонентная линейная модель. Аналогичная модель применима для описания не только роста, но и гибели популяции, в частности процесса самоизреживания (Karev, Berезovskaya, 2003).

Предположим, что деревья в насаждении могут быть разделены на m непересекающихся групп с плотностями $n_1(t), \dots, n_m(t)$ так, что особи, принадлежащие k -й группе, гибнут с интенсивностью d_k , а выжившие особи k -й группы при $k < m$ переходят в $(k + 1)$ -ю группу с интенсивностью b_k . В применении к насаждениям k -й группе деревьев может отвечать либо возрастной период (латентный, прегенеративный, генеративный, постгенеративный), либо, более дифференцированно, k -е возрастное состояние деревьев. Другой интерпретации соответствует разделение деревьев по уровням жизненности: нормальная, пониженная, низкая, сублетальная.

Динамика такого насаждения описывается системой

$$\begin{aligned} \frac{dn_1}{dt} &= -b_1 n_1 - d_1 n_1, \\ \frac{dn_2}{dt} &= b_1 n_1 - b_2 n_2 - d_2 n_2, \\ &\dots \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \frac{dn_{m-1}}{dt} &= b_{m-2} n_{m-2} - b_{m-1} n_{m-1} - d_{m-1} n_{m-1}, \\ \frac{dn_m}{dt} &= b_{m-1} n_{m-1} - d_m n_m. \end{aligned} \quad (22)$$

Система (22) представляет собой вариант известной модели Лесли, позволяющей исследовать динамику численности популяции со сложной внутренней структурой. Однако в применении к конкретной проблеме самоизреживания отсутствие ограничений на количество групп и на зависимость интенсивности смертности и перехода от номера группы может лишить модель эвристического содержания. Например, если разбить деревья в насаждении на «группы», соответствующие десятилетним возрастным интервалам, то подходящим выбором коэффициентов модели, очевидно, можно со 100%-м совпадением описать данные любой таблицы хода роста, но пользы от такой модели не больше, чем от численной аппроксимации табличных значений. Поэтому задача состоит в том, чтобы найти версию модели с минимальным числом переменных и параметров, которая сохраняет качественные особенности кривых самоизреживания и удовлетворительно описывает реальные данные. Такая модель может дать новые знания о моделируемом процессе.

Исследование различных вариантов модели и компьютерные эксперименты показали, что искомым вариантом является модель с тремя группами. Случай $m = 2$ не позволяет добиться достаточно высокого совпадения расчетных и табличных данных, а увеличение количества промежуточных групп ($m > 3$) не приводит к значимому уменьшению отклонения по сравнению со случаем $m = 3$. Более того, достаточно ограничиться случаем, когда интенсивности отпада деревьев и переходов в первой и второй группах одинаковы и в начальный момент все деревья находятся в первой группе. В результате приходим к системе

$$\begin{aligned} \frac{dn_1}{dt} &= -a n_1 - b n_1, \\ \frac{dn_2}{dt} &= b n_1 - a n_2 - b n_2, \\ \frac{dn_3}{dt} &= b n_2 - c n_2, \\ N(t) &= n_1(t) + n_2(t) + n_3(t) \end{aligned} \quad (23)$$

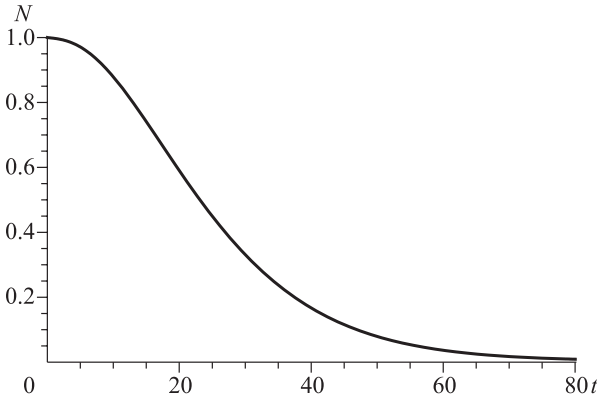


Рис. 3. График типичного решения модели (23).

с начальными условиями $n_1(t_0) = N(t_0)$, $n_2(t_0) = n_3(t_0)$.

Параметры a , b , c выбираются с тем, чтобы минимизировать среднеквадратичное отклонение расчетных и реальных данных. Решение $N(t)$ модели (23) при соответствующих значениях параметров монотонно убывает и может иметь две точки перегиба, причем одна из них находится вблизи начального момента времени (Karev, Berezovskaya, 2003). График типичного решения модели представлен на рис. 3.

Результаты верификации и компьютерных экспериментов с моделью (23) показали, что построенная модель динамики насаждения удовлетворительно решает поставленную задачу: модель имеет ясную интерпретацию, зависит лишь от трех параметров, ее качественное поведение отвечает особенностям наблюдаемых кривых динамики, во всех без исключения случаях имеет место высокая степень совпадения расчетных и натурных данных динамики однопородных древостоев различных пород и бонитетов.

Многостадийная модель Лесли–Полетаева может быть использована также для изучения динамики древостоев, когда учитывается процесс возобновления. Пусть $B(t)$ – скорость появления новых деревьев в насаждении. Тогда в модифицированной модели первое уравнение системы (22) принимает вид

$$\frac{dn_1}{dt} = B - b_1 n_1 - d_1 n_1, \quad (24)$$

а все остальные уравнения остаются без изменения.

В стационарном состоянии популяции $B = \text{const}$ и $\frac{dn_i}{dt} = 0$ для всех i ; нетрудно показать, что тогда

$$n_i = \frac{n_{i-1} b_{i-1}}{b_i + d_i} = B \prod_{k=1}^{i-1} \frac{b_k}{\prod_{k=1}^i (b_k + d_k)}. \quad (25)$$

Обозначим $T_i = \prod_{k=1}^{i-1} \frac{b_k}{\prod_{k=1}^i (b_k + d_k)}$, тогда

$$\begin{aligned} T_i &= \frac{1}{b_i} \prod_{k=1}^i \frac{b_k}{b_k + d_k} = \frac{1}{b_i} \prod_{k=1}^i \left(1 + \frac{d_k}{b_k}\right)^{-1} = \\ &= \frac{1}{b_i \prod_{k=1}^i (1 + c_k)}, \end{aligned} \quad (26)$$

где $c_k = \frac{d_k}{b_k}$.

Уравнение (25) теперь может быть записано в виде

$$\frac{n_i}{T_i} = N = \text{const}. \quad (27)$$

Следовательно, на плоскости (T, n) точки с координатами (T_i, n_i) лежат на прямой линии с тангенсом угла наклона, равным B .

Мы можем интерпретировать величину T_i как усредненное «время жизни» i -й стадии, которое учитывает и зависит только от интенсивности смертности и перехода. Уравнение (27) отражает «эргодическое свойство» системы в стационарном состоянии, которое означает, что размер каждой стадии пропорционален среднему времени жизни этой стадии.

Пусть $d_k \sim d = \text{const}$, $b_k \sim b = \text{const}$, тогда $T_k \sim \frac{1}{b} c^{-k}$, где $c = \frac{d}{b}$, так что

$$M_k = T_k N \sim \frac{1}{b} c^{-k}. \quad (28)$$

Таким образом, мы снова получаем степенной закон, но в другом контексте: формула Шмальгаузена означала степенную зависимость размера популяции от времени (возраста), а соотношение (28) характеризует стационарное состояние насаждения и означает степенную зависимость размера стадии от ее номера в порядке появления. Отметим, что степенные зависимости вида (28) обнаружены в удивительно разнообразных биологических системах (Albert, Barabasi, 2002; Karev et al., 2002; Koonin et al., 2002), а также в эконо-

мике (Pareto, 1897), лингвистике (Zipf, 1949), сетевом моделировании (Mendes, Dorogovtsev, 2003) и т. д. Можно утверждать, что по степени распространенности и универсальности степенной закон, или распределение Парето, уступает только нормальному закону распределения.

Вернемся к эргодическому свойству модели Лесли–Полетаева (22), (24); соотношение (27) является частным случаем «эргодической гипотезы в биологии», относящейся к стационарным состояниям лесных экосистем и сформулированной А. М. Молчановым (1992) следующим образом. Пусть θ_i – площадь, занимаемая i -м биоценозом в стационарном состоянии сукцессионной последовательности; тогда $\frac{\theta_i}{T_i} = K = \text{const}$ для всех i , где T_i – среднее время возобновления i -го ценоза, K – эргодическая постоянная, универсальная для всех стадий рассматриваемой сукцессионной системы.

Эргодическая гипотеза и более общие теоремы доказаны в работах (Карев, 1997, 1999) в рамках структурной модели сукцессий. Эти результаты интересны не только с теоретической точки зрения, они дают методы для вычисления собственных времен, эргодической постоянной и в конечном счете – практический метод для оценки отклонения текущего состояния экосистемы от стационарного состояния. Этот подход использован для верификации сукцессионной схемы, оценки текущего состояния и прогноза динамики смешанных бореальных лесов на примере Приокско-Террасного заповедника (Karev, Korotkov, 2008).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В данной работе мы попытались рассмотреть проблему описания процесса самоизреживания древостоев с точки зрения общей теории и методов моделирования динамики биологических популяций и сообществ. Неоднородность является одним из фундаментальных факторов, определяющих динамику популяций как на эволюционных временах, так и на уровне времени жизни одного поколения. Исследование различных известных формул самоизреживания однопородных древостоев в рамках теории неоднородных моделей популяций показало, что эти формулы являются

решениями простейшей мальтузианской модели гибели неоднородной популяции с различными начальными распределениями мальтузианского параметра (интенсивности гибели). Таким образом, все рассмотренные формулы описывают самоизреживание древостоев как один и тот же мальтузианский процесс гибели, но при различных условиях, которые в обобщенной форме учитываются начальным распределением.

Примененные методы исследования динамики неоднородных мальтузианских моделей позволяют уточнить известные формулы самоизреживания и построить ряд новых, выбирая подходящее начальное распределение интенсивности гибели. Например, выбор гамма-распределения в качестве начального позволяет получить весьма полезную формулу, не предлагавшуюся ранее в литературе. Также есть основания выбрать в качестве начальных лог-нормальное или усеченное нормальное распределение, но соответствующие формулы для численности популяции оказываются слишком громоздкими. С другой стороны, те же методы позволяют проверить различные гипотезы о начальном распределении интенсивности отпада деревьев для различных древостоев. Например, хотя равномерное распределение кажется возможным вариантом, соответствующая ему формула динамики не позволяет с приемлемой точностью описать процесс самоизреживания древостоев, так что гипотеза о равномерном распределении интенсивности отпада деревьев должна быть отвергнута.

Альтернативный подход к учету неоднородности состава насаждения может быть основан на многостадийной модели Лесли. Модель этого типа была предложена И. А. Полетаевым для объяснения эмпирической «кусочно-степенной» формулы развития организма И. И. Шмальгаузена. Аналогичные закономерности, но с «противоположным наклоном» эмпирической кривой были найдены И. А. и М. И. Терсковыми в динамике различных древостоев. Оказалось, что и в этой ситуации применима версия модели Полетаева, модифицированная таким образом, чтобы описывать не рост, а отпад деревьев. Полученная простая модель оперирует лишь с тремя стадиями развития древостоя, но этого оказывается достаточно для хорошего совпадения

реальных и расчетных данных. Таким образом, мы приходим к выводу, что учет неоднородности насаждения даже в весьма упрощенной форме является не только необходимым, но и в определенной степени достаточным условием построения адекватных моделей самоизреживания древостоев.

Многостадийная модель Лесли–Полетаева, учитывающая процесс возобновления, обладает «эргодическим свойством»: в стационарном состоянии системы плотности насаждения на каждой стадии развития пропорциональны «собственным временам» развития каждой стадии. Этим интересным и полезным свойством могут обладать модели лесных сообществ на разных уровнях организации. «Эргодическая гипотеза» сформулирована А. М. Молчановым в применении к лесным территориям. Математическое доказательство этой гипотезы возможно только в рамках точно определенной математической модели; структурная модель сукцессий (Карев, 1997) позволила точно сформулировать и доказать ряд эргодических теорем, приложимых к лесным сообществам. Существенно, что структурная модель сукцессий является иерархической (Chertov et al., 1999), начинаясь с модели роста отдельного дерева и заканчиваясь лесной территорией, но ее основным строительным блоком является модель ценона – «элементарной» (хотя и сложно устроенной) единицы лесного покрова. Концепция ценона выдвинута и разработана в работах Р. Г. Хлебопроста с соавторами. Модель динамики однопородного одновозрастного древостоя является составной частью модели ценона и входит в основание иерархической системы моделей лесных сообществ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бузыкин А. И., Гавриков В. Л., Секретенко О. П., Хлебопрос Р. Г. Анализ структуры древесных ценозов. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1985. 98 с.

Бузыкин А. И., Гавриков В. Л., Секретенко О. П., Хлебопрос Р. Г. Структура древесных ценозов // Чтения памяти акад. В. Н. Сукачева. М.: Наука, 1987. Т. 5. С. 64–82.

Галицкий В. В., Комаров А. С. О моделировании роста растений // Изв. АН СССР. Сер. биол. наук. 1979. Т. 5. С. 714–723.

Галицкий В. В., Комаров А. С. Дискретные модели популяций растений // Математическое моделирование. Нелинейные системы. М.: Наука, 1987. С. 59–103.

Загреев В. В., Баранов А. Ф., Гусев Н. Н., Мошкалева А. Г., Сухих В. И., Швиденко А. З. Общесоюзные нормативы для таксации лесов (справочник). М.: Колос, 1992. 495 с.

Карев Г. П. Модели динамики одного поколения древесной популяции и формирования ценонов // Проблемы мониторинга и моделирование лесных экосистем. М.: АО «Журн. Экос-Информ», 1995. С. 228–243.

Карев Г. П. Об эргодической гипотезе в биоценологии // ДАН. Сер. биол. наук. 1997. Т. 353. С. 177–179.

Карев Г. П. Структурные модели лесных экосистем // Сиб. экол. журн. 1999. № 4. С. 381–396.

Молчанов А. М. Экология и эргодичность // Нелинейности в биологии. Пушкино: Пушкинск. науч. центр РАН, 1992. С. 62–63.

Полетаев И. А. О формуле развития Шмальгаузена // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1980. Т. 5. № 1. С. 3–9.

Терсков И. А., Терскова М. И. Рост одновозрастных древостоев. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1980. 206 с.

Уранов А. А. Фитогенетическое поле // Проблемы советской ботаники. 3-й Всесоюз. ботан. конгр. М.; Л.: Наука, 1965. С. 251–254.

Шмальгаузен И. И. Определение основных понятий и методика исследования роста // Рост животных. М.: Биомедгиз, 1935. С. 8–60.

Хильми Г. Ф. Теоретическая биогеофизика леса. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 266 с.

Хильми Г. Ф. Энергетика и продуктивность растительного покрова суши. Л.: Гидрометеоиздат, 1976. 62 с.

Adler F. R. A model of self-thinning through local competition // PNAS. 1996. V. 93. P. 9980–9984.

Albert R., Barabasi A. Statistical mechanics of complex networks // Rev. Modern Physics. 2002. V. 74. P. 47–97.

Bossel H. Dynamics of forest dieback: system analysis and simulation // Ecol. Model. 1986. V. 34. P. 259–288.

- Botkin D. B.* Forest dynamics. An ecological model. Oxford; New York: Oxford Univ. Press, 1993.
- Chertov O. G., Komarov A. S., Karev G. P.* Modern approaches in forest ecosystem dynamics. Leiden-Boston-Koeln: Brill, 1999.
- Ford E. D., Sorrensen K. A.* Theory and models of inter-plant competition as a spatial process // Individual-based models and approaches in ecology: populations, communities and ecosystems. N.Y.; L.: Chapman and Hall, 1991. P. 363–407.
- Franklin J. F., Shugart H. H., Harmon M. E.* Tree death as ecological process // *BioSci.* 1987. V. 27. P. 550–556.
- Galitskii V. V.* Dynamics of competition in uniform communities of trees // *Comm. Ecol.* 2006. V. 7. P. 69–80.
- Karev G. P.* Inhomogeneous models of tree stand self-thinning // *J. Ecol. Model.* 2003. V. 160. P. 23–37.
- Karev G. P.* On mathematical theory of selection: continuous-time population dynamics // *J. Math. Biol.* 2010a. V. 60. N. 1. P. 107–129.
- Karev G. P.* Replicator equations and the principle of minimal information production // *Bull. Math. Biol.* 2010b. V. 72. P. 1124–1142.
- Karev G. P., Berezovskaya F. S.* Mathematical models for the «Schmalgausen Law» // *J. Biol. Systems.* 2003. V. 11. N. 3.
- Karev G., Korotkov V.* Ergodicity and successions in Prioksko-Terrasnyi biosphere reserve // *J. Ecol. Modeling.* 2008. V. 112. P. 116–121.
- Karev G., Wolf Yu., Rzhetsky A., Berezovskaya F., Koonin E.* Birth and death of protein domains: a simple model of evolution explains power law behavior // *BMC Evol. Biol.* 2002. V. 2. P. 18.
- Koonin E. V., Wolf Yu. I., Karev G. P.* The structure of the protein Universe and genome evolution // *Nature.* 2002. V. 420. P. 218–223.
- Leemans R., Prentice L.* FORSKA: a general forest succession model // *Med. Vaxtbiol. Inst.* 1989. V. 2. P. 1–26.
- Li B.-L., Wu H., Zou G.* Self-thinning rule: a causal interpretation from ecological field theory // *Ecol. Model.* 2000. V. 132. P. 167–173.
- Lonsdale W. M.* The self-thinning rule: dead or alive? // *Ecol.* 1990. V. 71. P. 1373–1388.
- Mendes J. F., Dorogovtsev S. N.* Evolution of networks: from biological nets to the Internet and WWW. Oxford: Oxford Univ. Press, 2003.
- Mou P., Mitchell R. J., Jones R. H.* Ecological field theory model: a mechanistic approach to simulate plant interactions in south-eastern forest ecosystems // *Can. J. For. Res.* 1993. V. 2. P. 2180–2193.
- Ogawa K.* Time trajectories of mass and density in a *Chamaecyparis obtuse* seeding population // *For. Ecol. Manag.* 2001. V. 14. P. 291–296.
- Pacala S. W., Silander J. A.* Neighborhood models of plant population dynamics. I. Single species models of annuals // *Amer. Naturalist.* 1985. V. 12. P. 385–411.
- Pareto V.* Cours d'economie politique. Paris: Rouge et Cie, 1897.
- Pedersen B. S.* Modelling tree mortality in response to a short- and long-term environmental stresses // *J. Ecol. Modell.* 1998. V. 10. P. 347–351.
- Reineke L. H.* Perfecting a stand-density index for even-aged forests // *J. Agric. Res.* 1933. V. 4. P. 627–638.
- Shugart H. H.* A theory of forest dynamics. N.Y.: Springer, 1984. 278 p.
- Tang S., Meng C. H., Wang Y. H.* A growth and self-thinning model for pure even-aged mixed-species stands // *For. Ecol. Manag.* 1994. V. 7. P. 67–73.
- Weigelt A., Jolliffe P.* Indices of plant competition // *J. Ecol.* 2003. V. 9. P. 707–720.
- Weller D. E.* A revaluation of the $-3/2$ power rule of plant self-thinning // *Ecol. Monogr.* 1987. V. 5. P. 23–43.
- Yoda K., Kira T., Ogawa H., Hozumi H.* Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions // *J. Biol. Osaka City Univ.* 1963. V. 1. P. 107–129.
- Zeide B.* Analysis of the $3/2$ power law of self-thinning // *For. Sci.* 1987. V. 33 (2). P. 517–537.
- Zipf G. K.* Human behavior and the principle of least effort. Cambridge, MA, Addison-Vesley, 1949.

Modeling of Forest Dynamics

F. S. Berezovskaya¹, G. P. Karev²

¹Howard University

2400 Sixth Street, NW, Washington, D.C., 20059 US

²National Center for Biotechnology Information

U.S. National Institute of Health

Building 38 A, Bethesda, MD, 20894 USA

E-mail: fsberezo@hotmail.com, gkarev@gmail.com

The concept of describing the process of self-thinning stands is considered from the standpoint of the general theory and methods of modeling the dynamics of biological populations and communities. Heterogeneity is one of the fundamental factors that determine the population dynamics of both the evolutionary time, and at the level of the lifetime of one generation. The study of various well-known formulas of one-species stands self-thinning in the frameworks of theory of non-homogeneous population models showed that these formulas are the solutions of the simplest Malthusian model of heterogeneous population death with different initial distributions of Malthusian parameter (intensity of death). It is shown that all the above formulas describe the self-thinning of stands as essentially the same Malthusian process of death, but under different conditions, which in summary form are taken into account in the initial distribution. Applied research methods of Malthusian dynamics of inhomogeneous models study allow us to refine the known formulas of self-thinning and build a number of new, choosing a suitable initial intensity distribution death. The proposed methods allow testing of various hypotheses on the initial distribution of the amount of tree loss for various stands. It is shown that an alternative approach to addressing the diversity of crops may be based on a multi-stage model of Leslie and use to simulate a modified version of the Poletaev' model. A simple model constructed that operates with only three stages of stand development, but it is sufficient for reliable real and calculated data. We found that the inclusion of stand's heterogeneity even in a very simplified form is not only necessary, but also to a certain extent is sufficient for constructing adequate models of self-thinning stands.

Keywords: *self-thinning, heterogeneous population, Malthusian model of death, ergodicity.*

How to cite: *Berezovskaya F. S., Karev G. P. Modeling of forest dynamics // Sibirskij Lesnoj Zurnal (Siberian Journal of Forest Science). 2015. N. 3: 7–19 (in Russian with English abstract).*