

Государственный комитет СССР по народному образованию

Московский лесотехнический институт

ISSN 0540-9691

НАУЧНЫЕ ТРУДЫ

Выпуск 222

РЕЗУЛЬТАТЫ ФУНДАМЕНТАЛЬНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ
ПО ПРИОРИТЕТНЫМ НАУЧНЫМ НАПРАВЛЕНИЯМ
ЛЕСНОГО КОМПЛЕКСА СТРАНЫ

Москва - 1989

УДК 581.524:519.21

О.В. Смирнова, Р.В. Попадюк,
С.И. Чумаченко, И.И. Черноз,
С.А. КостяевЭМПИРИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ И ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ
ПОПУЛЯЦИИ В ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВАХ

Введение

Предлагаемая вниманию работа носит характер теоретическо-го обобщения накопленного в популяционной экологии растений опыта и результатов многолетних полевых исследований авторов в широколиственных лесах европейской части СССР от Карпат до Урала. В настоящий момент эколого-демографические исследования широко ведутся во всех флористических регионах мира, и в нашу задачу не входит освещение всех аспектов подобных исследований. Подробные обзоры и фундаментальные сводки опубликованы у нас в стране [1,2,3,4] и за рубежом [15,16,17]. Следует отметить, что популяционно-генетические исследования представляют самостоятельный класс задач, не имеет непосредственной связи с рассматриваемыми проблемами и здесь нами не затрагиваются.

Основная цель работы — представить содержательное (качественное и количественное) описание популяционно-экологического механизма интеграции относительно независимых элементов (особей, популяций) в целостную, хотя и вероятностную, систему более высокого порядка (сообщество). Эта задача решается на основе представлений об иерархии живых систем разного уровня. Анализ свойств элементов системы ведется с учетом модифицирующего воздействия (модуляции) системы в целом. Например, индивидуальные свойства отдельных особей рассматриваются в контексте свойств группы особей, т.е. анализируются те параметры, которые могут повлиять на поведение (изменение структуры и динамики) популяции. В свою очередь популяционные характеристики выступают как свойства элементов более сложной системы — сообщества. Фактически предпринимается попытка не выделять какой-либо уровень в качестве "фундаментального" и избежать чрезмерной экстраполяции закономерностей, присущих одному из уровней.

Специфика систем каждого уровня определяется не только различиями объектов исследования, но и характерными для них масштабами пространственно-временной динамики. Функциональные свойст-

ва системы более высокого уровня проявляются в больших масштабах пространства и времени изменений и как бы аккумулируют в своей динамике флуктуации систем меньшего масштаба [16]. Исходя из этого описание динамики лесных сообществ, соответствующее природе сложных разномасштабных объектов, не может адекватно отражаться какой-либо одной функциональной зависимостью. Не случайно большинство существующих моделей в популяционной экологии (а они основаны на классических уравнениях Лотки-Вольтерры) не нашли дальнейшего развития в экологии растений [16]. Так называемый "новый" теоретический подход к моделированию (школа Макаурта) также не привел к существенным успехам:

„The crux of this approach was described as „powerful quantitative theories“ coupled with „recognition of widespread patterns in nature“ producing a „predictive science“ of ecology“ [16]. Невозможность интегрального описания сложных систем заставила нас обратиться к многоуровневому моделированию взаимосвязанной изменчивости индивидуальных, популяционных характеристик и динамики структуры сообщества в целом. Несмотря на определенные ограничения построение и функционирование модели выходит на решение сложных и дискуссионных вопросов экологии, биологии, геоботаники. Это вопросы: о степени зависимости структуры и состава лесных сообществ от свойств экотопа; о степени зависимости динамики сообществ от их таксономического состава; о взаимосвязи пространственного масштаба, характерных времен существования и функциональной целостности лесных сообществ.

Прежде чем изложить логику самой модели, подробно рассмотрим основные понятия и эмпирические закономерности, которые положены в ее основу.

Основные понятия популяционной биологии растений

В терминах эколого-демографического подхода популяцию можно определить как множество особей одного вида, занимающих конкретную территорию и способных к самостоятельному существованию и поддержанию численности в течение длительного времени благодаря непрерывной смене поколений.

В зависимости от особенностей конструкции растений в качестве элемента популяции рассматривается особь (как физически и физиологически целостное образование) или ее структурно обособленная часть [1,3].

Каждый элемент популяции характеризуется специфическими морфологическими признаками, размерами, абсолютным возрастом. По этим признакам определяют такие интегральные характеристики элементов, как возрастное состояние (биологический возраст), происхождение, жизнеспособность. Возрастное состояние отражает тот или иной этап развития особи от рождения до смерти (или этап онтогенеза). Изменения, претерпеваемые особями в онтогенезе, являются выражением процесса развития во времени, свойственного всем биологическим системам, и могут быть охарактеризованы качественно и количественно. В основе выделения возрастных состояний у высших растений любого таксономического положения находится единая система качественных признаков.

Происхождение особей отражает природу зачатков, из которых формируется взрослое растение. При исследовании и моделировании динамических процессов в популяциях растений важно различать семенное и вегетативное (разных типов) происхождение особей, так как оно может определять принципиальные различия в темпах развития и накопления биомассы.

Под жизнеспособностью особи (или иного элемента) обычно понимаются такие свойства, как мощность вегетативных и генеративных органов, а также устойчивость к неблагоприятным воздействиям, что определяет перспективы прохождения онтогенеза. Разделение элементов по жизненному состоянию обычно проводят на основе оценки их мощности по количественным признакам, реже используются качественные признаки.

Все перечисленные признаки определяют способность элемента популяции к дальнейшему развитию и размножению.

Развитие разных особей (элементов) в популяции происходит неодинаково: они различаются по размерам, последовательности морфологических преобразований, темпам, способам размножения и др.; все это разные проявления поливариантности развития. Для моделирования динамических процессов в популяциях одним из наиболее принципиально важных типов поливариантности является временная поливариантность, выражающаяся в различной скорости индивидуального развития [3].

Популяция представляет собой сложную гетерогенную систему, элементы которой могут быть объединены в разные группы по составу признаков: возрастным, размерным, группы по темпам и рит-

мам развития, способам размножения, биоморфологическим признакам и др. Способность элемента популяции изменять в онтогенезе жизнеспособность, темпы развития, форму роста, систему размножения определяет разнообразие адаптационных возможностей популяции.

Каждая популяция характеризуется определенным уровнем плотности, возрастным и размерным спектром, спецификой динамических процессов и пространственной структурой. В условиях устойчивого существования возрастная структура популяции определяется, в первую очередь, биологическими свойствами вида: длительностью онтогенеза в целом и отдельных возрастных состояний, темпами развития особей в разных возрастных состояниях, способами самоподдержания (семенным или вегетативными), интенсивностью и периодичностью обсеменения и отмирания, способностью создать почвенный запас семян или иных зачатков. Разного рода нарушения, в том числе и антропогенного характера, могут принципиально изменить соотношение возрастных групп в популяции.

Популяция устойчиво существует в природном сообществе благодаря последовательной смене поколений особей. Это находит отражение в процессах самоподдержания. Количественная характеристика разных сторон процесса самоподдержания популяций: рождаемости, длительности онтогенеза, отмирания – выявляет как общие, так и специфические черты популяционной жизни разных видов растений. В природных популяциях на разных этапах возрастного развития ведущими в самоподдержании могут быть как эндогенные, так и экзогенные причины.

В каждый момент жизни популяция представлена совокупностью локусов (участков) разной плотности, протяженности, возрастной. Для популяций характерна асинхронность развития локусов во времени и неоднородность их в пространстве. Минимальной площадью, на которой возможно длительное устойчивое существование популяции, является такая площадь, где представлены все возрастные локусы в соотношении, необходимом для непрерывного процесса самоподдержания.

Для популяций свойственны сукцессивные и флуктуационные динамические процессы. Первые могут иметь как инвазионный, так и регрессивный характер, а вторые свидетельствуют о неустойчивом состоянии популяции. Устойчивость популяций в целом свойственны флук-

туационных процессов, и то время как отдельные локусы претерпевают сукцессионные изменения. Размах флуктуационной изменчивости в популяциях может быть различным в зависимости от степени лабильности или стабильности популяции [4].

Исследования динамических процессов в популяциях позволяют более полно объяснить изменения, происходящие в сообществе в целом. Устойчивость сообщества как системы взаимодействующих популяций определяется совместным существованием стабильных и лабильных популяций, сочетанием флуктуационной и сукцессивной форм динамики.

Каждый элемент популяции в результате взаимодействия со средой формирует сферу воздействия или фитогенное поле элемента, оказывающее благоприятное или неблагоприятное воздействие на непосредственных соседей [4,5]. Взаимодействие элементов популяции, осуществляемое путем частичного или полного перекрытия фитогенных полей, определяет возможности саморегуляции популяционной системы у растений.

Все многообразие популяционных свойств вида в пределах ареала характеризует тип стратегии вида или тип фитоценоотически значимого поведения. Устойчивость сообщества как системы взаимодействующих популяций определяется совместным существованием видов, характеризующихся разным фитоценоотическим поведением. Представление о стратегии или фитоценоотически значимом поведении видов дает возможность оценить, в какой мере реальное положение конкретного вида в сообществе отражает его фитоценоотические потенции, а в какой определяется условиями экотопа и внешними по отношению к сообществу воздействиями, главным образом антропогенного характера.

Структура лесных сообществ и особенности распределения в них основных ресурсов среды

Леса представляют собой наиболее сложно стратифицированные сообщества, в которых по биомассе господствуют древесные виды. Распространение лесных сообществ на Земле ограничивается суммой положительных температур и осадков, необходимых для развития растительности древесного типа [6]. Вне зависимости от географического положения и флористического состава все ненарушенные леса имеют общие черты их пространственно-временной организации

которую можно определить как ярусно-мозаичную, т.е. любое сообщество состоит из некоторого числа вариантов объемных структур (элементов мозаики), в которых прослеживается слоистость в распределении по вертикали (ярусность) ассимилирующих органов древесных растений разных возрастных состояний. Каждый из элементов мозаично-ярусной структуры может состоять из одного или нескольких ярусов, но число их всегда меньше, чем общее число ярусов в сообществе. Это связано с исчерпанием светового потока в каждом элементе мозаики. Число ярусов в каждом структурном элементе определяется возможностями сочетания светолюбивых и теневыносливых видов разных возрастных состояний.

В лесах любого типа успешное возобновление древесных видов и дальнейшее развитие молодого поколения происходит только в прорывах полога (э окнах), возникающих вследствие отмирания старых деревьев, заканчивающих свой онтогенез. В этих окнах формируются скопления особей – возрастные популяционные локусы – одного или нескольких видов, причем размеры окна определяют видовой состав скопления, темпы роста и развития молодых деревьев [19, 20, 21]. Постоянное образование в лесном пологом окон разных размеров определяет возможность успешного самоподдержания древесных видов с разными экологическими потребностями. Любое устойчивое лесное сообщество характеризуется мозаикой скоплений популяционных локусов древесных растений, сменяющих друг друга во времени и пространстве. Именно поэтому принципы динамики структуры ненарушенных лесов одинаковы для лесов разных зон и разного видового состава.

Развитие скопления представляет собой микросукцессию: каждое скопление возникает в прорыве лесного полога, достигает максимального развития, затем составляющие его особи умирают. Асинхронность развития скоплений приводит к тому, что древесная ситуация в целом (рассматриваемая как сумма популяций деревьев разных видов в одном сообществе) претерпевает лишь флуктуационные изменения плотности и биомассы.

Подчиненные элементы лесных сообществ – кустарники и травы образуют собственные мозаично-ярусные структуры, имеющие меньшие размеры. Поддержание этих структур имеет в своей основе те же, что и у древесных видов, механизмы асинхронного развития популяционных локусов. В связи с этим устойчивое лесное сообщество

но осуществляется как система неопределенно большого числа микроуспехов разного ранга, объединенных развитием популяций доминирующих (доминирующего) древесных видов.

Мозаично-ярусная структура устойчивого лесного сообщества существенным образом трансформирует основные характеристики экотопа, в первую очередь это касается светового режима. Свет, с одной стороны, определяет пространственную структуру сообщества, а с другой стороны, геометрическая структура многоярусного сообщества формирует свой режим светового обеспечения в разных элементах структуры. Такая взаимосвязь проявляется в специфике локальных условий возобновления, развития и отмирания особой молодого поколения [7, 8, 9]. Режимы влажности, температуры, богатства почв выступают в лесных сообществах как факторы, определяющие характерный для данного района флористический состав и, в некоторой степени, количественное участие видов в биомассе сообщества.

Принципиально важным для прогнозирования развития молодого поколения леса является оценка и моделирование режимов освещенности в окнах разных размеров. Преимущественное развитие в окнах малых размеров, из-за низкой освещенности, получают теневыносливые виды. Узкий диапазон суточных колебаний температуры и влажности в таких окнах также способствует росту и развитию теневыносливых видов, у которых оптимум по этим факторам, как правило, узкий. В окнах больших размеров боковое затенение от взрослых особей сказывается незначительно, и лучше развиваются светлюбивые виды. Эти виды обычно выносят большие колебания температуры и влажности, которые отмечены в больших окнах [10]. В окнах средних размеров успешно развиваются все древесные виды данного сообщества, а преимущества в конкурентной борьбе достигаются разными путями у видов с разным типом популяционного поведения (популяционной стратегией).

Системообразующая роль взаимодействий элементов мозаично-ярусной структуры сообщества и динамики популяций древесных растений проявляется в локальном изменении конкурентных отношений. Горизонтальная мозаика ярусов обеспечивает в окнах локальное ослабление конкуренции за свет между молодым и материнским поколениями и практически снимает конкуренцию за влагу и минеральные элементы между ними. Неравноценность изменений по отдельным фак-

торам связана с характером их использования растениями (рис. I).

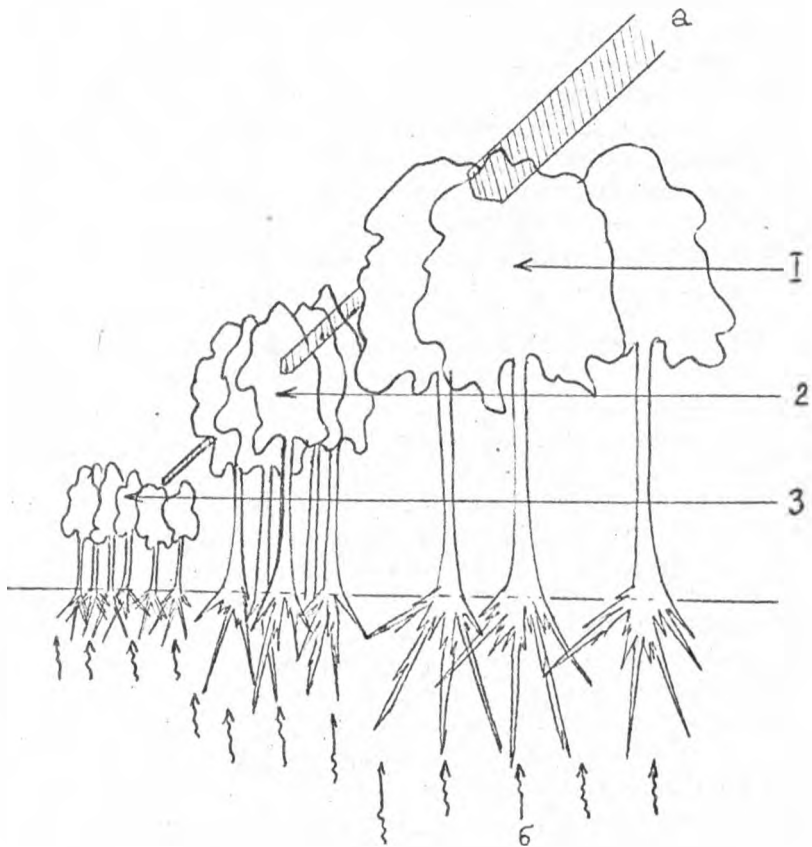


Рис. I. Схема мозаично-ярусной структуры лесного ценоза. Стрелками показано поступление света на кроны (а), поступление влаги и элементов минерального питания (б) в ризосферы скопления особей I-, 2-, 3-го ярусов

Существенное для светового режима боковое смещение тени от взрослых особей распространяется за пределы проекций их крон, а поглощение влаги и минеральных элементов локализуется только

я прямая ризофиты. В результате световой режим сказывается на конкурентных отношениях между взрослым и молодым поколениями сильнее, чем действие остальных факторов. Не случайно нарушение структуры сообщества (уменьшение или отсутствие окон) при полном сохранении почвенного профиля коренным образом меняет условия возобновления многих видов. Дополнительное разнообразие в развитие молодого поколения в разновозрастных лесах вносит мозаика ветровально-почвенных комплексов [11]. Ярко выраженный микрорельеф усиливает неоднородность режимов влаги, и температуры, и минерального питания, но это не снижает ведущего значения режима освещенности в динамике сообщества.

Дифференциация древесных растений по отношению к свету

Для прогнозирования поведения подростка в различных по режиму освещенности элементах мозаично-ярусной структуры сообществ необходимо среди различных реакций растений на свет выделять: теневыносливость, светолюбие и диапазон фотосинтетической активности. С физиологической точки зрения теневыносливость оценивается освещенностью, при которой достигается точка компенсации, а светолюбие - освещенностью, при которой достигается точка насыщения на световой кривой фотосинтеза (рис.2). Диапазон фотосинтетической активности оценивается областью значений освещенности между точкой компенсации и точкой насыщения. Точка компенсации на световой кривой фотосинтеза характеризует освещенность, при которой достигается нулевой баланс между ассимиляцией вещества и тратами на дыхание. Точка насыщения на световой кривой фотосинтеза показывает, при какой освещенности прекращается прирост органического вещества и световая кривая фотосинтеза выходит на плато (см. рис.2).

Из анализа световых кривых фотосинтеза ясно, что теневыносливость вида тем больше, чем меньше значение точки компенсации. Отсюда ряд видов, построенный по принципу уменьшения точки компенсации, демонстрирует увеличение теневыносливости [12]. Светолюбие вида тем больше, чем выше значение точки насыщения. Отсюда ряд видов, построенный по принципу увеличения значений точки насыщения, демонстрирует и увеличение светолюбия.

Диапазон фотосинтетической активности может быть относительно широким, и тогда виды, обладающие таким диапазоном, отли-

чаются как достаточно большой теневыносливостью, так и значи-

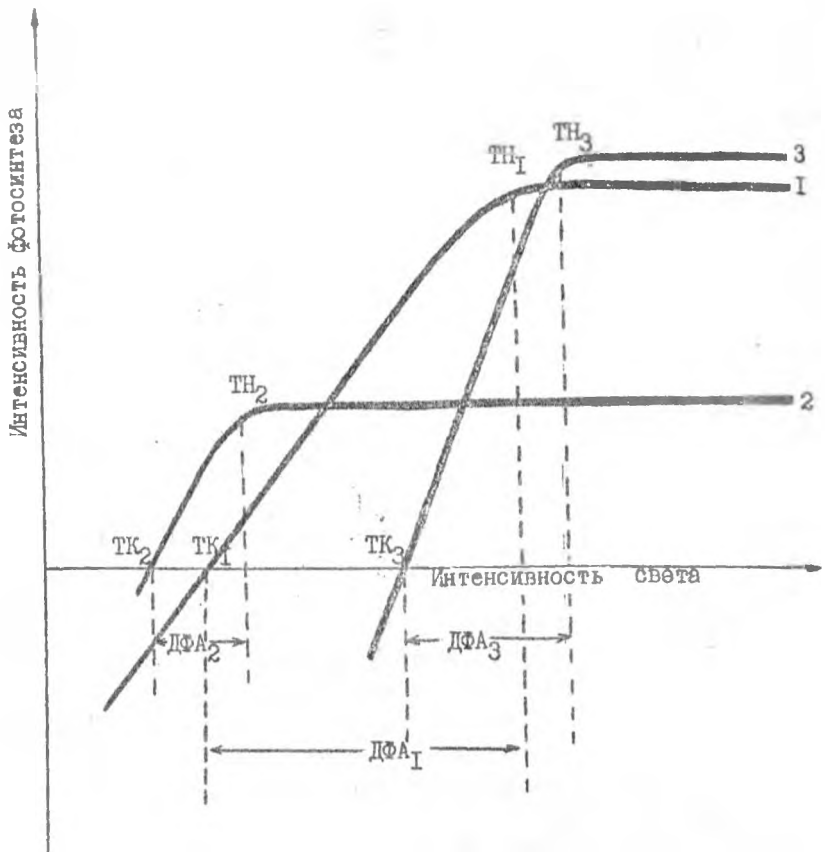


Рис. 2. Световые кривые фотосинтеза у видов с разными значениями точек компенсации (ТК), точек насыщения (ТН) и диапазонов фотосинтетической активности (ДФА):
 1 — широкий ДФА (пример — ясень обыкновенный);
 2 — узкий ДФА в низких значениях освещенности (пример — клен полевой);
 3 — относительно узкий диапазон фотосинтетической активности в высоких значениях освещенности (пример — дуб черешчатый)

тельным светолюбием. Следствием этого является способность осваивать окна в пологе леса различных размеров. Диапазон фотосинте-

тенивости и светлюбости могут быть относительно узким как в низ-
ких относительных теневостях, так и в высоких. В первом случае
широкий диапазон такой диапазон, обладают значительной теневыно-
сливостью и малым светолюбием, во втором — небольшой теневыно-
сливостью и большим светолюбием (см. рис.2). Первые из них ос-
наивают преимущественно небольшие окна, вторые — окна больших
размеров.

Значения точек компенсации, насыщения и диапазона фотосин-
тетической активности не остаются неизменными в ходе онтогене-
за у одного и того же вида. У всех древесных видов с возрастом
уменьшается теневыносливость, увеличивается светолюбие, а так-
же сокращается диапазон фотосинтетической активности. Это свя-
зано с увеличением доли дышащих органов и взаимозатенением ли-
стьев [7,12,13,14]. Скорость этих изменений у разных видов раз-
лична, поэтому в ходе онтогенеза происходит постоянное измене-
ние порядка расположения видов в рядах по увеличению теневыно-
сливости, светлюбия и диапазона фотосинтетической активности.

Постоянное изменение реакции на свет в ходе онтогенеза,
неодинаковое у разных видов, обуславливает перераспределение
роли видов в популяционных локусах по мере их развития.

Аксиоматика, структура, основные свойства модели

Рассмотренные выше свойства конкретных объектов послужили
эмпирическим материалом, который позволил насытить и приблизить
к реальным лесным сообществам довольно простую формальную схе-
му. Костяк модели составляют четыре основных тезиса (утвержде-
ния):

- 1) все пространство расчленяется на дискретные ячейки ко-
нечного размера;
- 2) во времени свойства каждой ячейки изменяются дискретно,
образуя ряд конечных разнокачественных состояний;
- 3) временной ряд состояний каждой ячейки всегда замкнут в
цикл;
- 4) переход каждой ячейки из одного состояния в другое опре-
деляется исходным состоянием данной ячейки и состояниями смеж-
ных с ней ячеек.

Перечисленный набор тезисов достаточен для получения непре-
рывно меняющейся во времени мозаики локальных неоднородностей

пространства. Характер этой мозаики (узор) и его динамичность будут зависеть от ограничений, которые налагаются на линейные размеры ячеек, длительность существования каждого состояния, величину циклов, направление переходов из одного состояния в другое. Собственно в таких ограничениях отражаются видоспецифические различия онтогенетических, габитуальных и экологических параметров древесных видов.

Теперь по каждому из тезисов представим один из вариантов реализации модели на ЭВМ.

Первое утверждение подразумевает расчленение пространства на дискретные объекты, соответствующие: а) синхронно развивающимся группам молодых особей иматурного, виргинильного и молодого генеративного возрастного состояний; б) отдельным особям всех последующих возрастных состояний. Необходимость разделения связана с очень большими (на несколько порядков величин) различиями габитуса молодых и взрослых особей и чисто техническими трудностями большого объема счета при сохранении единого масштаба модельного пространства (см. рис. I). Однако рассмотрение группы молодых особей как дискретного объекта вполне допустимо. На месте вывалов взрослых особей образуется окно, в котором одновременно могут расти тысячи или десятки тысяч молодых особей, для которых условия внешней среды практически одинаковы и сильно отличаются от условий для подростка под пологом взрослых особей. Каждая ячейка представлена трехмерным параллелепипедом. Его основание — квадрат, равный площади проекции усредненной кроны в молодом генеративном состоянии. В ситуации многовидового сообщества — это максимальная из усредненных площадей проекций крон всех представленных в сообществе видов. Высота параллелепипеда определяется эмпирической функцией хода роста по высоте для каждого вида в соответствующих условиях освещенности. В данном приближении ячейка соответствует объему надземных частей растений по наиболее грубому расчету.

Второе утверждение основывается на биологической периодизации онтогенеза древесных растений. В модели принято деление на шесть возрастных состояний: иматурное, виргинильное, молодое, средневозрастное, старое генеративное и сеильное. Каждое из этих состояний различается как по размерам, экофизиологическим свойствам, так и по источнику дальнейшего роста и развития. При

переходом (или заданием) развития каждой особи независимо от вида принадлежат последовательно все эти состояния в указанном порядке. Яна приняла, старение нормально развивающихся особей хорошо коррелирует с их абсолютным возрастом. Тем не менее, темп развития — видоспецифичная величина, и у разных видов одни и те же возрастные состояния делятся разным числом лет. Правда, это различие проявляется преимущественно в генеративном и сенильном состояниях, а развитие подростка у разных видов протекает более синхронно. Вследствие разной длительности онтогенеза у разных видов в модели счет времени ведется по абсолютной шкале. Один шаг по времени соответствует десяти годам (чисто технически величина шага по времени не имеет ограничений). Выбор десятилетнего периода в качестве дискретной единицы счета обусловлен тем, что в это время обычно укладывается элементарный акт популяционной жизни практически всех древесных растений: при нормальном развитии из проростков в окне формируется биограмма юнатурного подростка. Фактически успешное приживание особей одной волны возобновления происходит на таком промежутке времени, и создается предпосылка для дальнейшего синхронного развития всей био группы независимо от небольших различий (3 — 5 лет) в возрасте отдельных особей. Виргинильное и последующие возрастные состояния делятся дольше, но с учетом синхронизации развития на начальном этапе вполне правомерно продолжительность этих возрастных состояний измерять величинами, кратными 10 годам. Взаимосогласованность счета абсолютного возраста и продолжительности возрастных состояний (в каждое возрастное состояние укладывается целое, хотя и разное, число шагов по времени) необходимы для наиболее корректного использования эмпирических закономерностей, которые на разных этапах онтогенеза могут аппроксимироваться разными функциями.

Согласно третьему тезису временной ряд состояний каждой ячейки всегда завершается возвратом в исходное (начальное) состояние, т.е. после всех превращений ячейка становится вновь пригодной для очередного акта возобновления. Справедливость этого утверждения подтверждается тем, что в разновозрастных лесах на месте гибели одной особи всегда появляется более молодой подрост. В многовидовых сообществах, как правило, в окнах появляется молодое поколение всех плодоносящих видов, и хотя его даль-

нейшая судьба может быть различной, заселение всеми видами наблюдается практически всегда. С учетом этого, возврат ячейки в исходное состояние независимо от того, каким было предшествующее состояние, сопровождается возобновлением всех участвующих в модели видов. При нормальном развитии каждая ячейка проходит полный ряд возрастных состояний (или реализует предельный цикл). Однако развитие особей в условиях недостатка света может происходить с задержками, т.е. абсолютный возраст увеличивается, а возрастное состояние остается прежним. Такие задержки в развитии не могут длиться бесконечно. Если условия освещения не изменяются дольше определенного (видоспецифичного) промежутка времени, особи отмирают преждевременно. Преждевременное отмирание может происходить в любом возрастном состоянии, вплоть до молодого генеративного. Обычно отмирание по условиям недостаточной освещенности не наблюдается после достижения особью высоты верхнего (первого) яруса. В первом ярусе конкуренция за свет почти отсутствует, хотя различие высот деревьев в этом ярусе сохраняется и часть особей находится под частичным затенением более высоких соседей. В модели преждевременного отмирания особей первого яруса по условиям освещенности не происходит. Это огрубление оправдано необходимой в природе несоизмеримо меньшей интенсивностью отпада (преждевременного отмирания) в начале генеративного периода по сравнению с отпадом в более молодых возрастных состояниях. Любая ячейка с неполным рядом возрастных состояний образует укороченный цикл, но правила возврата в исходное состояние определяются не ее собственным состоянием, а состоянием смежных с ней ячеек. Если задержка в развитии длится меньше критической величины, особь (ячейка) после улучшения светового режима продолжает разгибаться и способна завершить онтогенез по предельному циклу. В таких случаях абсолютный возраст особей (ячеек) увеличивается по сравнению с нормальным онтогенезом на величину суммарной продолжительности всех задержек развития.

В рамках четвертого тезиса реализуется ценотический эффект модулями популяционной динамики и онтогенетического развития отдельных особей. В результате наклонного распространения прямого солнечного излучения и равной высоты расположения ассимилирующих органов у молодых и взрослых деревьев конкуренция за свет

происходит между особями, расположенными не непосредственно под кронами, а на некотором расстоянии (соответствующим высоте солнца над горизонтом). Причем эффект боковой тени наблюдается даже при облачном небе, если свечение выше порога фотосинтеза. Боковое затенение сказывается сильнее, когда разница в высоте соседствующих особей больше, т.е. в окнах одинаковой площади условия освещенности иматурного подростка хуже, чем виргинильного. Кроме того, существенную роль играет прозрачность крон более высоких деревьев*. В общем случае ячейка в иматурном или виргинильном возрастном состоянии, оказавшись в соседстве с генеративными ячейками, может испытывать нехватку света настолько сильную и продолжительную, что ее развитие пойдет по укороченному циклу. Сила бокового воздействия в модели задается эмпирической функцией ослабления светового потока в зависимости от прозрачности кроны и длины луча в кроне. Продолжительность такого воздействия определяется эндогенным ритмом онтогенетического развития той ячейки, которая создает затенение. Иначе говоря, при моделировании разновидового сообщества неблагоприятное (задерживающее нормальное развитие) воздействие ячеек в генеративном состоянии будет сильнее и дольше, если они представляют долгоживущие виды деревьев с плотной кроной. Смежные ячейки в одинаковых возрастных состояниях имеют практически одинаковую высоту, и их воздействие друг на друга не учитывается, т.е. их развитие идет в видоспецифичном эндогенном ритме.

Кроме изложенных характеристик модели, дополнительно необходимо оговорить несколько правил, по которым осуществляется выбор пути развития ячейки и частичная компоновка ячеек. Такое дополнение для многовидового сообщества обусловлено видоспецифичными диапазонами габитуальных параметров разных видов. В начале онтогенеза (от иматурного до молодого генеративного состояния), когда ячейка представляет многовидовую группу особей, расчет достаточности светового потока ведется по эмпирическим видоспецифичным функциям. Если освещенность у части видов вызывает замед-

* Прозрачность кроны — величина видоспецифичная, но в разных возрастных состояниях имеет разные значения для особей одного и того же вида.

ление роста по высоте, то на очередном шаге по времени из ячейки элиминируются те виды, для которых освещенность оказалась меньше точки компенсации к этому моменту времени.

На рис. 3 в качестве примера показана форма эмпирической

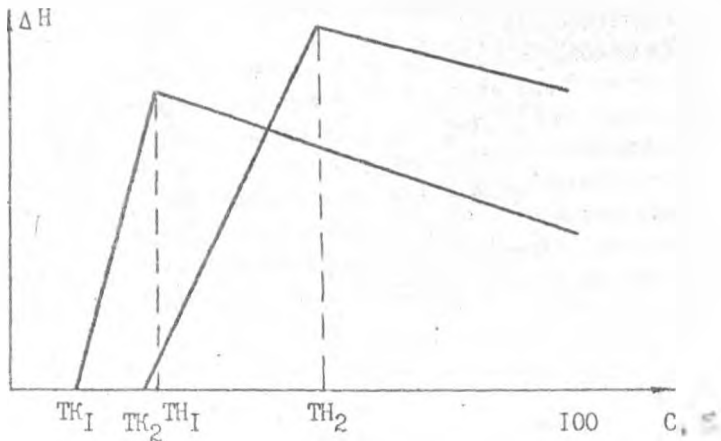


Рис. 3. Зависимость скорости роста особей ΔH от освещенности C

зависимости скорости роста особей по высоте от уровня освещенности. Разные виды в разных возрастных состояниях требуют различных количеств света для оптимального роста (точка насыщения фотосинтеза) и при разном уровне освещенности прекращают рост и гибнут (точка компенсации). Точки пересечения кривых этих зависимостей соответствуют условиям освещенности, при которых виды растут синхронно. Используя такого рода эмпирические зависимости, процедуру элиминации можно просчитать на каждом шаге с учетом изменений, происходящих в смежных ячейках. В случае, когда на начало молодого генеративного состояния в ячейке остается два и более вида (с кронами, меньшими, чем площадь ячейки), к концу этого состояния останется в ячейке только один наиболее высокий вид. Весь дальнейший онтогенез данной ячейки рассчитывается по длительности возрастных состояний вида, оставшегося здесь на начало средневозрастного генеративного состояния.

На начало средневозрастного генеративного состояния любой вид достигает своей максимальной высоты, но размеры (площадь) кроны продолжают увеличиваться до предельной видоспецифичной величины. Увеличение площади кроны до предельного размера происходит лишь в том случае, если высота ячейки выше смежных ячеек на 25% и более. Все смежные ячейки в данном случае поглощаются самой высокой особью и в дальнейшем характеризуются ее свойствами. Смежными считаются только ячейки, примыкающие к какой-либо стороне.

Изложенные выше основные положения, определения, зависимости и ограничения являются основанием для программной реализации имитационной модели динамики одно- или многовидового лесного сообщества произвольного состава. На первом этапе была разработана программа для самого простого варианта - одновидового сообщества. На примере этой модели была опробована возможность выявлять закономерности развития особей, чтобы в дальнейшем их использовать в реализации многовидовых моделей.

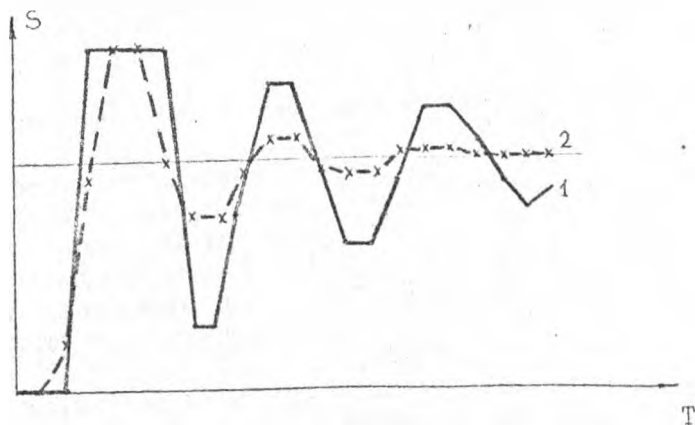


Рис. 4. Зависимость площади генеративных ячеек S от времени развития сообщества T для синхронного (1) и асинхронного (2) развития особей

Наиболее простой модельный эксперимент заключался в выявлении влияния асинхронности развития отдельных особей на про-

цесс самовозобновляемости численности сообщества в целом. Поведение модели (рис. 4) отражает характерную для биологических систем тенденцию к существованию в виде временных флуктуаций. Жесткая синхронизация онтогенеза всех особей вызывает резкие колебания численности. После введения в модель лишь одного биологически значимого параметра — временной поливариантности развития динамика численности существенно сглаживается. Реагирование модели на параметры, имеющие аналоги в природных популяциях или сообществах, позволяет рассчитывать на успешную ее реализацию для прогностических целей. Естественно, количество "работающих" параметров должно быть значительно большим, но принципиальных запретов на их машинную реализацию нет.

Изложенные в настоящей работе принципиальные положения позволяют в ближайшем будущем выйти на модельное прогнозирование динамики состава и структуры лесных сообществ, исходя из анализа конкретных начальных состояний, подойти к вопросам оптимизации разновозрастных лесных сообществ по различным направлениям: продуктивности, устойчивости, разнообразия видового состава.

Литература

1. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура).—М.: Наука, 1976.— 216 с.
2. Ценопопуляции растений (динамика и взаимоотношения).—М.: Наука, 1977. — 134 с.
3. Ценопопуляции растений (Очерки популяционной биологии).—М.: Наука, 1988. — 182 с.
4. Динамика ценопопуляций.—М.: Наука, 1985. — 206 с.
5. Уранов А.А. Дигенное поле // Проблемы современной ботаники. — 1965. — Т. 2. — с. 251 — 254.
6. Вальтер Г. Растительность земного шара. — М.: Прогресс, 1966 — 424 с.
7. Алексеев В.А. Световой режим леса.—Л.: Наука, 1975. — 288 с.
8. Цельникер П.Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений.—М.: Наука, 1978. — 216 с.
9. Смирнова О.В., Попадк Р.В., Чистякова А.А. Популяционные методы определения минимальной площади лесного ценоза // Бот. журн. — 1988. — № 10. — С. 1423 — 1433.
10. Ефимов Н.Г. Особенности микроклимата в "окнах" группово-выборочных рубок в дубравах Теллермановского опытного лесничества // Труды/ "Армийский лесотехнический ин-т.— 1961. — № 55. — С.107 — 114.

11. Скворцова Е.Б., Басевич В.Э., Уланова А.А. Экологическая роль ветровалов. - М.: Лесн. пром-сть, 1983. - 190 с.
12. Евстигнеев О.И. Особенности развития широколиственных деревьев под пологом леса при различной освещенности // Бот. журн. - 1988 - № 12. - С. 1730 - 1736.
13. Мокроносов А.Т. Онтогенетические аспекты фотосинтеза. - М.: Наука, 1981. - 263 с.
14. Малкина И.С., Цельникер Д.Л., Яшкина А.М. Фотосинтез и дыхание подроста. - М.: Наука, 1970. - 184 с.
15. Harper J. L. Population biology of plants. L. N.-J. 1977. - 892 p.
16. McIntosh R. P. The background of ecology. Concept and theory. N. J. 1985. - 383 p.
17. The population structure of vegetation. Boston. 1985.
18. O'Neill R. V., DeAngelis D. L., Weide J. B., Allen T. F. H. A hierarchical concept of ecosystems. Princeton. 1986. - 253 p.
19. Bormann F. H., Likens G. E. Pattern and process in forest ecosystem: disturbance, development and steady state based on Hubbard Brook ecosystem study. N.-J. 1979. - 253 p.
20. Tropical trees as living systems L. N.-J. 1978. 300 p.
21. Brokaw N. V. L. Gap-phase regeneration in tropical forest. - Ecology. - 1985. - N5. - P. 682-687.

УДК 630.907.1:65Е.012

Р.П. Ряйккени,
В.Е. Черкасов

АНАЛИЗ И СИНТЕЗ МОДЕЛЕЙ ЛЕСНЫХ ЭКОЛОГО-ЭКОНОМИЧЕСКИХ СИСТЕМ С ПОМОЩЬЮ АВТОМАТИЗИРОВАННЫХ СИСТЕМ РАЗЛИЧНОГО ЦЕЛЕВОГО НАЗНАЧЕНИЯ

Лесная эколого-экономическая система (ЛЭС) представляет собой единство природной (ЛЭС) и социально-экономической (КЛП) систем, находящихся в отношении противоречия. В ЛЭС и КЛП можно выделить множество объектов $\{A\}$ (компонентов), которые в целом выступают как преобразователи вещества, энергии и упорядоченности, преобразуя входной поток в выходной $[I]$. Поэтому любая ЛЭС как единство двух противоположностей может быть представлена комплексом параметров, которые описывают входные и выходные потоки и преобразователь входных параметров в выходные. Процесс (алгоритм), реализующий эти преобразования (события в ЛЭС) $\{A\}$ в системе A , понимается как функционирование ЛЭС, а преобразование A можно рассматривать как функцию системы. Аналогично этому работа автоматизированных систем (АС), например организация мониторинга ЛЭС (рис.1), при моделировании ЛЭС может быть