

МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРОЦЕССОВ КОНКУРЕНЦИИ ЗА СВЕТ В СМЕШАННЫХ РАЗНОВОЗРАСТНЫХ ДРЕВОСТОЯХ

Исследования выполнены при частичной финансовой поддержке РФФИ (проект № 09-04-00146-а) и ДВО РАН (проект № 09-1-П23-12).

Рассмотрены результаты построения и исследования индивидуально-ориентированной модели, описывающей пространственно-временную динамику древесных сообществ. Проведены вычислительные эксперименты на основе эмпирических данных темнохвойных и светолюбивых пород. Показано, что конкурентные отношения в сообществе определяются реакцией вида на световой режим и не зависят от размеров дерева.

Ключевые слова: индивидуально-ориентированная модель; межвидовая конкуренция; разновозрастный древостой; темнохвойные виды.

Сегодня в науке ведутся активные исследования с целью разработки различных типов моделей лесных экосистем, что вызвано сложностью изучаемого объекта и большой продолжительностью во времени процессов их развития. Для исследования динамики древесных сообществ и успешного управления ими широко применяются средства математического и компьютерного моделирования.

Одним из ведущих процессов, формирующих видовую структуру биоценозов, а также пространственное распределение видов в пределах биотопа, является конкуренция. Конкуренция имеет место в тех случаях, когда взаимодействие между двумя или несколькими особями или популяциями неблагоприятно влияет на рост, выживаемость, приспособленность каждой особи. В основном это происходит при недостатке какого-либо необходимого им всем ресурса. В существующих математических моделях прежде всего учитываются процессы конкуренции за внешние ресурсы [1]. Моделирование процессов конкуренции сводится к двум основным подходам. В первом случае мера недостатка ресурса выражается через соотношение между доступной и требуемой площадью питания. Подсчитывается часть общего ресурса, доступная дереву, испытывающему конкуренцию с соседними деревьями [2, 3]. Такой подход удобен для описания потребления питательных веществ из почвы [4–6]. Второй подход основан на вычислении меры влияния соседних деревьев, используется при описании ослабления роста в результате затенения со стороны окружающего древостоя [7–9]. Предлагаемая в настоящей работе модель относится ко второму типу. При описании роста дерева в сообществе учитываются условия произрастания, которые формируются в результате влияния рядом стоящих деревьев в связи с изменением доли солнечной радиации, приходящейся на данное растение.

Используемый в модели индивидуально-ориентированный подход подразумевает замену непрерывного пространства целочисленными решетками, что позволяет существенно упростить алгоритм поиска ближайших соседей при расчете индексов конкуренции.

Модель объединяет в себе аналитические и статистические методы. Использование дифференциальных уравнений для описания роста дерева, которые содержат небольшое количество ведущих параметров, имеющих прямое эколого-физиологическое истолкование, позволяет проводить качественное исследование

модели. Статистические методы включают в себя описание вероятностных процессов, что делает модель ближе к реальному объекту исследования.

Описание модели. Модель, предлагаемая в настоящей работе, относится к индивидуально-ориентированному типу. Такой подход возник в последние десятилетия и широко применяется в моделировании древостоя [10–12]. Согласно этому подходу моделируемая система рассматривается как совокупность множества взаимодействующих дискретных объектов, из которых она состоит, расположенных в пространстве и изменяющих свои характеристики в соответствии с теми или иными правилами. Таким образом, в основу построения модели легли следующие положения:

1. Моделируемое пространство древостоя разбивается на ячейки по горизонтальной плоскости и уровни по вертикали.

2. Элементарной структурной единицей лесного сообщества является дерево.

3. Моделирование древостоя складывается из моделирования роста отдельных деревьев.

4. При моделировании динамики отдельного дерева учитывается влияние рядом стоящих деревьев.

Горизонтальная плоскость моделируемого пространства представляет собой целочисленную решетку с расположенными на ней деревьями. В любой ячейке одновременно может находиться только одно дерево, размер ячейки составляет 40×40 см. Рост каждого дерева моделируется отдельно согласно видоспецифичным характеристикам и условиям освещенности, которые выражаются степенью затенения со стороны рядом стоящих деревьев.

Структурная схема модели состоит из нескольких программных блоков (рис. 1). Перед началом моделирования необходимо задать исходные данные, которые включают в себя видоспецифичные параметры уравнений роста деревьев рассматриваемых видов, а также их начальное распределение. Модель позволяет проводить вычислительные эксперименты с различными наборами исходных данных (всевозможные комбинации видовой и возрастной структуры древостоя). В качестве результатов моделирования исследователь может получить различные статистические данные, представленные в виде графиков, таблиц. Предусмотренная в программе трехмерная визуализация деревьев на координатной плоскости наглядно демонстрирует пространственно-временную динамику леса.

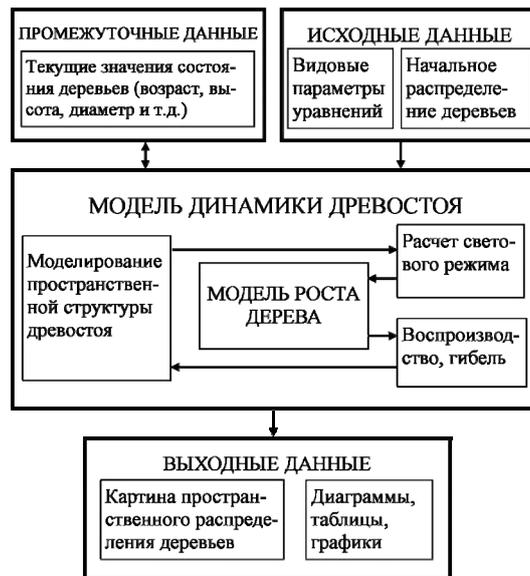


Рис. 1. Структурная схема модели динамики древостоя

Модель динамики древостоя включает в себя несколько подмоделей, отражающих процессы жизнедеятельности и взаимодействия деревьев. В первом блоке «рост дерева» просчитывается прирост биомассы и некоторых геометрических параметров: объема, высоты, диаметра ствола, диаметра кроны. Прирост биомассы определяется интенсивностью фотосинтеза, который зависит от количества падающего света. Количество света, приходящегося на данное дерево, рассчитывается в подмодели «конкуренция за свет», определяется степенью затенения со стороны окружающего древостоя.

Блок «гибель и воспроизводство» отвечает за семенное размножение и отмирание деревьев в сообществе. На каждом шаге моделирования, который равен одному году, осуществляется процедура рассеивания семян, которая задается соответствующими вероятностными процессами. Просчитывается вероятность прорастания семени того или иного вида в данной точке пространства, которая определяется количеством особей данного вида, способных к плодоношению, а также расстоянием от этих особей до рассматриваемой точки. Помимо этого, задается вероятность прорастания семени в случае неблагоприятно сложившихся условий (высокая трава, грызуны и т.д.).

Отмирание деревьев происходит в результате естественного старения и конкуренции за ресурсы жизнедеятельности. Для каждого вида дерева задается некоторая средняя продолжительность жизни, начиная с которой вычисляется вероятность гибели растения, которая тем выше, чем больше отклонение от этой средней величины. Конкуренция между деревьями вызывает нехватку света, в результате чего скорость роста замедляется и с некоторого момента времени может начаться отрицательный прирост биомассы, т.е. опад ветвей и зеленой части. Когда отрицательный прирост биомассы превышает определенное значение, дерево погибает. Кроме этого, учитывается так называемая дискриминационная компонента смертности, обнаруженная на натурном материале и описанная в работе [13], которая проявляется в виде интенсивной гибели деревьев, оставших в своем развитии от среднего по

популяции дерева. Происходит отмирание тех деревьев, которые сильно отстают в росте диаметра, когда он становится ниже заданной критической величины для данного возраста.

Каждое дерево в древостое имеет свои пространственные координаты. Размещение деревьев на некоторой моделируемой территории и, соответственно, вычисление пространственных координат осуществляется в блоке «пространственное распределение деревьев».

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

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dV}{dt} = \frac{a \cdot (1 - \exp(-k \cdot V)) \cdot P_m \cdot Q}{a \cdot (1 - \exp(-k \cdot V)) \cdot Q + P_m \cdot (k \cdot V)} \cdot bV - cVH; \\ \frac{dH}{dt} = \alpha H \cdot (H_{\max} - H); \\ D = \sqrt{\frac{4V}{\pi \cdot H \cdot f}}, \end{array} \right.$$

где V – объем дерева, m^3 ; H – высота, м; D – диаметр, см; P_m – интенсивность фотосинтеза единицы листовой поверхности; k – параметр, характеризующий самозатенение; Q – доля солнечной радиации при затенении окружающим древостоем; f – видовое число, показывающее отклонение от идеального цилиндра. Более подробное описание модели изложено в работе [14].

Результаты моделирования. Результаты моделирования показали, что виды, имеющие примерно одинаковую скорость роста и размеры, но разную степень пропускания света, не могут длительное время сосуществовать на одной территории. При одинаковых параметрах роста обоих видов, но разной степени пропускания света вид, который оказывает более сильное затенение, со временем начинает подавлять конкурента. Такое явление можно встретить в природе, когда более теневыносливые виды подавляют особи светолюбивых видов, не давая им нормально развиваться. На рис. 2 показан сценарий, полученный с помощью данной модели, при кото-

ром один вид постепенно вытесняет другой в результате конкуренции за свет. При этом если изменять скорость роста угнетенного вида, в частности уменьшать максимальную интенсивность фотосинтеза P_{max} , то можно добиться того, что виды будут успешно сосуществовать. Полученный эффект можно объяснить свойствами теневыносливости деревьев. Небольшие энергетические затраты позволяют им длительно существовать под зате-

няющим пологом леса, довольствуясь небольшими приростами биомассы. Дереву с низким уровнем интенсивности фотосинтеза, т.е. обладающему свойствами теневыносливости, требуется меньше света и энергии для роста и поддержания жизнедеятельности. Таким образом, конкурентные взаимодействия зависят не только от степени взаимного затенения, но в значительной мере определяются характером роста дерева.

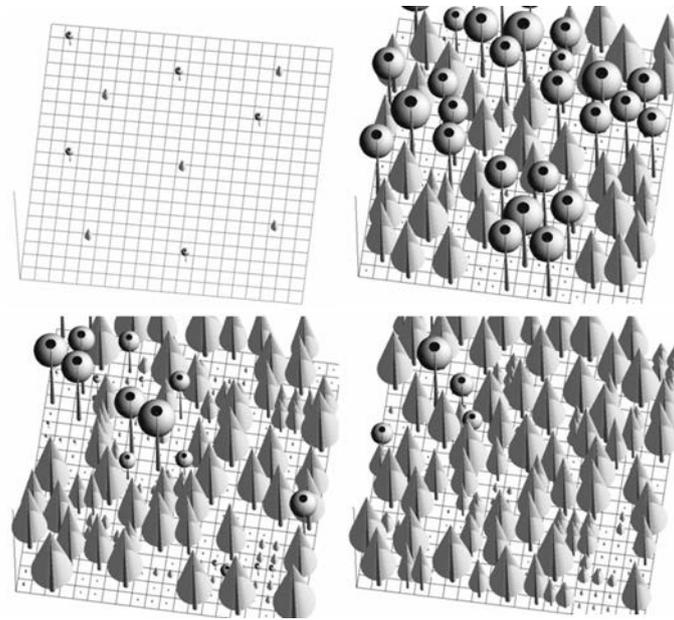


Рис. 2. Вытеснение одного вида другим в результате конкуренции за свет

Следующий этап работы заключался в моделировании межвидовых взаимодействий теневыносливых и светолюбивых пород. В качестве исследуемых видов рассматривались: ель сибирская, пихта белокорая, кедр сибирский и береза желтая. Эти виды являются яркими представителями разных типов древесных пород по требовательности к свету, а также имеют различия в скорости роста и величине размеров ствола.

Проведенные вычислительные эксперименты по моделированию парных взаимодействий, т.е. двувидовых сообществ, показали, что рассматриваемые темнохвойные

виды со временем вытесняют светолюбивую березу, которая к концу второго поколения практически полностью исчезает (рис. 3, а). Полученный модельный сценарий отражает наблюдаемую в процессе сукцессии смену пород в елово-березовом древостое. Моделирование динамики взаимодействия темнохвойных видов ели, пихты и кедра демонстрирует их устойчивое совместное сосуществование, что вполне соответствует действительности (рис. 3, б). Сочетание этих видов является характерным для елово-пихтовых лесов Дальнего Востока, что позволяет говорить об адекватности построенной модели.

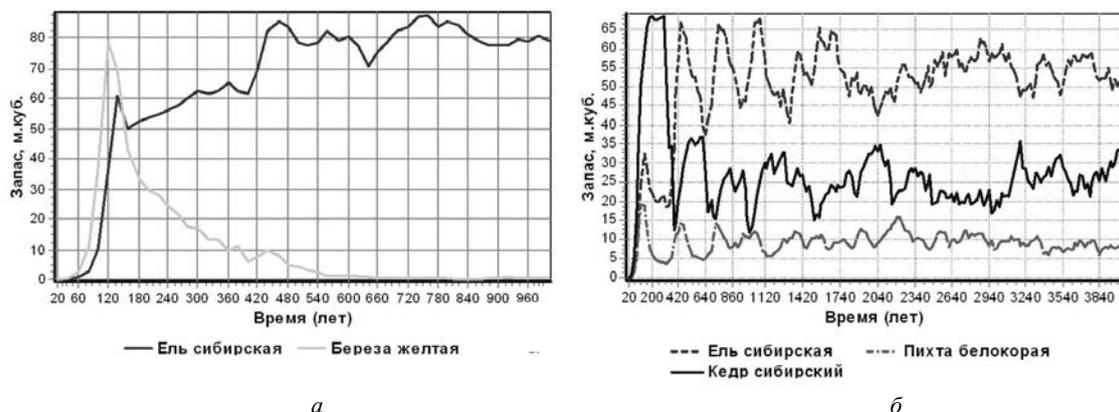


Рис. 3. Модельные сценарии динамики древесных сообществ
а – елово-березовый древостой; б – сообщество темнохвойных видов

Результаты моделирования показали, что межвидовые конкурентные отношения в сообществе определяются

реакцией вида на световой режим, создаваемый окружающим древостоем, и не зависят от размеров особей.

В работе представлена индивидуально-ориентированная модель динамики лесных древесных сообществ, которая позволяет проводить вычислительные эксперименты с различными наборами исходных данных видовой и возрастной структуры древостоя. В качестве результатов моделирования исследователь по-

лучает различные статистические данные, представленные в виде графиков, диаграмм. Исследование модели показало, что конкурентные взаимодействия в сообществе во многом определяются не только степенью затенения, но в значительной мере зависят от характера роста дерева.

ЛИТЕРАТУРА

1. Березовская Ф.С., Карев Г.П., Швиденко А.З. Моделирование динамики древостоев: эколого-физиологический подход. М. : ВНИИЦ Лесресурс, 1991. 83 с.
2. Галицкий В.В. Горизонтальная структура и динамика одновозрастного растительного сообщества. Численное моделирование // Математическое моделирование биогеоэкологических процессов. М. : Наука, 1985. С. 59–70.
3. Борисов А.Н., Иванов В.В. Имитационное моделирование динамики темнохвойных древостоев при выборочных рубках // Хвойные бореальные зоны. 2008. Т. 25, № 1–2. С. 135–140.
4. Wu H.I., Sharpe P.J., Walker J., Penridge L.K. Ecology field theory: A spatial analysis of resource interference among plants // Ecol. Modeling. 1985. Vol. 29. P. 215–243.
5. Kuuluvainen T., Linkosalo T. Estimation of a spatial tree-influence model using iterative optimization // Ecol. Modeling. 1998. Vol. 106. P. 63–75.
6. Komarov A.S., Chertov O.G., Zudin S.L. et al. EFIMOD 2 – A model of growth and elements cycling of boreal forest ecosystems // Ecological Modelling. 2003. Vol. 170. P. 373–392.
7. Daniels R., Burkhardt H., Clason T. A comparison of competition measures for predicting growth of loblolly pine trees // Canad. J. Forest Res. 1986. Vol. 16. P. 1230–1237.
8. Pukkala T., Kolström T. Competition indices and the prediction of radial growth in Scots pine // Silva Fennica. 1987. Vol. 21. P. 55–76.
9. Чумаченко С.И. Базовая модель динамики многовидового разновозрастного лесного ценоза // Вопросы экологии и моделирования лесных экосистем. М. : МЛТИ, 1993. С. 147–180.
10. Chave J. Study of structural, successional and spatial patterns in tropical rain forests using TROLL, a spatially explicit forest model // Ecological Modelling. 1999. Vol. 124. P. 233–254.
11. Liu J., Ashton P.S. FORMOSAIC: an individual-based spatially explicit model for simulating forest dynamics in landscape mosaics // Ecological Modelling. 1998. Vol. 106. P. 177–200.
12. Mailly D., Kimmins J.P., Busing R.T. Disturbance and succession in a coniferous forest of northwestern North America: simulations with DRYADES, a spatial gap model // Ecological Modelling. 2000. Vol. 127. P. 183–205.
13. Бузыкин А.И., Гавриков В.Л., Секретенко О.П., Хлебопрос Р.Г. Анализ структуры древесных ценозов. Новосибирск : Наука, 1985. 94 с.
14. Колобов А.Н., Фрисман Е.Я. Моделирование процессов динамической самоорганизации в пространственно распределенных растительных сообществах // Математическая биология и биоинформатика. 2008. Т. 3, № 2. С. 85–102.

Статья представлена научной редакцией «Биология» 15 мая 2011 г.