

ИССЛЕДОВАНИЕ СОПРЯЖЕННОСТИ ВОССТАНОВИТЕЛЬНО-ВОЗРАСТНОЙ ДИНАМИКИ ДРЕВОСТОЯ И ПОДЧИНЕННЫХ ЯРУСОВ В КОРотКО-ПРОИЗВОДНЫХ БЕРЕЗНЯКАХ ЗАПАДНЫХ НИЗКОГОРИЙ ЮЖНОГО УРАЛА

Н.С. ИВАНОВА,

кандидат сельскохозяйственных наук, научный сотрудник,
Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: Южный Урал, восстановительно-возрастная динамика, коротко-производные березняки, древостой и подчиненные ярусы, сопряженность динамики, моделирование.

В предыдущих статьях [1-4] нами рассмотрено восстановление после сплошных рубок структуры темнохвойной компоненты лесных экосистем в горах Южного Урала (во вновь формирующихся ельниках, коротко- и длительно-производных березняках, устойчиво-производных осинниках). Влияние древостоя на подчиненные ярусы (травяно-кустарничковый и моховой) практически не затронуто. Этому вопросу посвящена данная статья. Здесь исследуется сопряженность восстановительно-возрастной динамики древостоя и подчиненных ярусов, возможность моделирования этого процесса.

Работа выполнена по программе Президиума РАН «Биологическое разнообразие».

Материал, методика и описание модели

В данной статье рассматриваются только коротко-производные березняки. Это наиболее динамичный эколого-динамический ряд восстановления и развития лесных экосистем: происходят кардинальные перестройки структуры древостоя, подчиненных ярусов и процессов естественного возобновления древесных видов [2, 5, 6]. Методика исследований и описание изученных лесов приведены ранее [1, 2]. Таксационные характеристики древостоя получены Г.В. Андреевым [1, 2, 5]. Для моделирования сопряженности динамики древостоя и подчиненных ярусов использовали систему зависимых дифференциальных логистических уравнений.

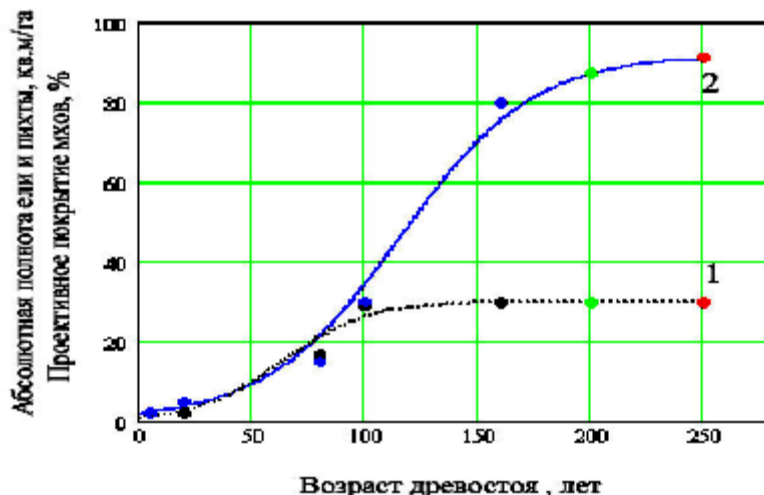


Рисунок 1. Результаты моделирования сопряженной восстановительно-возрастной динамики темнохвойного древостоя и мохового яруса в процессе формирования коротко-производных березняков после сплошных рубок в горах Южного Урала:

1 — абсолютная полнота ели и пихты (кв. м/га), 2 — проективное покрытие мхов (%), точки — статистические данные, линии — результаты решения системы зависимых нелинейных логистических уравнений (две последние точки на них — прогноз на 40 и 90 лет). Система уравнений имеет вид:

$$\frac{dx_1}{dt} = 0,053x_1 - 0,001765x_1^2$$

$$\frac{dx_2}{dt} = 0,032x_2 - 0,00037x_2^2 + 0,0000588x_1x_2$$



Логистические уравнения широко применяются в популяционной экологии, экономике, социологии, истории, где хорошо описывают экспериментальные данные.

Возможность использования сходного математического аппарата для большого класса систем объясняется сходством их феноменологического описания, которое обязательно включает процессы рождения, роста, отбора и гибели [8]. Всесторонний анализ моделей можно найти у А.Д. Базыкина [7], Б.Г. Заславского, Р.А. Полуэктова [9], Ю.М. Апонина, Е.А. Апопиной [10].

Биологические системы имеют ярко выраженную иерархическую структуру управления и взаимосвязей [11]. В теории инерциальных многообразий для большого класса систем, имеющих бесконечно много степеней свободы, доказано существование конечного набора параметров порядка, определяющих поведение изучаемых объектов на больших характерных временах [12]. Доказано, что за исключительно сложными хаотическими явлениями скрывается внутренняя простота. Это дает возможность использовать достаточно простые (базовые) модели с небольшим количеством управляющих параметров. Такие модели часто описывают реальные процессы лучше, чем сложные модели с огромным количеством переменных [11]. В этом контексте в литературе часто приводится пример американского проекта «Биосфера», связанного с моделированием экологических процессов, в котором участвовало около 700 ведущих специалистов, «складывающих мозаику». Он привел к результатам, не допускающим какой-либо разумной интерпретации.

Для того чтобы простая модель удовлетворительно описывала реальные процессы, необходимо правильно определить параметры порядка (главные степени свободы системы, к ко-

Southern Ural, forest restoration, short-term secondary birch forests, stand and subordinate layers, linked dynamics, to design.

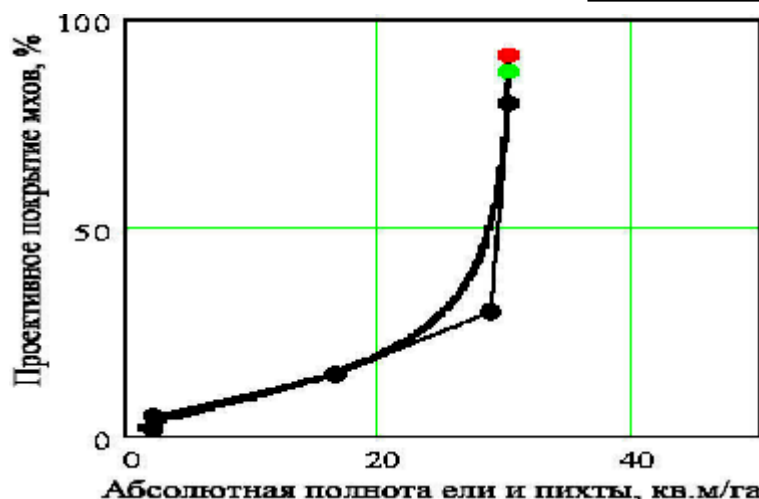


Рисунок 2. Корреляционная зависимость проективного покрытия мхов (%) от абсолютной полноты ели и пихты (кв.м/га). Гладкая жирная линия находится из решений уравнений

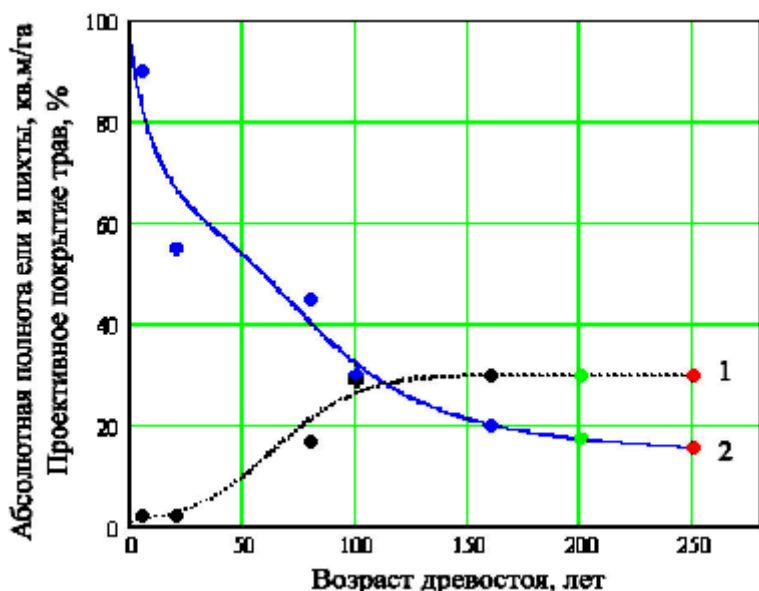


Рисунок 3. Результаты моделирования сопряженной восстановительно-возрастной динамики темнохвойного древостоя и травяно-кустарничкового яруса в процессе формирования коротко-производных березняков после сплошных рубок в горах Южного Урала:

1 – абсолютная полнота ели и пихты (кв.м/га), 2 – проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса (%), точки – статистические данные, линии – результаты решения системы зависимых нелинейных логистических уравнений (две последние точки на них – прогноз на 40 и 90 лет). Уравнения имеют вид:

$$\frac{dx_1}{dt} = 0,053x_1 - 0,001765x_1^2$$

$$\frac{dx_2}{dt} = 0,053x_2 - 0,00088x_2^2 - 0,00014x_1x_2$$

торым подстраиваются все остальные [11, 13].

В нашем случае в качестве динамической характеристики вновь формирующегося древостоя (комплексного фактора) можно принять абсолютную полноту ели сибирской и пихты сибирской (сумму площадей сечений стволов древостоя). Она лучше отражает ценотическое влияние древостоя на подчиненные ярусы, чем численность особей [8]. В процессе роста и развития древесных растений от всходов до деревьев первого яруса размеры особей изменяются в больших мас-

штабах, в результате изменяется не только интенсивность, но и характер взаимозависимостей между древостоем и подчиненными ярусами. Для характеристики восстановления подчиненных ярусов на первом этапе моделирования целесообразнее также использовать комплексные факторы, которые отражают поведение яруса как целого. Такими показателями могут быть проективное покрытие мхов и проективное покрытие трав. Взаимоотношения видов – это задача последующих этапов моделирования [11]. Только после достижения понимания

динамики макросистем возможно углубление в тонкости развития микросистем [14].

Нами используется следующая система дифференциальных логистических уравнений:

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = A_1x_1 - B_1x_1^2 \\ \frac{dx_2}{dt} = A_2x_2 - B_2x_2^2 + C_2x_1x_2 \end{cases}$$

Здесь $A=1/t$, $B=1/tK$, A – специфическая скорость естественного увеличения функции, t – характерный момент времени, K – предел функции, произведения x_1 и x_2 описывают зависимость подчиненных ярусов от формирующегося древостоя, а C – интенсивность этого взаимодействия.

Ограниченность внешних ресурсов и следующая из нее невозможность неограниченного роста функции учитывается введением отрицательного члена Bx^2 . В результате уравнения обладают двумя важными свойствами. При малых x функции возрастают экспоненциально (как в модели Мальтуса), при больших – приближаются к определенному пределу K [8]. Эта величина (ее можно назвать емкостью экологической ниши) определяется многими факторами, которые различны для разных видов. То есть емкость экологической ниши – системный фактор, который определяет ограниченность роста функции в данных условиях обитания [8].

Первое уравнение в системе описывает восстановительно-возрастную динамику древостоя, второе – подчиненного яруса (травяно-кустарничкового или мохового) и его зависимость от древостоя.

Решение системы дифференциальных уравнений проведено в программе *MathCAD 2001* по методике Г.П. Быстрыя с использованием разработанного им программного продукта.

Решалась обратная задача – по статистическим данным методом последовательных приближений определялись параметры динамических уравнений. Уравнения решены с помощью функции *rkfixed* ($y_0, t_{нач}, t_{кон}, n, D$), где y_0 – начальные условия, $t_{нач}$ и $t_{кон}$ – абсциссы начальной и конечной точки интегрирования, n – число шагов интегрирования, D – функция вектор правых частей системы [15]. Функция *rkfixed* решает дифференциальные уравнения методом Рунге-Куты (*rk*) четвертого порядка с фиксированным шагом (*fixed*) интегрирования. Этот метод считается надежным и позволяет почти всегда решить дифференциальное уравнение [15].

Результаты и обсуждение

На рисунке 1 приведены результаты решения уравнений (линии) и статистические данные (точки). На нем изображена восстановительно-возра-

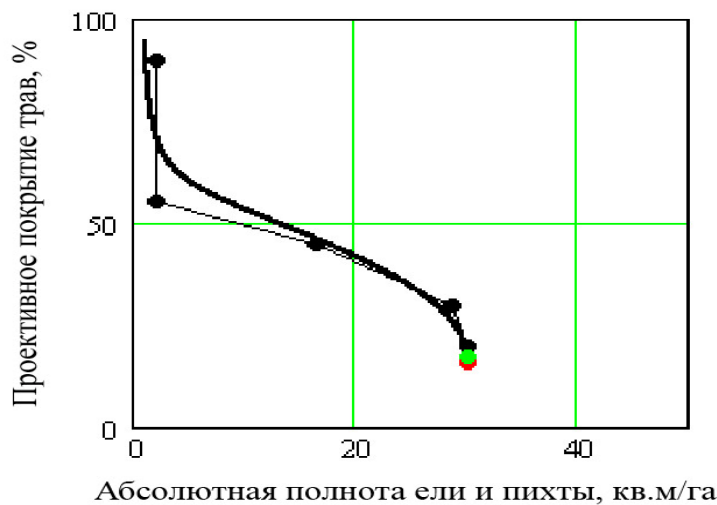


Рисунок 4. Корреляционная зависимость проективного покрытия трав (%) от абсолютной полноты ели и пихты (кв.м/га). Гладкая жирная линия находится из решений уравнений

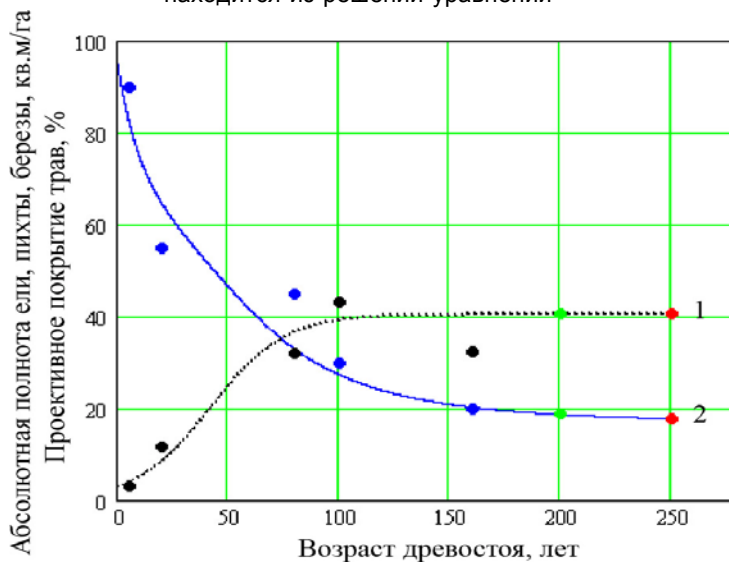


Рисунок 5. Результаты моделирования сопряженной восстановительно-возрастной динамики суммарной абсолютной полноты древостоя ($UG_{Ел}, G_{Б}$) и травяно-кустарничкового яруса в процессе формирования коротко-производных березняков после сплошных рубок в горах Южного Урала:

1 – суммарная абсолютная полнота ели, пихты и березы (кв.м/га), 2 – проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса (%), точки – статистические данные, линии – результаты решения системы зависимых нелинейных логистических уравнений (две последние точки на них – прогноз на 40 и 90 лет):

$$\frac{dx_1}{dt} = 0,059x_1 - 0,001471x_1^2$$

$$\frac{dx_2}{dt} = 0,053x_2 - 0,00088x_2^2 - 0,00094x_1x_2$$

стная динамика после сплошных рубок абсолютной полноты (суммы площадей сечений стволов древостоя) темнохвойной компоненты вновь формирующегося древостоя и проективного покрытия мхов. Рассмотрен временной ряд от 5 до 160 лет. Точки, начиная со 160 лет, соответствуют субкоренным ельникам.

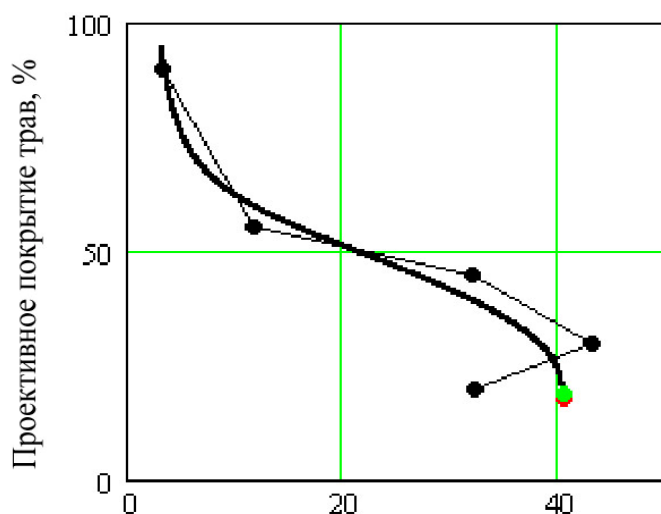
Рисунок 1 наглядно показывает, что рассматриваемый эколого-динамический ряд (коротко-производные березняки) демонстрирует устойчивую восстановительно-возрастную динамику

как древостоя, так и подчиненного яруса, результатом которой является восстановление исходной растительности темнохвойных лесов. Рисунок 2 выявляет тесную нелинейную положительную зависимость восстановительно-возрастной динамики мохового яруса от темнохвойного древостоя. Использование системы дифференциальных уравнений позволяет определить время, необходимое для восстановления исследуемых переменных (абсолютной полноты темнохвойных видов и проективного покрытия мхов).

В данном случае это время равняется 100 годам для абсолютной полноты ели сибирской и пихты сибирской и более 160 лет для проективного покрытия мхов. То есть наглядно показано и количественно оценено запаздывание восстановления структуры мохового яруса более чем на 60 лет по сравнению с древостоем.

Другой важный аспект – возможность выделить характерные периоды динамики. На рисунке 1 они хорошо видны. В начальный период восстановительно-возрастных смен абсолютная полнота темнохвойных древесных видов и проективное покрытие мхов имеют низкие значения, которые практически не увеличиваются. В этот период даже небольшие внешние воздействия могут изменить ход восстановительно-возрастной динамики настолько, что восстановление исходных еловых лесов растянется на неопределенный срок. Второй период – интенсивного роста. В данном случае в это время идет активное восстановление основных компонентов исходных лесов: абсолютной полноты темнохвойных видов и проективного покрытия мхов. Третий период – замедления роста, четвертый – насыщение.

Интересно рассмотреть влияние древостоя на травяно-кустарничковый ярус (рис. 3). Между ними существуют антагонистические зависимости. На вырубках после уничтожения древостоя травянистый ярус бурно разрастается. Из рисунка 3 видно, что, начиная с 20-летнего возраста древостоя, развитие травяно-кустарничкового яруса идет сопряженно с динамикой вновь формирующегося темнохвойного древостоя. Однако на начальных этапах восстановительно-возрастных смен абсолютная полнота ели сибирской и пихты сибирской практически не увеличивается и не может определять резкое снижение проективного покрытия трав. Об этом же свидетельствует рисунок 4, где изображена корреляционная зависимость проективного покрытия трав от абсолютной полноты ели сибирской и пихты сибирской. Этот рисунок выявляет отрицательную нелинейную зависимость травяно-кустарничкового яруса от формирующегося темнохвойного древостоя и наглядно показывает, что на начальных этапах восстановительно-возрастных смен абсолютная полнота ели и пихты не изменяется и не может объяснить снижение проективного покрытия травянистого яруса. Отсюда следует, что существует еще фактор, который и определяет резкое снижение проективного покрытия трав на начальных этапах восстановительно-возрастных смен. Этим фактором является формирующаяся на вырубке береза, которая характеризуется активным ростом на открытых местообитаниях и способна быстро сформировать сом-



Абсолютная полнота ели, пихты, березы, кв.м/га

Рисунок 6. Корреляционная зависимость проективного покрытия трав (%) от суммарной абсолютной полноты ели, пихты и березы (кв.м/га).

Гладкая жирная линия находится из решений уравнений

кнутый полог. В коротко-производных березняках она преобладает по запасу до 70-80 лет [2, 5]. Таким образом, необходимо построение многофакторной модели.

Рассмотрим в качестве нового фактора, определяющего структуру нижних ярусов, суммарную абсолютную полноту темнохвойных и лиственных древесных видов ($Y_{G_{\text{ел}}, G_{\text{б}}}$) (рис. 5). Развитие темнохвойно-лиственного древостоя идет быстрее, чем толь-

ко его темнохвойной компоненты (рис. 3). Характерные моменты времени ($t = 1/A$, где A - параметр в первом уравнении систем) равны 17 и 19 лет соответственно для формирующегося темнохвойно-лиственного древостоя (рис. 5) и только для его темнохвойной компоненты (рис. 3). Рисунок 5 наглядно показывает, что в интервале от 5 до 20 лет суммарная абсолютная полнота увеличивается (за счет дополнительно введенного в модель фактора

- абсолютной полноты березы) и может объяснить снижение проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса. С другой стороны, снижение абсолютной полноты после 100-летнего возраста древостоя не приводит к увеличению проективного покрытия трав (рис. 5). Сравнивая рисунки 3 и 5, можно сделать вывод, что на заключительных этапах восстановительно-возрастных смен коротко-производных березняков проективное покрытие трав контролируется темнохвойной компонентой древостоя.

Заключение

Таким образом, в процессе восстановительно-возрастных смен лесной растительности формирование древостоя и подчиненных ярусов идет сопряженно, и эту сопряженность можно описать с помощью систем связанных дифференциальных уравнений, что позволяет определить тенденции динамики разных ярусов лесной растительности, характер и уровень взаимозависимостей между ними, характерные периоды динамики, характерные моменты времени и время, необходимое для восстановления исходной структуры лесной экосистемы, оценить устойчивость развития и сделать прогнозы на будущее.

Автор выражает глубокую благодарность за активное содействие в моделировании и предоставленный программный продукт профессору Геннадии Павловичу Быструю, без помощи которого эта статья вряд ли была бы написана.

Литература

1. Иванова Н.С., Андреев Г.В. Естественное восстановление структуры ценопопуляций ели сибирской и пихты сибирской в темнохвойных лесах Южного Урала // Аграрный вестник Урала. – 2008. – №6. – С.82-86.
2. Иванова Н.С., Андреев Г.В. Естественное восстановление структуры ценопопуляций ели сибирской и пихты сибирской под пологом коротко-производных березняков в горах Южного Урала // Аграрный вестник Урала. – 2008. – №7. – С. 75-77.
3. Иванова Н.С., Андреев Г.В. Естественное восстановление структуры ценопопуляций ели сибирской и пихты сибирской под пологом длительно-производных березняков в горах Южного Урала // Аграрный вестник Урала. – 2008. – №8. – С. 74-76.
4. Иванова Н.С., Андреев Г.В. Устойчиво-производные осинники западных низкогорий Южного Урала // Аграрный вестник Урала. – 2008. – №10.
5. Андреев Г.В. Восстановительно-возрастная динамика темнохвойных древостоев на западном макросклоне Южного Урала // Лесное хозяйство. – 2007. – №3. – С. 38-40.
6. Иванова Н.С. Динамика продуктивности травяно-кустарничкового яруса в лесах западных низкогорий Южного Урала // Ботанический журнал. – 2007. – Т. 92. – №9. – С. 1427-1442.
7. Базыкин А.П. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. – М.: Наука, 1985. – 180 с.
8. Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б. Математические модели биологических продукционных процессов. – М., Изд-во МГУ, 1993. – 301 с.
9. Заславский Б.Г., Полуэктов Р.А. Управление экологическими системами. – М.: Наука, 1988. – 296 с.
10. Апонин Ю.М., Апонина Е.А. Иерархия моделей математической биологии и численно-аналитические методы их исследования // Математическая биология и биоинформатика, 2007. – Т. 2. – №2. – С. 347-360.
11. Чернавский Д.С. Синергетика и информация. – М.: Знание, 1990. – 117с.
12. Foias C., Sell G.R., Temam R. Inertial manifolds for nonlinear evolutionary equations // Journal of Differential Equations. – 1988. – V. 773. – №2. – P. 309-353.
13. Романовский Ю.М., Степанова Н.В., Чернавский Д.С. Математическое моделирование в биофизике: введ. в теорет. Биофизику. – 2-е изд., доп. – М.; Ижевск: Ин-т. компьютер. исслед., 2004. – 471 с.
14. Коротаев А.В., Чернавский Д.С., Малков А.С., Чернавская Н.М. Математические модели исторической демографии (Как хаос на микроуровне порождает предсказуемую динамику на макроуровне) // Общественные науки и современность. – 2005. – №5. – С. 140-154.
15. Очков В.Ф. Mathcad 8 Pro для студентов и инженеров. – М.: КомпьютерПресс, 1999.