

УДК: 51-76 (630*232.43)

Имитационное моделирование процессов самоизреживания в одновозрастных однопородных древостоях

©2016 Колобов А.Н. *, Фрисман Е.Я. **

*Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, Биробиджан,
Россия*

Аннотация. В настоящей работе приводятся результаты моделирования и исследования процессов самоизреживания одновозрастных еловых древостоев в зависимости от начального пространственного расположения деревьев и неоднородности состава популяции. Основным инструментарием исследования служила разработанная ранее индивидуально-ориентированная модель пространственно-временной динамики древостоя. Показано, что для адекватного количественного описания процесса самоизреживания необходимо учитывать как неоднородность состава популяции, так и начальную пространственную структуру древостоя. Вычислительные эксперименты показали, что для елового древостоя второго класса бонитета удовлетворительные соответствия между реальными и модельными данными были получены при случайном и кластерном начальном расположении деревьев. При этом для описания начальной неоднородности состава популяции оказалось достаточным использование семи групп деревьев разного возраста с различной вероятностью отпада в результате конкуренции за свет.

Ключевые слова: самоизреживание древостоя, одновозрастной древостой, пространственная структура, неоднородность состава популяции, имитационное моделирование.

ВВЕДЕНИЕ

Изреживание древостоя это уменьшение количества деревьев в результате естественного отмирания части из них с увеличением возраста. Процесс изреживания одновозрастных древостоев определяется действием множества различных факторов, которые сложным и во многом стохастическим образом влияют на рост, взаимодействие и гибель деревьев.

Выделяют два основных типа моделей изреживания одновозрастных древостоев [1]. Модели первого типа описывают плотно-зависимый характер смертности, в которых плотность древостоя связывают со средним размером дерева. Наиболее известным примером является «формула 3/2» и ее различные модификации [2–10]. Сюда также можно отнести имитационные компьютерные модели, в которых явно описываются локальные взаимодействия между деревьями [11–13], а также используются различные индексы конкуренции за ресурсы [14–19]. Во втором типе

* alex_0201@mail.ru

** frisman@mail.ru

моделей плотность древостоя описывается как функция возраста. К ним, например, относятся известные формулы Хильми [20], Каянуса, Воропанова, Терскова-Шмальгаузена [21]. Графики известных формул изреживания не всегда обладают теми же качественными особенностями, что и экспериментальные кривые. При этом они имеют не очень высокую точность совпадения расчетных значений плотности древостоя с данными таблиц хода роста. В большинстве существующих подходов моделирования процесса самоизреживания одновозрастных древостоев рассматривается однородная популяция, состоящая из одинаковых в среднем деревьев, что является существенным упрощением. В работах Г.П. Карева [1, 22, 23] рассматривается проблема создания феноменологической теории самоизреживания древостоев, в рамках которой можно было бы строить простые модели с малым числом параметров, имеющих ясный физический смысл. В результате было показано, что для построения адекватных моделей самоизреживания древостоев необходимо учитывать неоднородность состава насаждений, как одного из фундаментальных факторов, определяющих динамику популяций. Неоднородность проявляется в том, что деревья не являются идентичными, имея различную вероятность гибели в зависимости от индивидуальных свойств особи. Такой подход также использовался в некоторых имитационных моделях [13, 24].

Вместе с тем существенное влияние на процесс изреживания одновозрастных древостоев оказывает начальное пространственное расположение деревьев, которое в реальных сообществах может быть различным и зависит от действия многих факторов. Взаимное расположение деревьев обуславливает неравномерность распределения общих световых ресурсов, что в конечном итоге определяет процессы роста и отпада в сообществе [25]. Как правило, в существующих работах проводится анализ горизонтальной структуры древостоя, сформировавшейся в процессе самоизреживания используя реальные данные пространственного расположения деревьев [26–29], но мало внимания уделяется обратной взаимосвязи. Одно из таких исследований представлено в работе О.П. Секретенко и П.Я. Грабарника [30], где для исходного пространственного размещения деревьев 55-летнего сосняка подбирали такие параметры роста и изреживания, при которых прогнозируемые характеристики горизонтальной структуры «прореженного» древостоя соответствовали бы реальным данным 90-летнего насаждения. Это позволяет исследовать закономерности роста и изреживания древостоев путем изучения динамики их горизонтальной структуры.

Таким образом, целью настоящей работы является моделирование и исследование процессов самоизреживания одновозрастных древостоев (на примере еловых насаждений) в зависимости от одновременного влияния двух факторов: начального пространственного расположения деревьев и неоднородности состава популяции. Здесь рассматривается одновозрастной древостой, разница в возрасте деревьев которого не превышает длительность одного класса возраста. Для хвойных пород класс возраста составляет 20 лет [35]. Основным инструментарием исследования служила разработанная ранее индивидуально-ориентированная модель [31, 32], динамика древостоя в которой описывается как совокупность роста каждого дерева с учетом локально доступных ресурсов. Модель позволяет не только учитывать неоднородность состава популяции, но и исследовать динамическое поведение древостоя при различных начальных пространственных структурах насаждения.

1. ИНДИВИДУАЛЬНО-ОРИЕНТИРОВАННАЯ МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ ДРЕВОСТОЯ

Описание модели

Модель TEMFORM (TEMperate FORests Model) направлена на проведение вычислительных экспериментов со всевозможными комбинациями видовой и

возрастной структуры древостоев, произрастающих на территории с умеренным климатом, где основным системообразующим фактором формирования и развития лесных экосистем является свет. Она позволяет описывать динамику запаса, а также процессы формирования пространственного распределения, возрастной структуры и видового состава смешанных древостоев, в результате конкуренции за свет. Подробное описание модели приведено в предшествующих работах [31, 32].

Модель содержит несколько уравнений и параметров, большинство из которых можно оценить на основе имеющихся стандартных данных лесной таксации. Особое внимание при построении модели уделяется описанию и изучению механизмов внутривидовой и межвидовой конкуренции, которая является определяющим фактором, формирующим характерные сообщества деревьев. При этом учитывается пространственная структура древостоя как основной фактор, влияющий на напряженность конкурентных отношений. В основе построения модели лежит индивидуально-ориентированный подход, согласно которому моделирование динамики древостоя складывается из описания роста каждого дерева с учетом его видовых характеристик и локально доступных ресурсов. Деревья размещены на площадке с заданными пространственными координатами и оказывают взаимное влияние друг на друга через конкуренцию за свет. Моделируемый участок делится на ячейки размером 20×20 см, в каждой из которых одновременно может находиться только одно дерево (рис. 1).

Начальная пространственная структура древостоя представляет собой комбинацию деревьев разного вида и возраста, расположенных на координатной сетке (рис. 1). Она может соответствовать фактическим данным распределения деревьев на участке или задаваться самостоятельно в зависимости от цели исследования. На каждом шаге моделирования, который равен одному году рассчитывается рост и отмирание деревьев, а также естественное возобновление. Отмирания дерева происходит в результате конкуренции за свет и предельного возраста, а также влияния различных внешних факторов, таких как ветровалы, поедания подроста копытными и фитофагами, пожары, рубки. В качестве результатов моделирования исследователь получает различные статистические данные: запас, численность, пространственное распределение, возрастная структура, видовой состав древостоя, которые могут быть представлены в виде графиков, таблиц, диаграмм для каждого момента времени. Кроме того, можно просмотреть состояние каждого дерева, как и динамику его развития.

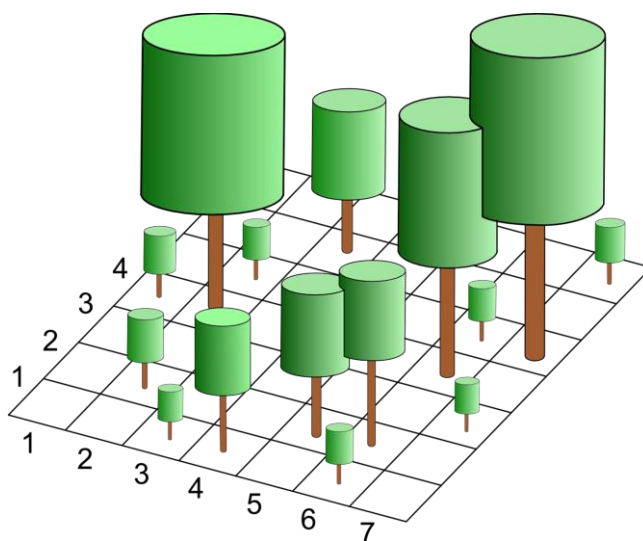


Рис. 1. Размещение деревьев на координатной решетке моделируемого участка.

Рост дерева описывается следующей системой уравнений, позволяющей вычислять объем, высоту и диаметр ствола на каждом шаге моделирования с учетом влияния конкуренции со стороны рядом стоящих деревьев:

$$\frac{dV}{dt} = Pb - cVH, \quad P = \left(\frac{P_m \cdot V^{2/3}}{p} \cdot \ln \left(\frac{P_m + a \cdot Q}{P_m + a \cdot Q \cdot \exp(-pV^d)} \right) \right), \quad (1)$$

$$H(t) = c_1(1 - \exp(-c_2(t - t_0)))^{c_3}, \quad (2)$$

$$D = \sqrt{\frac{4V}{\pi \cdot H \cdot \alpha \cdot V^{-\gamma}}}, \quad (3)$$

где V , H , D – объем, высота и диаметр ствола дерева, a – начальный наклон кривой продуктивности, P – интенсивность фотосинтеза дерева, P_m – максимальная интенсивность фотосинтеза единицы листовой поверхности, p – коэффициент поглощения света, d – фрактальная размерность кроны, b – коэффициент преобразования энергии в прирост объема ствола, c – коэффициент пропорциональности расходов энергии на транспорт ассимилятов, Q – доля солнечной радиации падающей на наружную поверхность кроны, c_1 , c_2 , c_3 , – видоспецифичные параметры роста дерева в высоту, α , γ – коэффициенты зависимости видового числа от объема ствола. Здесь для описания роста дерева в высоту (уравнение (2)) воспользовались функцией Ричарда-Чэпмена [33] вместо модели Басса, которую использовали в работе [32]. Это позволило уменьшить ошибку аппроксимации между модельными и фактическими данными таблиц хода роста.

Оценка параметров модели роста дерева

Для оценки параметров модели роста дерева (уравнения (1)–(3)) были использованы фактические данные таблиц хода роста (ТХР) нормальных еловых насаждений 2 класса бонитета [34]. Они описывают рост среднестатистического дерева (средние значения объема, высоты и диаметра ствола дерева в зависимости от возраста) в одновозрастном древостое начиная с 10 летнего возраста. Для моделирования процессов самоизреживания в одновозрастных древостоях необходимо наличие таких фактических данных, в которых начальный возраст измеряемого древостоя наиболее приближен к нулю. Как правило, в таблицах хода роста приводятся данные, начиная с 5 или 10 летнего возраста насаждения. Оценка параметров модели производилась с помощью метода наименьших квадратов. Необходимо было подобрать такие значения параметров a , p , P_m , b , c , d , c_1 , c_2 , c_3 , t_0 для уравнений (1) и (2) соответственно, при которых ряд полученных модельных значений, наилучшим образом аппроксимирует данные ТХР. Алгоритм поиска коэффициентов модели состоял в минимизации сумм квадратов отклонений:

$$S(a, p, P_m, b, c, d) = \sum_{k=1}^n (V(t_k) - V_{tab}(t_k))^2, \quad S(c_1, c_2, c_3, t_0) = \sum_{k=1}^n (H(t_k) - H_{tab}(t_k))^2,$$

где $V_{tab}(t_k)$, $H_{tab}(t_k)$ – фактические, $V(t_k)$, $H(t_k)$ – расчетные значения величин V , H в момент t_k , зависящие от искомым параметров модели. Коэффициенты функции $f(V) = \alpha \cdot V^{-\gamma}$, входящей в уравнение (3), также оценивались по таблицам хода роста еловых насаждений. В результате были получены следующие значения параметров модели: $a = 140$, $P_m = 20$, $p = 0.85$, $d = 0.133$, $b = 0.0034$, $c = 0.00149$ (уравнение (1)); $c_1 = 31.61$, $c_2 = 0.0238$, $c_3 = 3.412$, $t_0 = -13.677$ (уравнение (2)); $\alpha = 0.4685$, $\gamma = 0.0598$ (уравнение (3)). На рисунке 2 показаны графики роста объема ствола и высоты дерева ели аянской, а также приведены значения коэффициентов детерминации (R^2) и ошибки аппроксимации (\bar{A}).

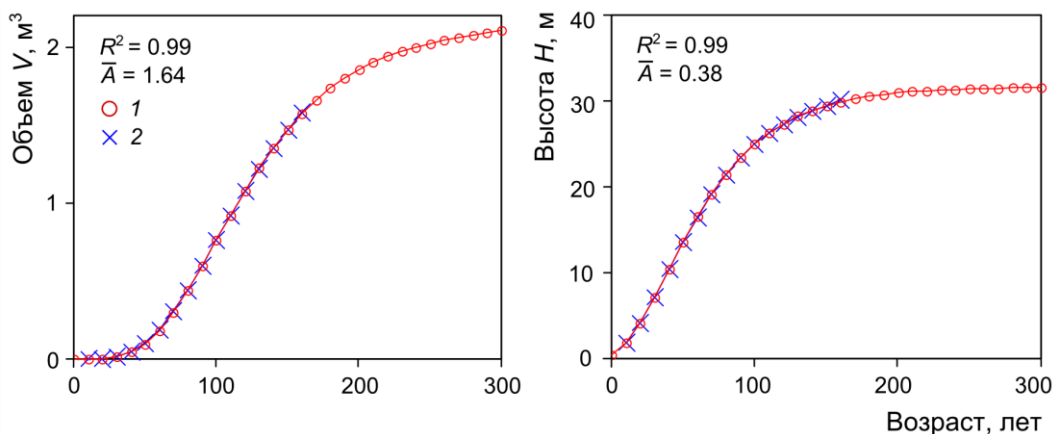


Рис. 2. Графики роста объема ствола (V) и высоты (H) дерева ели аянской (1 – модельные данные, 2 – эмпирические данные).

2. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В работе Ф.С. Березовской и Г.П. Карева [23] показано, что на динамику одновозрастных древостоев существенное влияние оказывает неоднородность состава популяции, которая проявляется в том, что деревья не являются идентичными, имея различную вероятность гибели. Так как в модели описывается рост среднестатистического дерева, то различия между деревьями, в начальный момент моделирования, можно обеспечить за счет разницы в возрасте. Древостой считается одновозрастным, если разница в возрасте деревьев не превышает длительность одного класса возраста. Для хвойных пород класс возраста составляет 20 лет [35]. Таким образом, деление древостоя на возрастные группы, обеспечивает неоднородность его состава с различной вероятностью гибели деревьев разного возраста в результате конкуренции за свет.

Также на процесс изреживания одновозрастных древостоев влияет начальное пространственное расположение деревьев, которое в реальных сообществах может быть различным и зависит от действия многих факторов. Взаимное расположение деревьев определяет часть световых ресурсов, которая доступна для индивидуального дерева. Недостаток ресурса вызывает напряженность конкурентных отношений в сообществе, что приводит к ослаблению и отпаду отстающих в росте деревьев [25].

В данной работе на основе предложенной модели исследовалась динамика численности одновозрастных, однопорodных древостоев в зависимости от начального пространственного расположения деревьев и возрастной структуры древостоя. Необходимо было подобрать такую начальную возрастную и пространственную структуру насаждения, при которых достигается наилучшее соответствие между модельными и реальными данными изреживания древостоя. Реальные данные были взяты из таблиц хода роста одновозрастных еловых насаждений два класса бонитета [34].

В качестве начальной пространственной структуры древостоя рассматривали три типа расположения деревьев: регулярное, кластерное, случайное. В первом случае деревья имеют регулярное расположение, характеризующееся периодической повторяемостью в пространстве (рис. 3,Б). Во втором, они образуют кластеры. Координаты деревьев в каждом кластере представляют собой случайные числа с отклонением по Гауссу от центра кластера (рис. 3,В и 3,Г). В третьем случае координатами деревьев являются равномерно распределенные случайные величины (рис. 3,А). Значками обозначены деревья разных возрастных групп. Внутри каждой из рассмотренных пространственных структур, деревья разного возраста расположены случайным образом относительно друг друга. Таким образом, в случае регулярного пространственного расположения, с точки зрения возраста, деревья расположены

случайно (рис. 3,Б). Размер моделируемой площадки во всех рассмотренных случаях составил 24×24 м или 120×120 ячеек, которые являются координатами деревьев (рис. 3,А–Г).

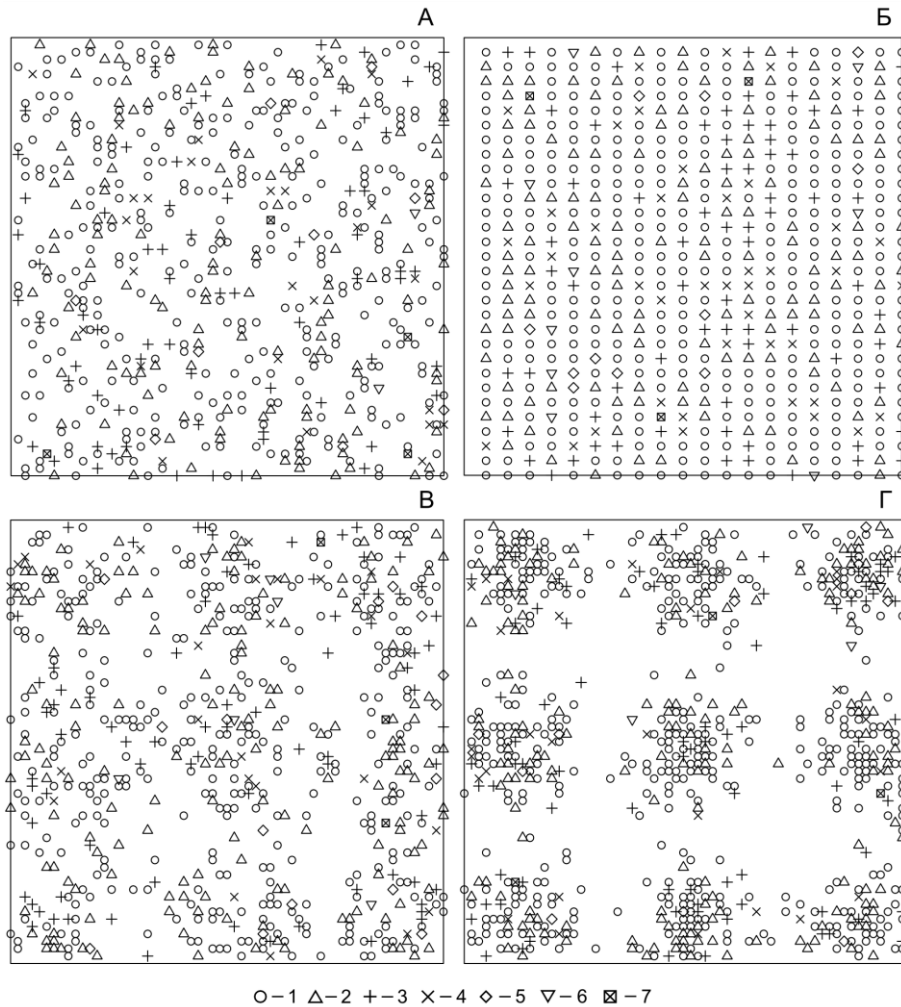


Рис. 3. Начальная пространственная структура древостоя со случайным (А), регулярным (Б) и кластерным расположением деревьев с дисперсией в кластере $\sigma^2 = 45$ (В) и $\sigma^2 = 23$ (Г). Значками обозначены деревья разных возрастных групп.

Далее для каждого варианта пространственного расположения деревьев подбирали начальную возрастную структуру так, чтобы получить удовлетворительное согласование между реальными и модельными данными. Возрастная структура древостоя представляет собой совокупность нескольких групп деревьев разного возраста. Для вычисления начальной численности деревьев в i -ой возрастной группе, использовали следующую формулу:

$$N_i(0) = N(0) \cdot k_i / \sum_{i=1}^n k_i, \quad k_i = \frac{1-k}{1-k^{n+1}} \cdot k^i, \quad (4)$$

где $N(0)$ – общая начальная численность деревьев, $N_i(0)$ – начальная численность деревьев в i -ой возрастной группе, $i = 1, \dots, n$ – возраст деревьев в i -ой группе в начальный момент моделирования, n – число групп, $k = \text{const} < 1$ – параметр характеризующий распределение численности деревьев по возрастным группам. Эта формула использовалась в работе Ф.С. Березовской и Г.П. Карева [23] для описания неоднородности популяции в мальтузианской модели изреживания одновозрастного древостоя. Подбор числа возрастных групп деревьев n осуществляли перебором по возрастанию, начиная с единицы. Для каждого n подбирали такое значение параметра k

при котором достигается удовлетворительное согласование между реальными и модельными данными.

В результате, удовлетворительные соответствия между реальными и модельными данными были получены при случайном и кластерном (дисперсия в кластере $\sigma^2 = 45$) начальном расположении деревьев (рис. 3,А и 3,В) со следующими значениями параметров (формула (4)), характеризующими начальную возрастную структуру древостоя: $N(0) = 2310$ (шт.), $n = 7$, $k = 0.45$. Таким образом, численность деревьев в каждой возрастной группе в начальный момент моделирования составила: $N_1(0) = 1259$ (шт.), $N_2(0) = 721$, $N_3(0) = 149$, $N_4(0) = 106$, $N_5(0) = 44$, $N_6(0) = 21$, $N_7(0) = 10$. Для $n < 7$ не удалось получить удовлетворительные оценки параметра k . При подборе значения $N(0)$ исходили из того, что на начальном этапе развития древостоя изреживание практически не происходит в силу слабого взаимодействия кронами [36]. Таким образом, в качестве $N(0)$ взяли реальное значение численности елового древостоя 2 класса бонитета в возрасте 10 лет [34]. При более высоком значении $N(0)$ не удалось получить удовлетворительные результаты. Здесь также необходимо было оценить параметр отмирания дерева $N(Vs)$, где $N(Vs) > P(V)/Ps(Vs)$. Здесь $P(V)$, $Ps(Vs)$ – интенсивность фотосинтеза кроны дерева, растущего в условиях затенения и при полном освещении (см. уравнение (1)); V , Vs – реальный и максимально возможный (без затенения) в данном возрасте объем ствола дерева. Значения пороговой величины $N(Vs)$, характеризующей минимальную интенсивность фотосинтеза в данном возрасте, ниже которой дерево отмирает, представлены в виде логистической функции

$$n(Vs) = \frac{n_m}{1 + (n_m/n_0 - 1) \cdot \exp(-\beta \cdot Vs)},$$

коэффициенты которой составили: $n_m = 1.5$, $n_0 = 1.45$,

$$\beta = 120.$$

Координаты деревьев, в начальный момент времени, для кластерного и случайного типа пространственного распределения являются случайными величинами. Поэтому численность древостоя, на каждом шаге моделирования, также является случайной величиной, которая имеет определенный интервал значений. Для определения этого интервала было сгенерировано 100 реализаций модели. Показано, что распределение полученных значений численности подчинены нормальному закону. На рисунке 4 представлены реальные данные динамики численности одновозрастного елового древостоя и оценённые интервалы вариации модельных значений шириной $\pm 3\delta$. Реальные данные были взяты из таблиц хода роста одновозрастных еловых насаждений 2 класса бонитета [34]. Крестиком обозначены начальные модельные данные (рис. 4). В первом и третьем случае (рис. 4,А и 4,В) на участке от начала моделирования до 10 лет изреживание древостоя не происходит. Для более удобного наглядного восприятия, вследствие различного масштаба данных, графики были разбиты на две части: 0–30 лет и 30–160 лет (рис. 4). Как видно из графиков, реальные данные попадают в полученные интервалы, что позволяет сделать вывод об адекватности модели и удовлетворительности оценок параметров. Для кластерного расположения деревьев (дисперсия в кластере $\sigma^2 = 23$) (рис. 3,Г) не удалось подобрать такие значения параметров n и k возрастной структуры древостоя, при которых реальные данные находятся внутри полученных интервалов. В случаях, когда рассматривалось случайное начальное расположение деревьев без возрастной структуры, то есть все деревья были одного возраста, получены завышенные значения численности для интервала от 20 до 40 лет (рис. 4,В). Таким образом, для количественного описания процесса самоизреживания необходимо учитывать оба фактора, как начальную пространственную структуру, так и неоднородность состава популяции.

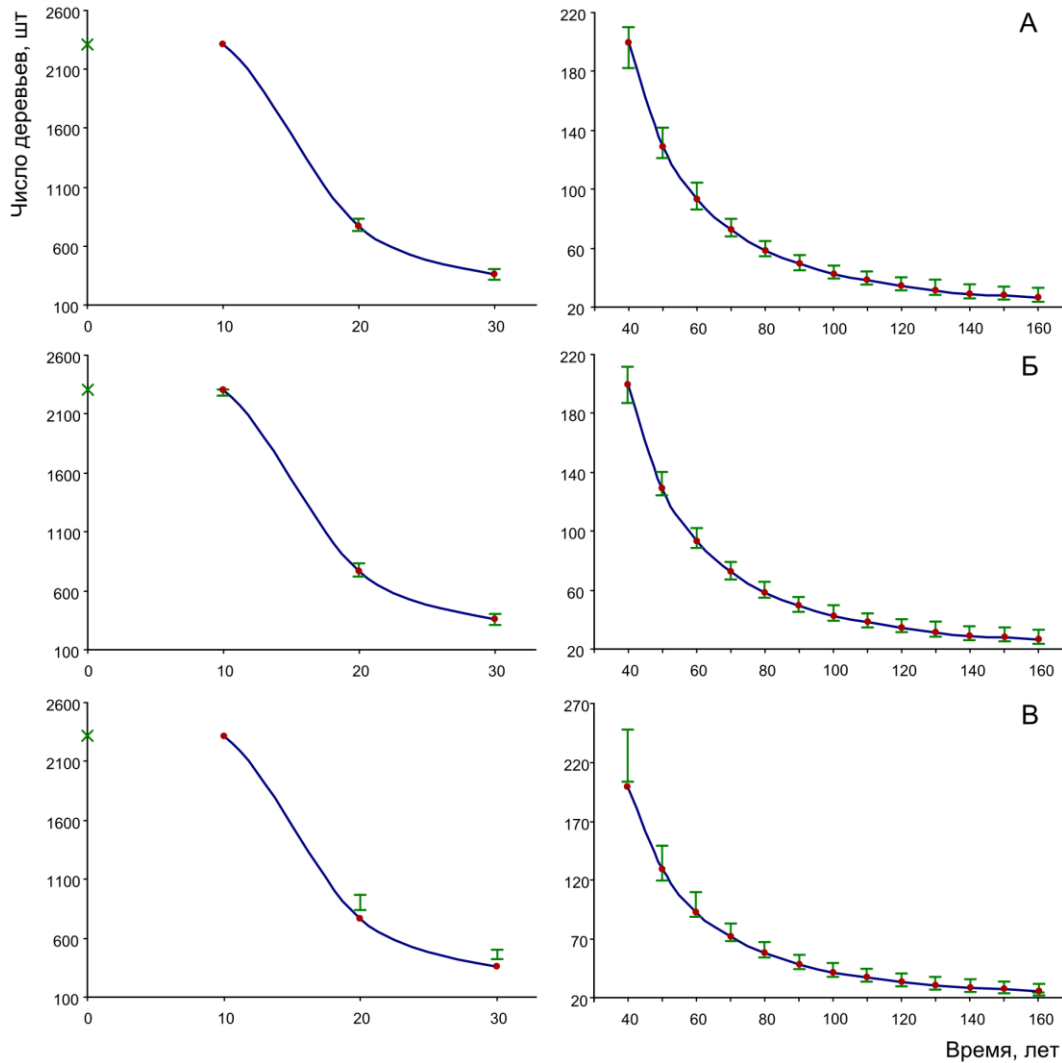


Рис. 4. Динамика численности одновозрастного елового древостоя при случайном (А), кластерном (Б) и случайном, без возрастной структуры, начальном расположении деревьев (В) (кружки – реальные данные; крестики – начальные модельные данные; вертикальные линии – интервалы вариации модельных значений шириной $\pm 3\delta$).

Одна из модельных реализаций процесса самоизреживания при случайном начальном расположении деревьев разных возрастных групп ($n = 7$, $k = 0.45$) (рис. 3,А) представлена на рисунке 5,А. Полученная модельная кривая численности древостоя обладает качественными особенностями развития естественных одновозрастных насаждений, которые подробно описаны в работе М.Д. Корзухина [36]. Вначале происходит свободный рост особей, слабо взаимодействующих кронами (до 10 лет, см. рис. 5,А). После смыкания кроны начинается интенсивный процесс отмирания деревьев в результате конкуренции за свет (10–40 лет). Затем, по мере размыкания кроны, скорость изреживания падает (40–80 лет). Далее конкурентный отпад практически прекращается, происходит увеличение гибели деревьев в результате старения (от 80 лет).

В случае кластерного расположения деревьев (дисперсия в кластере $\sigma^2 = 23$) (рис. 3,Г), характер динамики такой, что в определенный момент времени происходит резкое падение численности, при этом процесс изреживания начинается раньше (рис. 5,В). При регулярном пространственном расположении (рис. 3,Б) на интервале 10–20 лет также происходит резкое падение численности (рис. 5,Б), что не соответствует фактическим данным таблиц хода роста, где кривая изреживания более плавная [34]. Регулярное расположение деревьев уменьшает неравномерность распределения

световых ресурсов между ними, которая обеспечивается только за счет разницы в возрасте. Таким образом, увеличивается число деревьев, находящихся в одинаковых условиях затенения, которые одновременно отмирают. Так как в случае регулярного пространственного расположения, с точки зрения возраста, деревья размещены случайно (рис. 3,Б), то это объясняет сходство на интервале 20–120 лет со сценарием динамики численности при случайном начальном распределении деревьев (рис. 5,А и 5,Б). Если в этом случае не учитывать деление древостоя на возрастные группы, то в определенный момент времени происходит одновременная гибель насаждения. Как показали вычислительные эксперименты начальная пространственная структура, в случае деления древостоя на возрастные группы, оказывает существенное влияние на ранних этапах развития насаждения (до 20 лет). Далее, после существенного прореживания древостоя, динамика численности во всех трех случаях становится близкой (рис. 5,А–В).

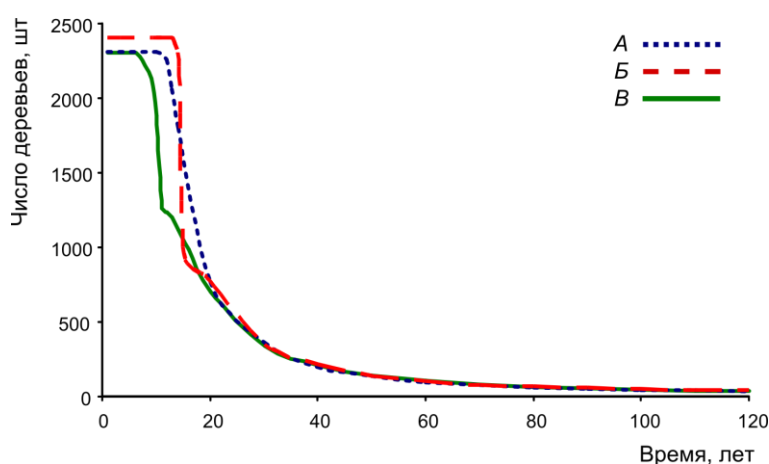


Рис. 5. Модельные реализации процесса самоизреживания одновозрастных еловых насаждений при случайном (А), регулярном (Б) и кластерном (В) начальном расположении деревьев разных возрастных групп.

Рассмотрим, как происходит отпад деревьев в разных возрастных группах в процессе изреживания древостоя при случайном и кластерном (дисперсия в кластере $\sigma^2 = 45$) начальном расположении деревьев (рис. 3,А и 3,В). Для описания начальной возрастной структуры древостоя в обоих случаях использовали следующие значения параметров: $N(0) = 2310$ шт., $n = 7$, $k = 0.45$, которые обеспечивают удовлетворительные соответствия между реальными и модельными данными (см. выше). Вычислительные эксперименты показали, что для случайного и кластерного начального расположения наблюдается схожая динамика отпада деревьев в разных возрастных группах. В первые 40 лет, изреживание происходит за счет отмирания деревьев младших возрастных групп N_1-N_3 , при этом в старших группах N_5-N_7 отпад практически отсутствует, но появляется и увеличивается по мере взросления древостоя (таблица 1). Таким образом, на стадии смыкания крон, когда происходит конкурентный отпад, выживают преимущественно самые крупные деревья, что согласуется с результатами натурных исследований [37, 38]. В зрелом одновозрастном древостое присутствуют деревья всех возрастных групп, причем для случайного начального расположения наибольшее количество наблюдается в средней группе, для кластерного расположения в старшей группе (таблица 1).

Таблица 1. Распределение численности деревьев по возрастным группам на разных этапах изреживания древостоя при случайном и кластерном начальном расположении деревьев

Случайное начальное расположение деревьев							
Возраст древостоя	N_1	N_2	N_3	N_4	N_5	N_6	N_7
Начальные данные	1259	721	149	106	44	21	10
20 лет	200	288	109	99	43	21	10
30 лет	35	113	57	80	38	21	10
50 лет	8	15	19	35	24	19	10
160 лет	1	3	3	8	5	3	5
Кластерное начальное расположение деревьев							
Начальные данные	1259	721	149	106	44	21	10
20 лет	231	241	102	94	42	21	10
30 лет	66	81	57	69	36	20	10
50 лет	11	17	14	27	27	16	10
160 лет	1	1	2	3	7	8	4

На рисунке 6 показана пространственная и возрастная структура древостоя на разных этапах изреживания при случайном начальном расположении деревьев. В процессе изреживания пространственное расположение деревьев становится более регулярным (рис. 6,Г). Наблюдается эффект «расталкивания» деревьев в результате конкуренции за свет.

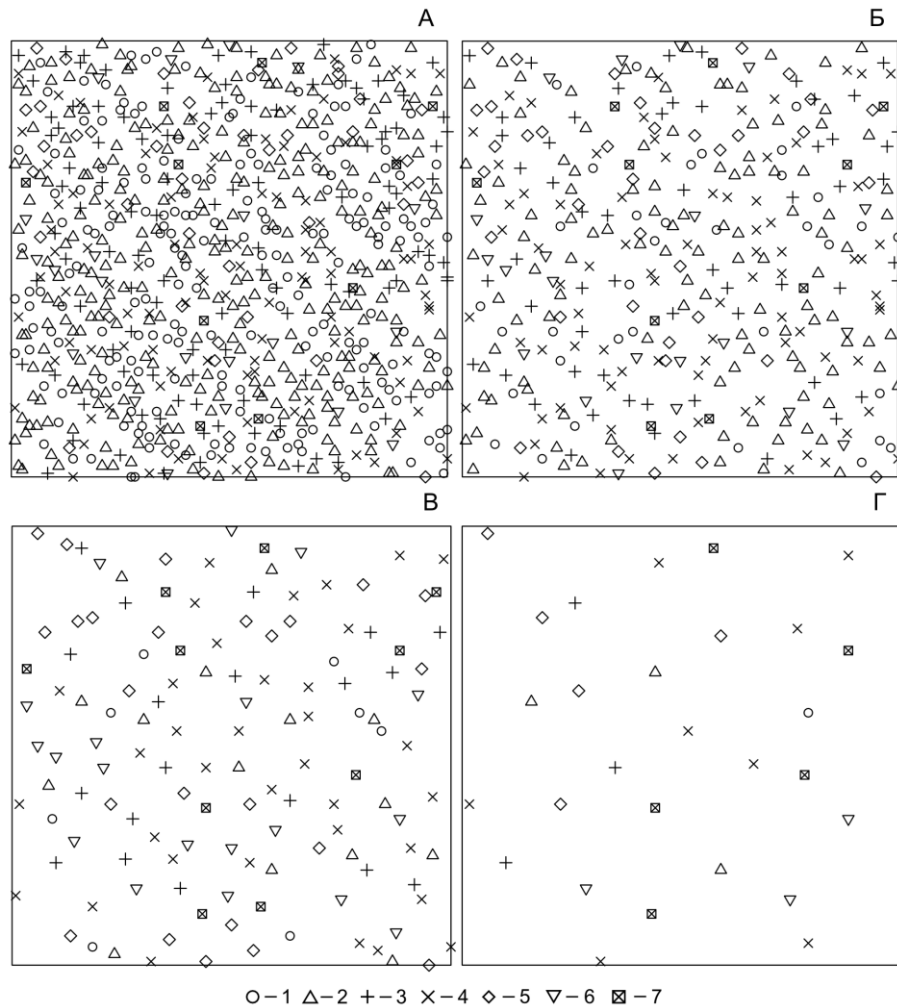


Рис. 6. Пространственная и возрастная структура древостоя на разных этапах изреживания: А – 20, Б – 30, В – 50, Г – 160 лет от начала моделирования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, на основе разработанной имитационной модели проведено исследование динамики однопорodных, одновозрастных насаждений в зависимости от начального пространственного расположения деревьев и неоднородности состава популяции. Показано, что для адекватного количественного описания процесса самоизреживания необходимо учитывать как неоднородность состава популяции, так и начальную пространственную структуру древостоя. При учете только начальной пространственной структуры в качестве фактора влияющего на процесс самоизреживания не удалось получить хорошее соответствие расчетных значений численности древостоя с данными таблиц хода роста. Вычислительные эксперименты показали, что для елового древостоя второго класса бонитета удовлетворительные соответствия между реальными и модельными данными были получены при случайном и кластерном (дисперсия в кластере $\sigma^2 = 45$) начальном расположении деревьев. При этом для описания неоднородности популяции оказалось достаточным использование семи групп деревьев разного возраста с различной вероятностью отпада в результате конкуренции за свет. Таким образом, продемонстрирована возможность выявления вида начальной пространственной структуры и числа групп деревьев с разным уровнем конкурентоспособности, при которых достигается наилучшее согласование с реальными данными по изреживанию древостоев.

Исследования проведены при финансовой поддержке гранта Президента (№ МК-8898.2016.5).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Karev G.P. Inhomogeneous models of tree stand self-thinning. *J. Ecol. Model.* 2003. V. 160. P. 23–37.
2. Reineke L.H. Perfecting a stand-density index for even-aged forests. *J. Agric. Res.* 1933. V. 46. P. 627–638.
3. Yoda K., Kira T., Ogawa H., Hozumi H. Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions (Intraspecific competition among higher plants XI). *Journal of Biology, Osaka City University.* 1963. V. 14. P. 107–129.
4. White J. The allometric interpretation of the self-thinning rule. *J. Theor. Biol.* 1981. V. 89. P. 475–500.
5. Weller D.E. A revaluation of the $-3/2$ power rule of plant self-thinning. *Ecol. Monogr.* 1987. V. 57. P. 23–43.
6. Zeide B. A relationship between size of trees and their number. *Forest Ecol. Manag.* 1995. V. 72. P. 265–272.
7. Lonsdale W.M. The self-thinning rule: dead or alive? *Ecology.* 1990. V. 71. P. 1373–1388.
8. Tang S., Meng C.H., Wang Y.H. A growth and self-thinning model for pure even-aged mixed-species stands. *Forest Ecol. Manage.* 1994. V. 70. P. 67–73.
9. Xue L., Ogawa K., Hagihara A., Liang S., Bai J. Self-thinning exponents based on the allometric model in hinese pine and Prince Rupprecht's larch. *Forest Ecol. Manag.* 1999. V. 117. P. 87–93.
10. Ogawa K. Time trajectories of mass and density in a *Chamaecyparis obtuse* seeding population. *Forest Ecol. Manage.* 2001. V. 142. P. 291–296.
11. Weiner J. A neighborhood model of annual-plant interference. *Ecology.* 1982. V. 63. P. 1237–1241.
12. Weiner J. Asymmetric competition in plant populations. *Trends Ecol. Evol.* 1990. V. 5. P. 360–364.
13. 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.

14. Pacala S.W., Silander J.A. Neighborhood models of plant population dynamics. I. Single species models of annuals. *Am. Nat.* 1985. V. 125. P. 385–411.
15. Галицкий В.В., Комаров А.С. Дискретные модели популяций растений. В: *Математическое моделирование. Нелинейные системы*. М.: Наука, 1987. С. 59–103.
16. Post W.M., Pastor J. An individual-based forest ecosystem model for projecting forest response to nutrient cycling and climate changes. In: *Forest Simulation Systems*. Ed. Wensel L.C., Biging G.S. Berkeley: University of California, 1990. Bull 1927. P. 61–74.
17. Ford E.D., Sorrensen K.A. Theory and models of inter-plant competition as a spatial process. In: *Individual-Based Models and Approaches in Ecology: Populations, Communities and Eco-systems*. Ed. DeAngelis D.L., Gross L.S. New York: Chapman and Hall, 1991. P. 363–407.
18. Zou G., Wu H. Nearest-neighbour distribution of interacting biological entities. *J. Theor. Biol.* 1995. V. 172. P. 347–353.
19. Weigelt A., Jolliffe P. Indices of plant competition. *J. Ecol.* 2003. V. 9. P. 707–720.
20. Хильми Г.Ф. *Энергетика и продуктивность растительного покрова суши*. Л.: Гидрометеиздат, 1976. 62 с.
21. Терсков И.А., Терскова М.И. *Рост одновозрастных древостоев*. Новосибирск: Наука. Сиб. Отд-ние, 1980. 206 с.
22. Карев Г.П., Скоморовский Ю.И. Математические модели изреживания древостоев. *Лесоведение*. 1997. № 4. С. 14–20.
23. Березовская Ф.С., Карев Г.П. Моделирование динамики древостоев. *Лесной сибирский журнал*. 2015. № 3. С. 7–19.
24. Adler F.R. A model of self-thinning through local competition. *PNAS*. 1996. V. 93. P. 9980–9984.
25. Грабарник П.Я. Моделирование пространственной структуры древостоев. В: *Моделирование динамики органического вещества в лесных экосистемах*. Под ред. Кудеярова В.Н. М.: Наука, 2007. С. 132–146.
26. Бузыкин А.И., Секретенко О.П., Хлебопрос Р.Г. *Данные наблюдений и анализ горизонтальной структуры на пяти пробных площадях в одновозрастных древесных ценозах*: препринт Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН. Красноярск: Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, 2009. 80 с.
27. Грабарник П.Я. Анализ горизонтальной структуры древостоя: модельный подход. *Лесоведение*. 2010. № 2. С. 77–85.
28. Grabarnik P., Myllymäki M., Stoyan D. Correct testing of mark independence for marked point patterns. *Ecological Modelling*. 2011. V. 222. P. 3888–3894.
29. Колобов А.Н., Лонкина Е.С., Фрисман Е.Я. Моделирование и анализ горизонтальной структуры смешанных древесных сообществ (на примере пробных площадей заповедника «Бастак» в Среднем Приамурье). *Сибирский лесной журнал*. 2015. № 3. С. 45–56.
30. Секретенко О.П., Грабарник П.Я. Анализ горизонтальной структуры древостоев методами случайных точечных полей. *Сибирский лесной журнал*. 2015. № 3. С. 32–44.
31. Колобов А.Н. Моделирование пространственно-временной динамики древесных сообществ: индивидуально-ориентированный подход. *Лесоведение*. 2014. № 5. С. 72–82.
32. Kolobov A.N., Frisman E.Ya. Individual-based model of spatio-temporal dynamics of mixed forest stands. *Ecological Complexity*. 2016. V. 27. P. 29–39.
33. *Таблицы и модели хода роста и продуктивности насаждений основных лесобразующих пород Северной Евразии*: нормативно справочные материалы. М.: Международный институт прикладного системного анализа, 2008. 886 с.

34. Загреев В.В., Сухих В.И., Швиденко А.З., Гусев Н.Н., Мошкалев А.Г. *Общесоюзные нормативы для таксации лесов*. М.: Колос, 1992. 195 с.
35. *Большая советская энциклопедия: в 51 т.* Гл. ред. Б. А. Введенский. 2-е изд. Т. 15. М.: Советская энциклопедия, 1952. 652 с.
36. Корзухин М.Д., Семевский Ф.Н. *Синэкология леса*. Санкт-Петербург: Гидрометеиздат, 1992. 191 с.
37. Кофман Г.Б., Кузьмичев В.В. Подобие в исследовании роста и изреживания древостоев. В: *Пространственно-временная структура лесных биогеоценозов*. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1981. С. 125–151.
38. Кузьмичев В.В. *Закономерности динамики древостоев: принципы и модели*. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2013. 208 с.

Рукопись поступила в редакцию 12.10.2016.
Дата опубликования 01.12.2016.