



Общероссийский математический портал

А. Н. Колобов, Е. Я. Фрисман, Моделирование процессов конкурентного взаимодействия в древесных сообществах, *Сиб. журн. индустр. матем.*, 2009, том 12, номер 4, 79–91

Использование Общероссийского математического портала Math-Net.Ru подразумевает, что вы прочитали и согласны с пользовательским соглашением  
<http://www.mathnet.ru/rus/agreement>

Параметры загрузки:

IP: 18.97.14.82

13 января 2025 г., 12:43:29



## МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРОЦЕССОВ КОНКУРЕНТНОГО ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ В ДРЕВЕСНЫХ СООБЩЕСТВАХ\*)

А. Н. Колобов, Е. Я. Фрисман

Предложена математическая модель, описывающая рост и взаимодействие деревьев в результате конкуренции за свет. Проведен качественный анализ поведения модели при различных значениях параметров. Показано, что при определенной вариации параметров виды сосуществуют либо вытесняют друг друга. Отмечена связь между размерами деревьев и густотой насаждения. Результаты верификации построенной модели показали достаточно высокую точность аппроксимации расчетными кривыми табличных данных, собранных на постоянных пробных площадях заповедника «Бастак».

**Ключевые слова:** моделирование, конкуренция, интенсивность фотосинтеза, древесное сообщество.

**Введение.** Конкуренция между растениями в сообществе — не прямое взаимодействие растений в ходе раздела и передела недостаточных для всех растений сообщества ресурсов [1] — является одним из ведущих процессов в развитии любого сообщества растений. Изреживание древостоев, т. е. уменьшение в сотни и тысячи раз плотности сообщества по мере роста его членов, есть наиболее наглядное проявление этого процесса.

В существующих математических моделях прежде всего учитываются процессы конкуренции за внешние ресурсы. Для их описания применяются различные подходы [2]. В относительно простых моделях широко используются индексы конкуренции, мера недостатка ресурса выражается либо через соотношение между доступной и требуемой «площадью питания», либо через степень перекрытия зон влияния на карте древостоя [3].

Описание процессов взаимодействия сводится к подсчету доли внешнего ресурса, которая приходится на отдельное дерево. В таком виде записываются многие модели конкуренции за свет. Именно такая модель рассматривается в данной статье.

Существуют различные математические модели, описывающие рост дерева начиная с простейших, в которых прирост биомассы предполагается прямо пропорциональным разности фотосинтеза и дыхания [4], а также более детальные [5]. Все они в той или иной мере сводятся к балансовым отношениям между фотопроизводством и расходами на жизнедеятельность. Интенсивность фотосинтеза, в свою очередь, зависит от различных внешних факторов: количества влаги, тепла, света и т. д. Некоторые из них являются ресурсами для жизнедеятельности растений и распределяются между ними в результате конкуренции. Одним из таких ресурсов является свет. Зависимость фотосинтеза от интенсивности света достаточно хорошо изучена и описывается так называемой кривой фотосинтеза с насыщением [6, 7]. Степень освещенности дерева в популяции зависит от плотности окружающего древостоя. Световой поток, проходя

---

\*) Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 06-04-96025) и Конкурсных проектов ДВО РАН (проекты 06-I-П11-035 и 09-I-П23-13).

сквозь слой растительности, ослабевает в результате отражения и поглощения листовой поверхностью. Для этого вводится функция пропускания радиации растительным покровом. Всесторонними исследованиями явления пропускания радиации растительностью [6, 8–10] показано, что функция пропускания в каждой конкретной экосистеме представляет собой результирующую целого ряда внешних и внутренних факторов, т. е. существуют математические модели, описывающие основные механизмы роста дерева. Также достаточно хорошо изучена и формализована зависимость ростовых функций от внешних условий.

Основная идея построения предлагаемой нами модели заключается в том, чтобы объединить эти два блока, включить в модель роста одиночного дерева уравнения зависимости фотосинтетического производства от светового климата. Полученная в результате такого объединения модель описывает рост дерева, учитывая влияние окружающего древостоя через изменение светового режима и соответственно интенсивности фотосинтеза. Подобного типа модель предложена в [11], она хорошо описывает рост дерева в одновозрастных светолимитированных древостоях, но не отражает особенности взаимодействия различных видов деревьев в сообществе.

Данный подход также применяется в некоторых имитационных компьютерных моделях [12–14], в которых развитие древостоя складывается из развития каждого отдельного дерева. Примерами достаточно хорошо проработанных моделей такого типа являются FORMIX3 [15–17], EFIMOD2 [18–20]. Такие имитационные модели требуют разработки целого программного комплекса, включающего в себя большое количество переменных, параметров, уравнений, на которые накладываются дополнительные условия и ограничения. Для оценки параметров требуется собрать большое количество фактического материала. В результате подробного описания объекта моделирования прогнозы, сделанные такими имитационными моделями, ограничены рамками данного объекта. Использование большого количества параметров обычно не позволяет детально проанализировать их влияние на поведение системы. Таким образом, имитационные компьютерные модели подробно описывают объект, но не позволяют изучить тонкие зависимости влияния параметров на качественное поведение системы.

Особенность нашей модели заключается в том, что она содержит небольшое количество ведущих параметров, имеющих прямое эколого-физиологическое истолкование. Использование небольшого количества существенных параметров позволяет изучать и анализировать особенности взаимодействия различных видов деревьев в сообществе на качественном и количественном уровнях при различных вариациях этих параметров. Для реализации данной модели не требуется создания специального программного комплекса, достаточно воспользоваться средствами стандартных математических пакетов. Предложенная нами модель не ставит своей целью воспроизвести точную динамику древесного сообщества, но позволяет выяснить качественные особенности взаимодействия различных видов деревьев в сообществе, а также возможные изменения в зависимости от вариации параметров.

**1. Описание модели роста одиночного дерева.** Для описания конкурентного взаимодействия деревьев внутри популяции необходимо сначала описать модель роста одиночного дерева в идеальных условиях с последующим учетом влияния на рост дерева уменьшения количества света вследствие конкуренции. К настоящему времени сформировались некоторые общие принципы построения моделей отдельного растения. Одним из основных методов моделирования является составление балансовых соотношений (обычно в форме законов сохранения [5, 4]). Первой балансовой моделью растения считается уравнение Бергаланфи, оно описывает скорость изменения массы как разность между интенсивностями фотосинтеза и дыхания с учетом экологических параметров. Балансовые соотношения в той или иной форме применяются в боль-

шинстве современных моделей высших растений, учитывающих деление растений на отдельные органы. В этих моделях важными составными частями являются субмодели транспорта и распределения ассимилятов между частями и органами растения.

На основе балансового принципа в форме закона сохранения энергии И. А. Полетаевым [5, 21] предложена простая, но эффективная модель роста свободно растущего дерева, основные идеи которой мы будем использовать. Согласно этой модели:

- зрелое растение в процессе роста сохраняет геометрическое подобие. Это значит, что у зрелого растения с ростом не меняются отношения геометрических размеров, например отношение высоты к диаметру;
- свободную энергию растение получает только путем фотосинтеза;
- свободная энергия расходуется на фотосинтез, построение живой ткани и подъем раствора из почвы;
- в среднем за большие отрезки времени растение получает постоянное количество света на единицу поверхности и может поглощать необходимые вещества из неограниченного запаса.

В силу закона сохранения энергии расход энергии должен быть равен ее притоку [5]:

$$E = \beta x^2 + \gamma x^4 + \delta \frac{d}{dt}(\rho x^3), \quad (1)$$

где  $x$  — линейный размер дерева,  $E$  — энергия, которую дерево получает в результате фотосинтеза. Первое слагаемое в правой части определяет расход энергии на нужды фотосинтеза, второе — расходы на транспорт ассимилятов, третье — расходы на увеличение массы растения,  $\beta$ ,  $\gamma$ ,  $\delta$ ,  $\rho$  — постоянные.

Дерево получает энергию за счет фотосинтеза, интенсивность которого пропорциональна суммарной площади листовой поверхности, плотности светового потока (ФАР-фотоактивная радиация). Интенсивность поглощенной радиации определяется освещенностью дерева и его «архитектоникой», т. е. густотой, расположением листьев и т. д. Освещенность, в свою очередь, зависит от плотности окружающего древостоя [9]. Вначале рассмотрим случай, когда соседние деревья не оказывают никакого влияния на данное дерево и средняя освещенность не меняется с течением времени и считается постоянной.

Пусть  $I_0$  — плотность светового потока, падающего на горизонтальную плоскость, условно соответствующую наружной поверхности кроны,  $I_z$  — плотность светового потока, падающего на горизонтальную плоскость внутри кроны на глубине  $z$ , а  $x^2$  — суммарная листовая поверхность кроны. Тогда согласно закону Ламберта — Бэра световой поток  $I_z$  на уровне  $z$  равен

$$I_z = I_0 \exp(-kx_z^2), \quad (2)$$

где  $x_z^2$  — суммарная листовая поверхность кроны выше уровня  $z$ , а  $k$  — коэффициент экстинкции или затухания (модель Монси — Саеки [10]). Проинтегрировав выражение (2) по всем уровням  $z$ , найдем суммарную плотность светового потока [11], приходящегося на данное дерево:

$$I_{\text{общ}} = I_0 \int_0^z \exp(-kx_z^2) dz = \frac{I_0}{k}(1 - \exp(-kx^2)). \quad (3)$$

Из формулы (3) легко следует, что средняя освещенность единицы листовой поверхности равна

$$I = \frac{I_0(1 - \exp(-kx^2))}{kx^2}, \quad (4)$$

$I_0$  — плотность светового потока, падающего на наружную поверхность кроны.

Интенсивность фотосинтеза в зависимости от светового потока  $I$  изменяется по следующему закону:

$$P = \frac{\alpha I P}{\alpha I + P}. \quad (5)$$

Здесь  $\alpha$  — начальная крутизна световой кривой,  $P$  — максимальная интенсивность фотосинтеза единицы площади листьев [22, 4]. Найдем интенсивность фотосинтеза единицы листовой поверхности, подставив (4) в (5). В результате получим

$$P_l = \frac{\alpha I_0(1 - \exp(-kx^2))P}{\alpha I_0(1 - \exp(-kx^2)) + Pkx^2}. \quad (6)$$

Зная интенсивность фотосинтеза единицы листовой поверхности и суммарную площадь листьев, найдем энергию, которую дерево получает за счет фотосинтеза:

$$E = P_l x^2. \quad (7)$$

Перепишем уравнение (1), подставив в него (7). В результате получим

$$P_l x^2 = \beta x^2 + \gamma x^4 + \delta \frac{d}{dt}(\rho x^3).$$

Проделив несложные преобразования, запишем уравнение скорости роста любого линейного параметра дерева:

$$\frac{dx}{dt} = \frac{\alpha I_0(1 - \exp(-kx^2))P}{\alpha I_0(1 - \exp(-kx^2)) + Pkx^2} - \beta - \gamma x^2. \quad (8)$$

Таким образом, мы получили уравнение, которое описывает рост дерева в отсутствие конкуренции. Параметры  $\alpha$ ,  $k$ ,  $P$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$  зависят от видовой специфичности дерева, оценив которые можно подсчитать средний рост дерева данной породы в зависимости от возраста.

**2. Применение модели для описания роста дерева в однородном древостое.** Уравнение (8) рассчитано на описание ростовых процессов в случае одиночного дерева. Однако оно может быть использовано и для некоторой предварительной оценки ростовых процессов конкретного вида деревьев в некотором фиксированном древостое. При этом речь может идти о динамике условного «среднестатистического» дерева определенного вида, произрастающего в данном древостое. В качестве примера мы воспользовались данными о возрастных и размерных характеристиках деревьев, находящихся на постоянных пробных площадях заповедника «Бастак». Возраст деревьев определялся методом подсчета годовых колец в керне из ствола дерева. В роли переменной  $x$  (одного из линейных размеров дерева) взят диаметр ствола.

Параметры модели оценивались методом наименьших квадратов и методом безусловной оптимизации Левенберга — Маркварда. Необходимо было подобрать такие значения параметров  $\alpha$ ,  $I_0$ ,  $k$ ,  $P$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$  (на 95-процентном доверительном уровне), при которых ряд полученных модельных значений наилучшим образом аппроксимирует реальные данные, собранные на пробных площадях. Для этого минимизировалась сумма квадратов отклонений фактических данных (диаметров ствола)  $X_{\text{tab}}(t_i)$  от вычисленных:

$$Lu(\alpha, I_0, k, P, \beta, \gamma) := \sum_{i=1}^n [X_{\text{tab}}(t_i) - X(t_i, \alpha, I_0, k, P, \beta, \gamma)]^2,$$

где  $X(t_i, \alpha, I_0, k, P, \beta, \gamma)$  — расчетное, зависящее от искомым коэффициентов модели значение величины диаметра ствола  $X$  у дерева, имеющего возраст  $t_i$ .

В табл. 1 приведены вычисленные значения параметров  $\alpha$ ,  $I_0$ ,  $k$ ,  $P$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ , а также значения коэффициентов детерминации  $R^2$  для некоторых видов деревьев, произрастающих на пробных площадях территории заповедника «Бастак».

На рис. 1 показаны графики эмпирических данных (крестики) и соответствующих им теоретических кривых (сплошная линия) для каждого из рассмотренных видов деревьев. По оси абсцисс показан возраст деревьев, по оси ординат — диаметр.

Т а б л и ц а 1

Значения параметров модели (12)

Вид дерева	Параметры						
	$\alpha$	$I_0$	$k$	$P$	$\beta$	$\gamma$	$R^2$
Пихта белокорая	1,24	249	0,01	1,00	0,01	0,000090	0,90
Ясень маньчжурский	1,05	356	0,01	1,23	0,01	0,000040	0,86
Дуб монгольский	1,08	379	0,01	1,12	0,01	0,000035	0,98

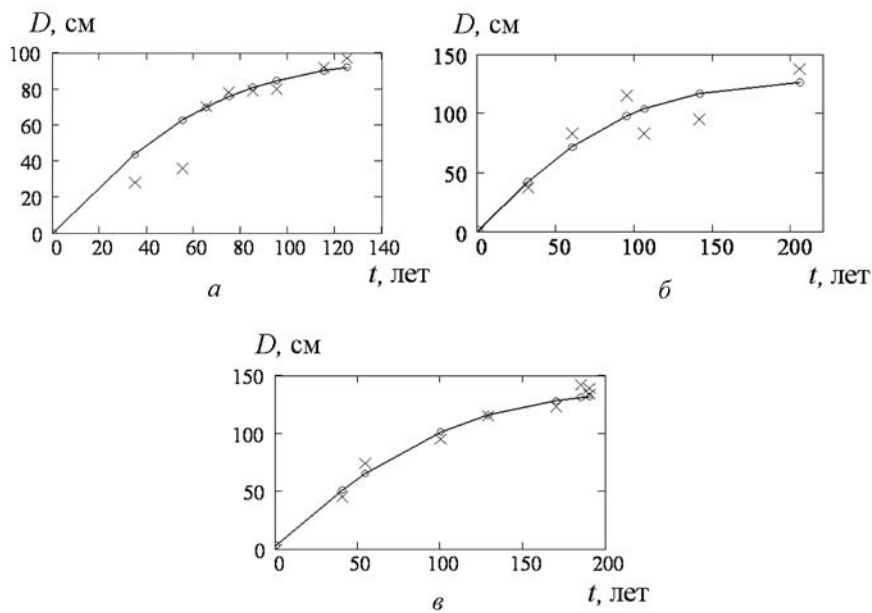


Рис. 1. Эмпирические данные роста диаметра и соответствующие им модельные кривые: а) пихта белокорая, б) ясень маньчжурский, в) дуб монгольский

В результате проделанных вычислений мы получили довольно высокие показатели коэффициента детерминации для всех рассмотренных видов, что свидетельствует о достаточно высокой точности аппроксимации расчетными кривыми табличных данных.

Полученные результаты позволяют сделать вывод: построенная модель вполне адекватно отражает закономерности роста одиночно растущего дерева или некоторого «среднестатистического» дерева данного вида в фиксированном древостое.

**3. Описание и анализ поведения модели двувидового сообщества деревьев в условиях конкуренции.** Рассмотрим случай, когда дерево растет в сообществе и оказывается подверженным влиянию со стороны окружающих его деревьев. До сих пор мы предполагали, что средняя освещенность постоянна и не меняется с течением времени. Теперь будем считать, что освещенность зависит от плотности окружающего древостоя и, следовательно, может изменяться. Поэтому нам необходимо модифицировать уравнение (9) таким образом, чтобы изначально постоянный световой поток менялся в соответствии с изменением состояния окружающего древостоя.

Формула (4) позволяет рассчитать количество солнечной радиации, приходящейся на единицу листовой поверхности. Будем считать, что световой поток  $I_0$ , проходя сквозь кроны других деревьев, перекрывающих данное, рассеивается по закону Ламберта — Бэра (2). Тогда функцию (4) перепишем в виде

$$I(t) = \frac{I_0 \exp(-k_2 x_2)(1 - \exp(-k_1 x_1^2))}{k_1 x_1^2},$$

где  $x_1^2$  — суммарная листовая поверхность рассматриваемого дерева,  $x_2$  — глубина кроны второго дерева, которое перекрывает данное,  $k_1, k_2$  — коэффициенты затухания соответствующих деревьев. Для простоты изложения рассматривается взаимодействие двух деревьев. Формула (9) позволяет рассчитать среднюю освещенность единицы листовой поверхности, приходящуюся на затененную часть дерева.

Подсчитаем общее количество светового потока, падающего на данное дерево. С учетом того, что часть кроны затенена, а часть открыта, зная при этом количество света, приходящегося на единицу листовой поверхности затененной и открытой частей, запишем

$$I_{\text{общ}} = \frac{I_0 \exp(-k_2 x_2)(1 - \exp(-k_1 x_1^2))}{k_1 x_1^2} q x^2 + \frac{I_0(1 - \exp(-k_1 x_1^2))}{k_1 x_1^2} (1 - q) x^2,$$

где  $q$  — доля листьев, составляющая затененную часть кроны,  $x^2$  — листовая поверхность дерева. Разделив на  $x^2$ , найдем среднюю освещенность единицы листовой поверхности с учетом затенения:

$$I(t) = \frac{I_0(1 - \exp(-k_1 x_1^2))}{k_1 x_1^2} (\exp(-k_2 x_2) q + (1 - q)). \quad (10)$$

Подставив формулу (10) в уравнение (5), найдем интенсивность фотосинтеза единицы листовой поверхности, в результате получим

$$P_l = \frac{\alpha I_0(1 - \exp(-k_1 x_1^2))(\exp(-k_2 x_2) q + (1 - q)) P_1}{\alpha I_0(1 - \exp(-k_1 x_1^2))(\exp(-k_2 x_2) q + (1 - q)) + P_1 k_1 x_1^2}.$$

Далее делаем преобразования по той же самой схеме, что и для одиночно растущего дерева. Находим энергию фотосинтеза, умножая  $P_l$  на суммарную площадь листьев:  $E = P_l x^2$ . Подставляя данную формулу в уравнение (1) и проделав несложные преобразования, запишем в результате уравнение скорости роста любого линейного параметра дерева с учетом конкуренции за свет с другими деревьями:

$$\frac{dx_1}{dt} = \frac{\alpha I_1(1 - \exp(-k_1 x_1^2))(\exp(-k_2 x_2) q + (1 - q)) P_1}{I_1(1 - \exp(-k_1 x_1^2))(\exp(-k_2 x_2) q + (1 - q)) + P_1 k_1 x_1^2} - \beta - \gamma x_1^2.$$

Полученное уравнение является частным случаем конкурентного взаимодействия двух деревьев и показывает влияние одного дерева на рост другого.

Запишем теперь данное уравнение в общем виде, для  $n$  деревьев, которые оказывают взаимное влияние друг на друга. В результате получим систему из  $n$  дифференциальных уравнений:

$$\frac{dx_i}{dt} = \frac{\alpha_i I_i (1 - \exp(-k_i x_i^2)) Q_i P_i}{I_i (1 - \exp(-k_i x_i^2)) Q_i + P_i k_i x_i^2} - \beta_i - \gamma_i x_i^2, \quad (11)$$

где  $i = 1, \dots, n$ . Доля солнечной радиации  $Q_i$ , получаемая  $i$ -м деревом при затенении окружающим древостоем, определяется выражением

$$Q_i = \sum_{s=1}^{n-1} \left( \prod_{j=1, j \neq i}^n \exp(-k_j x_j) \right) q_{i,s} + q_{i,0}.$$

Здесь  $q_{i,0}$  — доля открытой части кроны  $i$ -го дерева,  $q_{i,s}$  — доля кроны  $i$ -го дерева, перекрываемая  $s$  раз другими деревьями.

Проведем количественный и качественный анализ поведения модели (11) на примере конкурентного взаимодействия двух видов деревьев, которые имеют разные параметры роста (скорость, максимальный размер) и пропускания света. При этом будем считать, что деревья в сообществе имеют одинаковые возраст и плотность распределения по территории, по крайней мере в рамках одного вида; плотности распределения разных видов могут различаться. Картина рассматриваемого сообщества деревьев изображена на рис. 2.

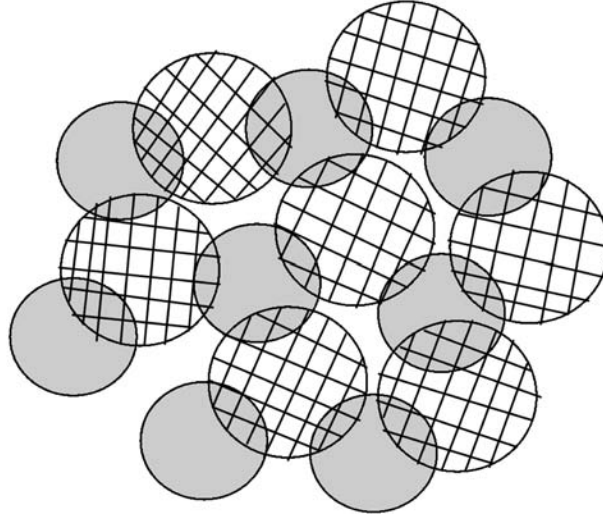


Рис. 2. Модель взаимодействия двухвидового одновозрастного сообщества деревьев

Модель динамики такого двухвидового одновозрастного сообщества представляет собой систему двух дифференциальных уравнений:

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= \frac{\alpha_1 I_1 (1 - \exp(-k_1 x_1^2)) Q_1 P_1}{I_1 (1 - \exp(-k_1 x_1^2)) Q_1 + P_1 k_1 x_1^2} - \beta_1 - \gamma_1 x_1^2, \\ \frac{dx_2}{dt} &= \frac{\alpha_2 I_2 (1 - \exp(-k_2 x_2^2)) Q_2 P_2}{I_2 (1 - \exp(-k_2 x_2^2)) Q_2 + P_2 k_2 x_2^2} - \beta_2 - \gamma_2 x_2^2. \end{aligned} \quad (12)$$

Каждое уравнение системы описывает динамику роста «среднестатистического» дерева, которое является представителем вида в данном сообществе. Функция перекрывания кроны среднестатистического дерева  $q(x_1, x_2)$  имеет вид

$$q(x_1, x_2) = 1 - \exp(-\mu x_1 x_2),$$



где  $\mu$  — коэффициент, который зависит от плотности конкурирующего вида,  $x_1, x_2$  — линейные размеры соответствующих видов деревьев.

Рассмотрим, как будет вести себя модель при различных значениях параметров. Дифференциальные уравнения системы (12) решались методом Рунге — Кутты четвертого порядка с переменным шагом. Начальные значения параметров модели соответствуют расчетным значениям для пихты белокорой (табл. 1). При варьировании  $P, k_{ij}$  и  $\mu$  были получены различные картины динамики развития данного сообщества.

На рис. 3 изображены кривые роста одновидового сообщества деревьев. В первом случае кроны деревьев незначительно перекрывают друг друга, фактически имеют свободный рост. Во втором они сильно взаимодействуют между собой. В результате такого взаимодействия, как видно из графиков, их скорость падает, они раньше выходят на насыщение и, как следствие, имеют меньшие размеры. Таким образом, в рамках построенной модели скорость роста и линейные размеры дерева зависят от плотности окружающего древостоя.

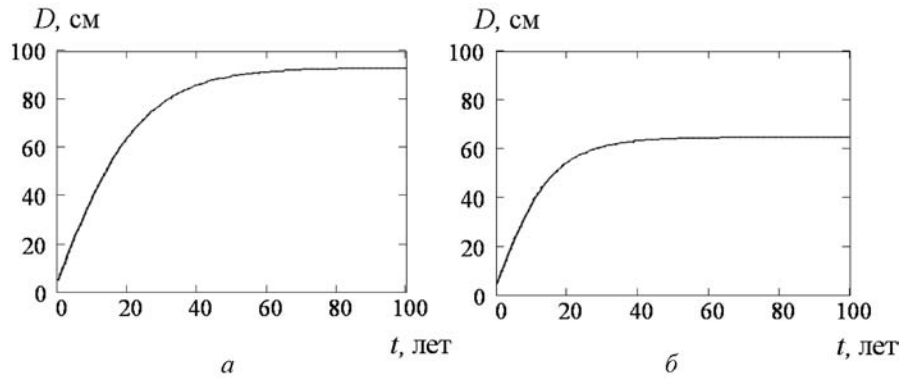


Рис. 3. Кривые роста деревьев одновидовых сообществ с различной степенью перекрывания кроны: а) перекрываются незначительно, б) перекрываются сильно

Рассмотрим случай двувидового сообщества, в котором степень пропуска света у одного вида выше, чем у другого (см. рис. 4). Возьмем следующие значения параметров:  $k_{21} = 0,03, P_1 = 1$  для первого вида;  $k_{12} = 0,02, P_1 = 1$  для второго. Из рис. 4 видно, что дерево, которое слабее пропускает свет (верхний график  $k_{21} = 0,03$ ), оказывается более конкурентоспособным и начинает ограничивать рост второго дерева. В нашем случае нижняя кривая с некоторого момента начинает убывать. Это можно объяснить тем, что происходит отмирание биомассы, и в конечном итоге дерево погибает. При этом верхний график устанавливается на более высоком уровне насыщения. Параметр  $k_{ij}$  определяет конкурентоспособность дерева. При одинаковых условиях вид с более высоким коэффициентом затухания начинает подавлять остальные.

Уменьшение значение максимальной интенсивности фотосинтеза второго вида приводит к тому, что нижняя кривая постепенно выходит на насыщение (рис. 4, а-2). При  $P_2 = 0,5$  (рис. 4, 2) оба графика выходят на стационарный уровень. Полученный эффект легко объяснить тем, что дереву с низким максимальным уровнем интенсивности фотосинтеза требуется меньше света для роста и жизнедеятельности. Количество света, которое пропускает верхнее дерево, оказывается достаточным для роста нижнего при данном уровне  $P_2$ . Таким образом, параметр  $P$  определяет выживаемость растения при определенных световых условиях.

Из графиков рис. 4 следует, что для каждого значения  $P$  существует минимальный порог световой энергии, ниже которого дерево начинает отмирать и гибнуть. При увеличении количества света кривая роста угнетенного дерева

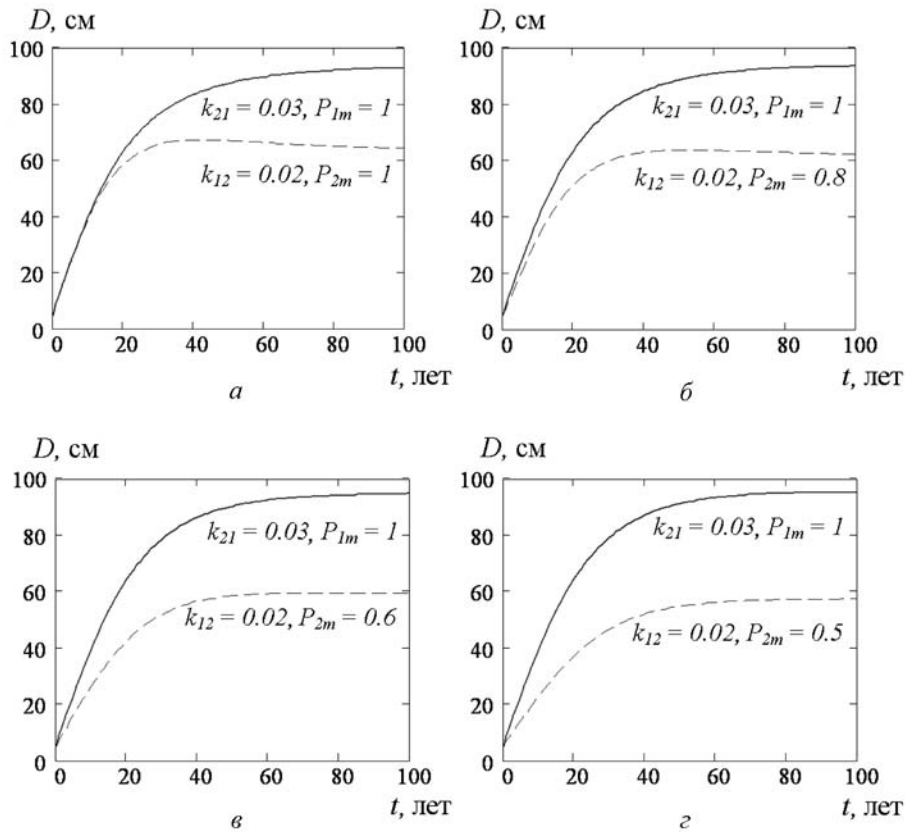


Рис. 4. Кривые роста деревьев при различных параметрах системы

выходит на стационарный уровень, который достигает максимума в отсутствие конкуренции, т. е. при свободном росте дерева.

На рис. 5 показано влияние степени перекрытия крон на выживаемость вида. Изначально, при заданных параметрах системы и полном перекрытвании крон второй вид находится в угнетенном состоянии (рис. 5, а). Уменьшение степени перекрытвания крон и соответствующее увеличение количества пропускаемого света приводит к тому, что второй вид выходит на некоторый стационарный уровень роста (рис. 5, б, в). Модель позволяет определить максимальную плотность посадки, при которой оба вида будут сосуществовать на одной территории.

Таким образом, в рамках данной модели могут быть получены условия (ограничения на параметры системы) как устойчивого существования видов в сообществе, так и условия конкурентного вытеснения видов.

Результаты моделирования показали, что скорость роста и линейные размеры дерева зависят от плотности окружающего древостоя (рис. 3, а-в). Чем выше плотность, тем быстрее рост дерева выходит на стационарный уровень и, как следствие, дерево имеет меньшие размеры.

Сопоставим полученные модельные результаты с фактическими данными, собранными на пробных площадях заповедника «Бастак». В табл. 2, 3 приведены значения диаметров и возраста ряда деревьев, а также локальной плотности крон вокруг этих деревьев для ясеня маньчжурского и пихты белокорой. Локальная плотность крон оценивалась для всех деревьев, расположенных в радиусе 5 м от исследуемого дерева (площадь участка 78,54 кв. м). Деревья, приведенные в табл. 3, разбиты на две группы. К одной группе от-

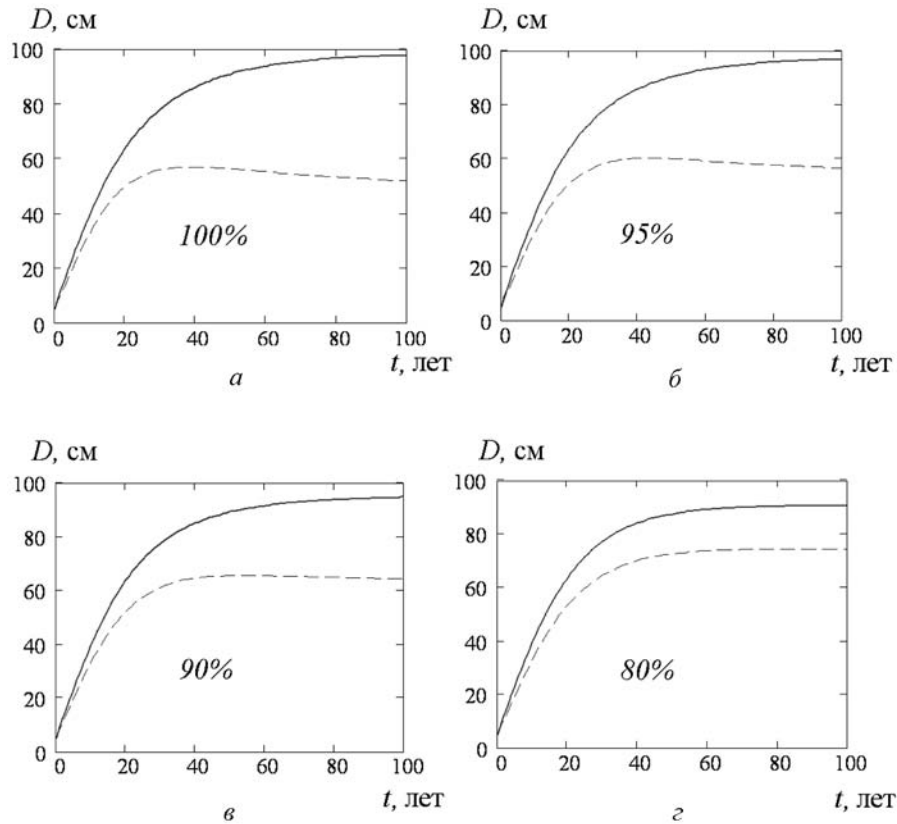


Рис. 5. Кривые роста двух видов деревьев с разной степенью перекрытия кроны

носятся деревья, произрастающие в условиях относительно низкой плотности окружающего древостоя, к другой — высокой.

На рис. 6 изображены эмпирические данные зависимости диаметра ствола от возраста для первой и второй групп и соответствующие им модельные кривые. Из графиков видно, что кривая роста диаметра, соответствующая низкой плотности произрастания, лежит выше кривой, соответствующей высокой плотности. Хотя некоторые точки на графиках сильно отклоняются от среднего значения, в целом тенденция такова: деревья одного вида и возраста имеют больший размер, если они растут в условиях низкой плотности, и наоборот. Из табл. 3 также можно увидеть данную зависимость: дерево возраста 95 лет, растущее на участке разреженного древостоя, имеет больший диаметр ствола по сравнению с деревьями старшего возраста, которые произрастают на участках более плотного древостоя.

Таким образом, густота насаждения однозначно оказывает влияние на скорость роста деревьев, что подтверждается результатами моделирования. В природе действительно прослеживается явная зависимость размеров дерева от плотности окружающего древостоя, но так как здесь рассматривали влияние только одного фактора, не во всех эмпирических данных эта зависимость ярко выражена.

Т а б л и ц а 2  
Зависимость размеров дерева от плотности окружающего древостоя для вида *Fraxinus mandshurica* (ясень маньчжурский)

Номер площади	Возраст дерева	Диаметр ствола	Плотность древостоя
PP02	32	37	0,92
PP02	95	115	0,785
PP05	106	83	3,265
PP05	141	93	1,54
PP05	205	138	3,06

Т а б л и ц а 3  
Зависимость размеров дерева от плотности окружающего древостоя для вида *Abies nephrolepis* (пихта белокорая)

Низкая плотность			Высокая плотность		
Возраст дерева	Диаметр ствола	Плотность древостоя	Возраст дерева	Диаметр ствола	Плотность древостоя
42	75	1,30	48	31	2,53
54	37	1,03	50	25	1,94
73	110	1,3	57	28	1,52
75	84	0,9	70	70	3,16
76	40	0,7	88	44	2,14
93	115	1,35	91	71	2,18
115	92	0,9	92	87	2,43
123	129	0,86	—	—	—

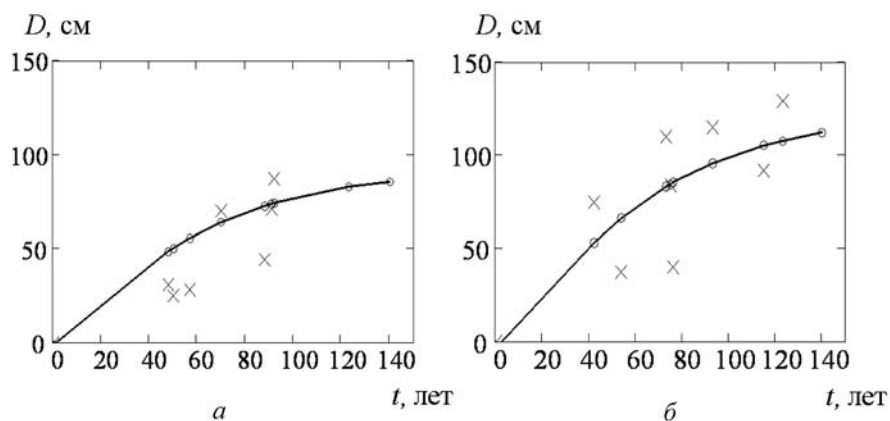


Рис. 6. Зависимость диаметра ствола от возраста для вида *Abies nephrolepis* при различных плотностях окружающего древостоя: крестики — эмпирические данные, сплошная линия — модельная кривая роста диаметра; а) относительно низкая плотность, б) высокая плотность

**Заключение.** Представлена модель конкурентного взаимодействия различных видов деревьев, построенная на идее энергетического баланса. В ней заложено небольшое количество параметров, имеющих прямое эколого-физиологическое истолкование, что позволяет легко отслеживать качественное поведение модели. Построенные теоретические кривые роста вполне соотносятся с кривыми, полученными Полетаевым для одиночно растущего дерева, и, как следствие, адекватно отражают реальные закономерности роста деревьев.

Анализ рассмотренной модели показал, что деревья, в условиях конкуренции взаимно подавляя друг друга, раньше выходят на насыщение и имеют меньшие размеры. Если коэффициент затухания  $k_{ij}$  одного из видов оказывается достаточно высоким, то он вытеснит остальные виды при одинаковых условиях. Параметр  $P_i$ , отвечающий за максимальную интенсивность фотосинтеза, влияет на выживаемость вида в условиях лимитирования световых ресурсов. При высоком уровне  $P_i$  требуется большее количество света, поэтому при неблагоприятных световых условиях вид с меньшей интенсивностью фотосинтеза имеет высокую вероятность выживания.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Clements F. E., Weaver J. E., Hanson H. C. Plant Competition—an Analysis of Community Functions. Washington: Carnegie Inst., 1929.
2. Березовская Ф. С., Карев Г. П., Швиденко А. З. Моделирование динамики древостоев: эколого-физиологический подход. М.: Лесресурс, 1991.
3. Коротков В. Н. Новая парадигма в лесной экологии // Биологические науки. 1991. № 8(332). С. 7–20.
4. Торнли Дж. Г. М. Математические модели в физиологии растений. Киев: Наук. думка, 1982.
5. Полетаев И. А. О математических моделях элементарных процессов в биогеоценозах // Проблемы кибернетики. 1966. Вып. 16. С. 171–190.
6. Росс Ю. К. Радиационный режим и архитектура растительного покрова. Л.: Гидрометеоиздат, 1975.
7. Тооминг Х. Г. Солнечная радиация и формирование урожая. Л.: Гидрометеоиздат, 1977.
8. Алексеев В. А. Световой режим леса. Л.: Наука, 1975.
9. Руднев Н. И. Радиационный баланс леса. М.: Наука, 1977.
10. Monsi M., Saeki T. Uber den Lichtfactor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung fur die Stoffproduction // Jap. J. Bot. 1953. V. 14, N 1. P. 22–52.
11. Карев Г. П. Математическая модель роста в светолимитированных древостоях // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44, № 4. С. 474–479.
12. Попадюк Р. В., Чумаченко С. Н. Имитационная биоэкологическая модель развития многовидового разновозрастного древостоя // Биологические науки. 1991. № 8(332). С. 67–78.
13. Chumachenko S. I., Korotkov V. N., Palenova M. M., Politov D. V. Simulation modeling of long-term stand dynamics at different scenarios of forest management for conifer-broad-leaved forests // Ecol. Modeling. 2003. V. 170. P. 345–361.
14. Botkin D. B., Janak J. F., Wallis J. R. Some ecological consequences of a computer model of forest growth // J. Ecol. 1972. V. 60. P. 849–872.
15. Bossel A., Huth A., Kappen L. FORMIX3—Simulation Model for Natural Tropical Forest Dynamics. Sandakan: Forest Res. Center, 1993.
16. Huth A., Ditzer T. Simulation of the growth of a lowland Dipterocarp rain forest with FORMIX3 // Ecol. Modelling. 2000. V. 134. P. 1–25.
17. Huth A., Ditzer T. Long-term impact of logging in a tropical rain forest—a simulation study // Forest Ecology and Management. 2001. V. 142. P. 33–51.
18. Chertov O. G., Komarov A. S., Tsiplianovsky A. M. Simulation of soil organic matter and nitrogen accumulation in Scots pine plantations on bare parent material using forest combined model EFIMOD // Plant Soil. 1999. V. 213. P. 31–41.

19. Komarov A. S., Chertov O. G., Zudin S. L., Nadporozhskaya M. A., Mikhailov A. V., Bykhovets S. S., Zudina E. V., Zoubkova E. V. EFIMOD2—A model of growth and elements cycling of boreal forest ecosystems // *Ecol. Modelling*. 2003. V. 170. P. 373–392.
20. Komarov A., Loukianov A., Mikhailov A., Nadporozhskaya M., Zubkova E. The use of forest ecosystem model EFIMOD for research and practical implementation at forest stand, local and regional levels // *Ecol. Modelling*. 2006. V. 194(1–3). P. 227–232.
21. Полетаев И. А. Некоторые математические модели биогеоценозов и замечания о моделировании // *Математическое моделирование жизненных процессов*. М.: Мысль, 1968. С. 124–135.
22. Кулль К., Кулль О. *Динамическое моделирование роста деревьев*. Таллин: Валгус, 1989.

*Колобов Алексей Николаевич  
Фрисман Ефим Яковлевич  
Институт комплексного анализа  
региональных проблем ДВО РАН  
ул. Шолом-Алейхема, 4  
679016 г. Биробиджан  
E-mail: carpi@yandex.ru*

*Статья поступила 10 марта 2009 г.*