

УДК 51:502.4 (671.621)

Моделирование процессов динамической самоорганизации в пространственно распределенных растительных сообществах

А.Н. Колобов *, Е.Я. Фрисман **

*Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН; Россия, 679016,
Биробиджан, ул. Шолом-Алейхема, 4*

Аннотация. Рассмотрены две математические модели — имитационная и аналитическая — описывающие пространственно-временную динамику популяции растений. В рамках этих моделей показано, что интенсивная пространственная конкуренция за ресурсы вызывает процессы хаотической самоорганизации и возникновение сложно структурированных неоднородных пространственных распределений.

Ключевые слова: математическое моделирование, имитационная модель, конкуренция, пространственное распределение, динамическая самоорганизация, мозаичность.

ВВЕДЕНИЕ

Основная трудность, с которой сталкиваются при описании и изучении биологического разнообразия, заключается в более или менее выраженной его пространственной структурированности и сильной неоднородности. Наиболее ярко это выражено в фитоценозах, поскольку большинство видов растений, как правило, заполняют свои места обитания весьма неравномерно, образуя скопления и пустоты, которые далеко не всегда удается убедительно объяснить неоднородностью условий внешней среды на соответствующих ареалах. Впечатляющим примером здесь является четко выраженная пятнистость тундровых фитоценозов, однако и таежные сообщества растений оказываются очень пятнистыми и неоднородными. Механизмы этой неоднородности до сих пор не удалось описать и проанализировать в рамках классических биологических способов исследования.

В данном сообщении приводится сравнение результатов исследования двух математических моделей пространственно-временной динамики сообщества растений, объясняющих возникновение неоднородного (пятнистого) пространственного распределения неустойчивостью характера динамики сообщества, явлениями динамического хаоса и процессами хаотической самоорганизации.

Первая модель относится к классу аналитических и представляет собой систему интегро-дифференциальных уравнений. При построении данной модели учитывалось взаимодействие растений, расположенных вблизи друг от друга и оказывающих влияние как на увеличение биомассы (например, новая поросль), так и на ограничение её роста, вызванное конкуренцией за ресурсы, необходимые для жизнедеятельности (в первую очередь, за свет) [1,2].

*alex_0201@mail.ru

**frisman@mail.ru

Второй подход представляет собой имитационную компьютерную модель динамики сообщества древесных лесных растений. Моделирование динамики древостоя складывается из моделирования роста каждого дерева, входящего в его состав, посредством дифференциальных уравнений и функций, при этом учитывается его пространственное расположение и влияние со стороны окружающих деревьев.

1 МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ, ОСНОВАННАЯ НА СИСТЕМЕ ИНТЕГРО-ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫХ УРАВНЕНИЙ

Описание модели

Базовый вариант предлагаемой модели имеет вид [3,4,5,6,7]

$$\dot{u}_i(x,t) = \int_M \alpha_i(x,y)u_i(y,t)dy - u_i^{\gamma_i}(x,t) \sum_j \int_M \beta_{ij}(x,y)u_j^{\rho_j}(y,t)dy, \quad (1.1)$$

где $u_i(x,t)$ — плотность биомассы i -го вида в точке x в момент времени t , M — физическое пространство, ареал обитания сообщества. Параметр γ_i характеризует чувствительность подавляемой биомассы к конкурентному воздействию, параметр ρ_j отражает нелинейность зависимости степени конкурентного лимитирования от плотности подавляющей биомассы. Ядра $\alpha_i(x,y)$ характеризуют «прорастание» биомассы i -го вида из точки y в точку x , ядра $\beta_{ij}(x,y)$ характеризуют интенсивность конкурентного подавления биомассы i -го вида в точке x биомассой j -го вида, расположенного в точке y . Эти ядра ($\alpha_i(x,y)$ и $\beta_{ij}(x,y)$) зависят только от расстояния между точками x и y

В случае одновидового сообщества имеем одно уравнение динамики:

$$\dot{u}(x,t) = \int_M \alpha(x,y)u(y,t)dy - u^\gamma(x,t) \int_M \beta(x,y)u^\rho(y,t)dy \quad (1.2)$$

В случае двух видов систему (1) можно записать в виде:

$$\begin{cases} \dot{u}_1(x,t) = \int_M \alpha_1(x,y)u_1(y,t)dy - u_1^{\gamma_1}(x,t) \int_M (\beta_{11}(x,y)u_1^{\rho_1}(y,t) + \beta_{12}(x,y)u_2^{\rho_2}(y,t))dy \\ \dot{u}_2(x,t) = \int_M \alpha_2(x,y)u_2(y,t)dy - u_2^{\gamma_2}(x,t) \int_M (\beta_{21}(x,y)u_1^{\rho_1}(y,t) + \beta_{22}(x,y)u_2^{\rho_2}(y,t))dy \end{cases} \quad (1.3)$$

Рассмотрим динамическое поведение одновидовой модели (1.2) [1,2]. Из однородности пространства следует независимость величин $\alpha^* = \int_M \alpha(x,y)dy$ и $\beta^* = \int_M \beta(x,y)dy$ от x . Поэтому распределенной модели (1.2) естественным образом соответствует локальная модель (модель, в которой плотность биомассы во всех точках пространства полагается одинаковой):

$$\dot{u}(t) = \alpha^* u(t) - \beta^* u^\gamma(t)u^\rho(t) \quad (1.4)$$

Уравнение (4) при $\gamma + \rho > 1$ имеет единственное ненулевое асимптотически устойчивое стационарное решение $u(t) = \bar{u}$. Это означает, что из любого начального состояния $u(0) > 0$ величина $u(t)$ стремится к \bar{u} .

Соответственно, для распределенной модели (1.2) существует стационарное во времени и однородное по пространству решение $u(t,x) = \bar{u}$. Однако это решение может не быть устойчивым. Возможность потери устойчивости однородного решения в

модели (1.2) обусловлена наличием интегрального конкурентного подавления. Так, при достаточно больших значениях параметра γ (и фиксированных значениях других параметров), стационарное во времени и однородное по пространству решение $u(t, x) = \bar{u}$ модели (1.2) является асимптотически устойчивым. Из любого ненулевого начального состояния ($u(0, x) > 0$ хотя бы для каких-нибудь x) величина $u(t, x)$ стремится со временем к \bar{u} для всех x . Таким образом, при больших γ популяция растений заполняет все пространство своего места обитания, покрывая его равномерным «ковром», и устойчиво сохраняет такую пространственную структуру во времени.

Уменьшение параметра γ (которое можно интерпретировать, как усиление интенсивности конкурентного подавления при низких плотностях подавляемой биомассы) приводит к возникновению бифуркации динамического поведения модели (1.2), связанной с потерей устойчивости пространственно однородного решения и появлением неоднородных предельных распределений. При достаточно малых значениях параметра γ почти из любого (неоднородного) начального состояния популяция уже не стремится к однородному распределению, и располагается так, что в одних точках пространства плотность растений оказывается существенно большей, чем в других.

Рассмотрим более подробно частный случай при $\rho = 1$. Приведем результаты исследования уравнения вида

$$\dot{u}(x, t) = \int_M \alpha(x, y)u(y, t)dy - u^\gamma(x, t) \int_M \beta(x, y)u(y, t)dy \quad (1.5)$$

со следующими условиями нормировки $\int_M \alpha(x, y)dy \equiv \int_M \beta(x, y)dy \equiv 1$. Однородное стационарное решение этого уравнения $u(x) \equiv 1$ устойчиво, когда собственные числа оператора, полученного путем линеаризации (5) в окрестности стационарного решения, отрицательны. Применяя к одновидовой модели результаты предыдущих исследований [5], получаем, что собственные числа имеют вид

$$\lambda_i = a_i - b_i - \gamma, \quad (1.6)$$

где a_i и b_i — собственные числа интегральных операторов, порождаемых ядрами $\alpha(x, y)$ и $\beta(x, y)$ соответственно.

При потере устойчивости пространственно однородного решения происходит бифуркация с образованием неоднородного решения.

Далее было проведено численное исследование формы предельных неоднородных пространственных распределений решений уравнения (2) в случае, когда ядра $\alpha(x, y)$ и $\beta(x, y)$ имеют вид усеченных гауссовых кривых

$$\alpha(x, y) = \begin{cases} S_\alpha \exp\left(-\frac{2\|x-y\|}{r_\alpha}\right), & \|x-y\| < r_\alpha \\ 0, & \|x-y\| \geq r_\alpha \end{cases} \quad (1.7)$$

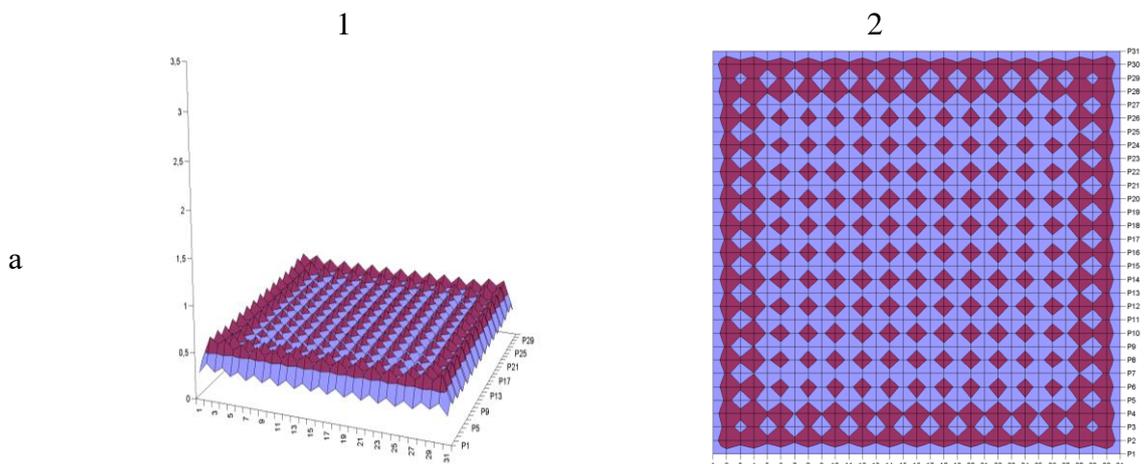
$$\beta(x, y) = \begin{cases} S_\beta \exp\left(-\frac{2\|x-y\|}{r_\beta}\right), & \|x-y\| < r_\beta \\ 0, & \|x-y\| \geq r_\beta \end{cases}$$

Оказалось, что при потере устойчивости однородного пространственного распределения решения уравнений оказываются сильно неоднородными по

пространству и представляют собой ряд дискретных пиков ненулевой плотности, отделенных друг от друга свободным пространством. Такое неоднородное распределение может быть как устойчивым, так и неустойчивым.

Пример устойчивого неоднородного распределения для одновидового сообщества, описываемого уравнением (1.2) на квадратном ареале со стороной a ($a = 30$). Начальное распределение биомассы по пространству задано однородным: $u(x,0) = 0,3$ при всех x . Для того, чтобы получить неоднородное пространственное распределение, параметр γ был взят достаточно малым ($\gamma = 0,1$), а параметр ρ — больше 1 ($\rho = 3,9$), радиус ядра конкурентного воздействия больше радиуса ядра прорастания, $r_\beta < r_\alpha$: $r_\alpha = 1$, $r_\beta = 5,9$. Через некоторое время получено неоднородное распределение (рис.1.1.а). При этом плотность биомассы распределена следующим образом: по краям области M значение $u(x,t)$ оказывается наименьшим, затем по периметру идет ряд пиков «через один» с наибольшим значением $u(x,t)$, затем полоса «впадин», снова полоса пиков, и т.д. Высота пиков в центре меньше, чем по краям. Всего 15 пиков по каждой координате. Если теперь увеличивать значение параметра r_α , то неоднородность распределения будет увеличиваться: сначала число пиков уменьшится, между ними появятся точки, в которых биомасса равна нулю, амплитуда пиков возрастет (в этих точках биомасса будет почти в три раза больше начальной), при $r_\alpha = 3,9$ их число станет равным 4 по каждой координате (рис. 1.1.б). Затем, если взять $r_\alpha > r_\beta$, то распределение станет крайне неоднородным (рис. 1.1.в, $r_\alpha = 7,9$), с большим числом пиков и большой их амплитудой ($\max u(x,t)$ больше $u(x,0)$ в 10 раз), между пиками останутся точки с нулевой плотностью, но их станет значительно меньше по сравнению с предыдущими результатами.

Приведенные рисунки показывают, что в пространстве возникает регулярная решетка плотностей биомассы. Аналоги такой решетки часто можно увидеть в естественных растительных сообществах.



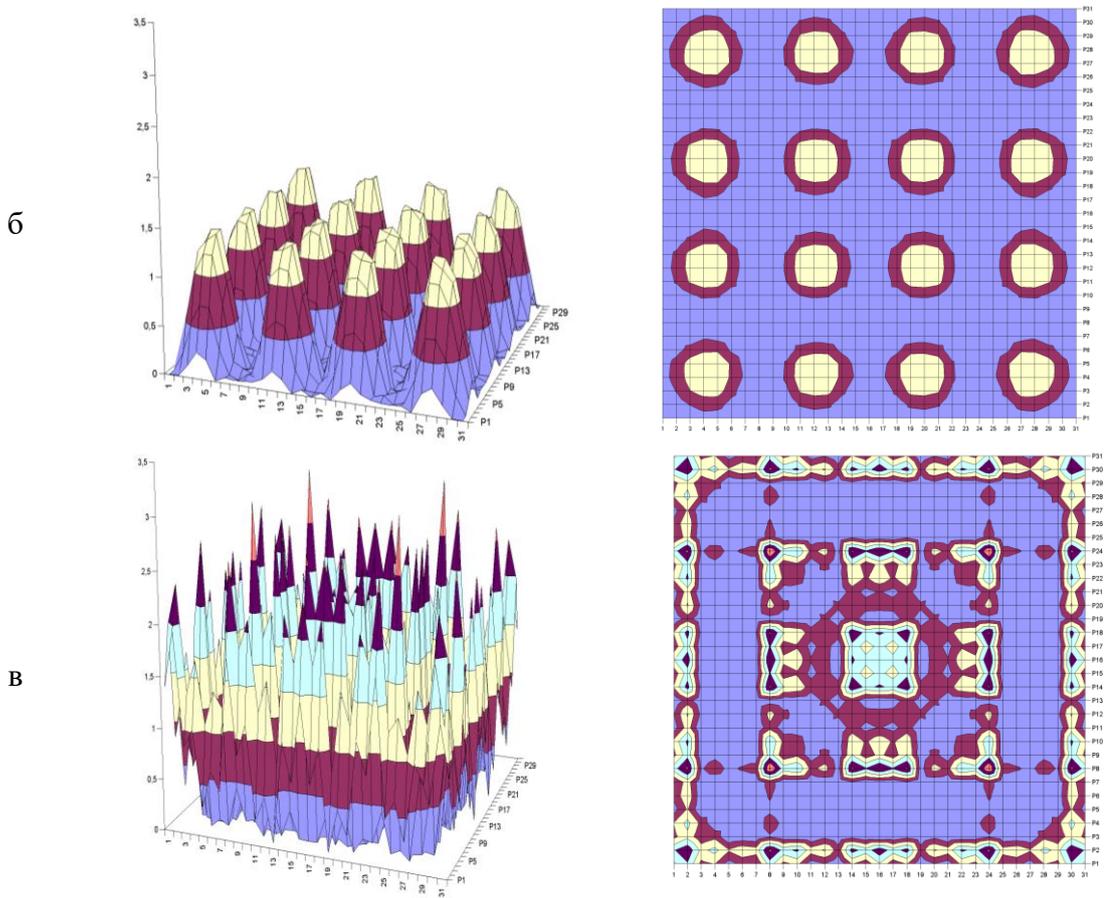


Рис.1.1. Примеры устойчивых пространственно неоднородных решений (1 — «вид сбоку», 2 — «вид сверху»).

Пример неустойчивого неоднородного распределения. Начальное распределение биомассы задано неоднородным, $u(X,0) = 0,5$ для $X = (x_1, x_2): x_1^2 + x_2^2 \leq (a/10)^2$ и $u(X,0) = 0$ для остальных $X \in M$, параметры $S_\alpha = 1,2$, $r_\alpha = 5$, $S_\beta = 1,2$, $r_\beta = 1$, $\gamma = 0,3$ и $\rho = 3$. При таких параметрах биомасса с течением времени не приходит к какому-либо стационарному распределению в пространстве. Сначала в месте, где была сосредоточена начальная плотность, появляется глубокая впадина, и одновременно происходит достаточно интенсивный рост биомассы (от $u_0 = 0,5$ до $u_t = 2,1 \div 2,4$) по кольцу — периферии начального распределения (рис.1.2.а), а затем и по краям квадрата. Плотность биомассы на краях постепенно выравнивается с общим распределением, однако в центре остается сильная неоднородность (рис.1.2.б). Затем появляются новые пики и впадины (рис.1.2.в), уменьшающие со временем свою амплитуду (рис.1.2.г). Полученная картина весьма напоминает развитие грибницы в естественных условиях.

Увеличение параметра γ или уменьшение параметра ρ при малой внутривидовой конкуренции приводит к тому, что из любого начального распределения популяция со временем распространяется по всему пространству с одинаковой плотностью в центре области M . При этом наблюдается опушечный эффект, заключающийся в том, что если внутривидовая конкуренция мала, то плотность биомассы в центре пространства больше, чем по краям, а в случае сильной конкуренции большая плотность наблюдается по краям области.

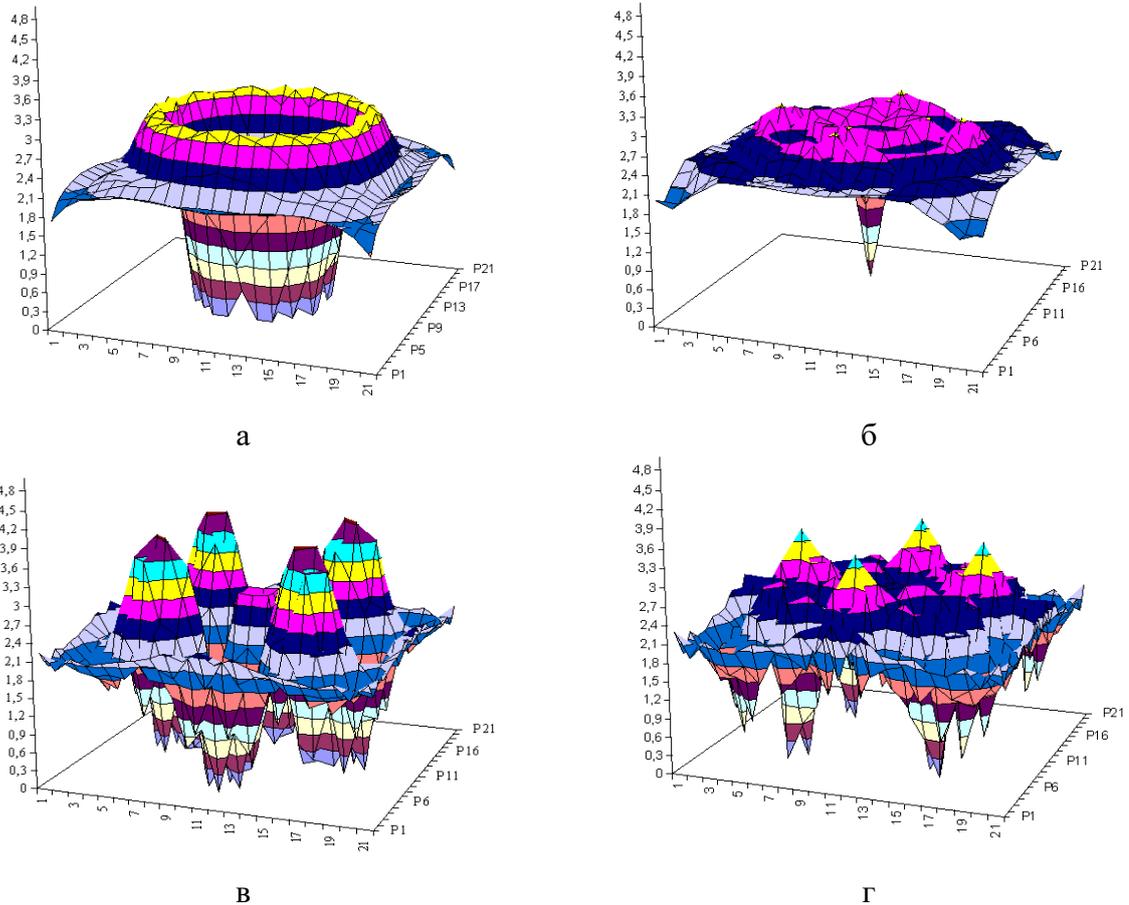


Рис.1.2. Неоднородные распределения плотностей в различные моменты времени.

2 ИМИТАЦИОННАЯ КОМПЬЮТЕРНАЯ МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ ЛЕСНЫХ ДРЕВЕСНЫХ СООБЩЕСТВ

Общее описание модели динамики лесного ценоза

Обзор биологической литературы и анализ существующих моделей лесных ценозов позволил предложить следующие основные положения моделирования древостоя:

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 динамики отдельных деревьев.
4. При моделировании динамики отдельного дерева учитывается влияние со стороны других деревьев.

Первое утверждение подразумевает деление пространства на ячейки по горизонтальной плоскости и уровни по вертикали. Каждая ячейка представляет собой квадрат со стороной, равной максимальному из усредненных диаметров по всем представленным в древостое видам. Разбиение на более крупные ячейки, например представленное в работах [8–10], не имеет смысла, так как выбранной нами минимальной структурной единицей леса является дерево. Величина ячейки подобрана таким образом, чтобы в ней одновременно могло разместиться только одно дерево. В результате, каждое дерево прикрепляется к какой-либо ячейке, имеет свои координаты, что решает вопрос о пространственном расположении. Разбиение на ячейки такого размера позволяет существенно упростить алгоритм модели и сократить время работы

имитационной программы. Деление пространства на уровни по вертикали позволяет учитывать взаиморасположение особей или групп деревьев и соответственно их влияние друг на друга при расчете светового довольствия. На рис.2.1 показана пространственная структура моделируемого участка леса.

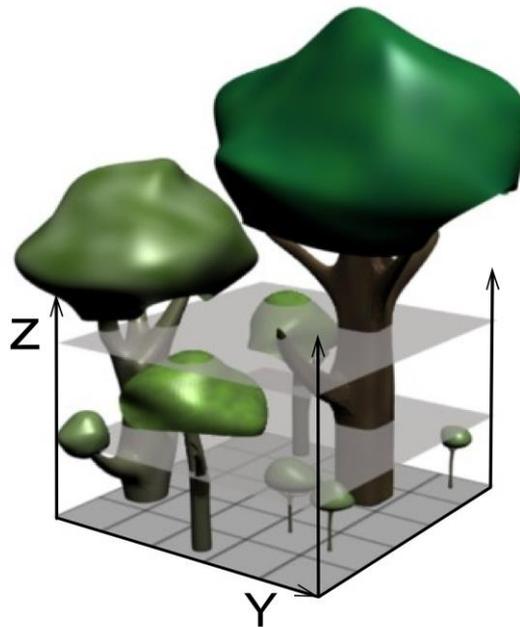


Рис 2.1. Пространственная структура моделируемого леса. Моделируемое пространство делится на ячейки по горизонтальной плоскости и слои по вертикали.

Второе положение подразумевает индивидуальное развитие каждого дерева в зависимости от его видовой специфики и положения в древостое. Согласно этому, при моделировании отдельного дерева мы учитываем его специфические особенности роста, размножения и гибели. И следим за основными таксационными характеристиками дерева: биомассой, диаметром ствола, кроны, высотой.

Согласно третьему положению лесное сообщество складывается из отдельных деревьев. Поэтому, моделируя воспроизводство, рост и гибель каждой особи в сообществе с учетом пространственного распределения, получаем полную картину лесного участка, его динамику и состояние.

В последнем пункте отмечен тот факт, что деревья оказывают взаимное влияние друг на друга, которое выражено в конкуренции за внешние ресурсы: свет, влагу, минеральные вещества, а также место. Поэтому состояние дерева в некоторый момент времени зависит от окружающих его особей.

Вышеизложенные положения позволяют учитывать пространственное распределение деревьев по видам и возрастным группам. Моделирование отдельных деревьев, составляющих древостой, обеспечивает точность при описании динамики состояния леса и его основных таксационных показателей. Графическое представление полученных данных в виде трехмерных геометрических объектов, обозначающих дерево, позволяет увидеть реалистичную трехмерную картину развития лесного участка. Таким образом, перечисленный набор положений вполне достаточен для получения непрерывно меняющейся во времени мозаики локальных неоднородностей растительного сообщества.

Модель роста деревьев в сообществе включает в себя несколько подмоделей, отражающих процессы жизнедеятельности и взаимодействия деревьев. На рис. 2.2 показана схема подмоделей и их взаимодействий.



Рис. 2.2. Структурная схема модели, описывающей рост деревьев в сообществе.

Модель включает в себя 4 основных блока: рост дерева, конкуренция за свет, гибель и воспроизводство, пространственное распределение деревьев. Все эти блоки связаны между собой, стрелками показано непосредственное влияние одного блока на другой.

В первом блоке 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 и вегетативное размножение, осуществляемое соответствующими стохастическими процессами. Также просчитывается вероятность гибели дерева в результате конкуренции за ресурсы жизнедеятельности и естественных причин.

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 в условия конкуренции

Для описания роста дерева в качестве исходного пункта использовали модель свободного роста дерева, предложенную в работе Полетаева [11]. Согласно этой модели, дерево получает энергию только путем фотосинтеза, свободная энергия расходуется на нужды фотосинтеза, на построение живой ткани и на подъем раствора из почвы. Уравнение роста записывается в форме закона сохранения энергии и имеет вид

$$\alpha H^2 - \alpha\beta H^2 - \gamma H^4 - \delta \frac{d}{dt}(\rho H^3) = 0 \quad (2.1)$$

где $\alpha, \beta, \gamma, \delta$ — постоянные. При этом поверхность дерева считается пропорциональной H^2 , а объем — H^3 . Первый член равен полученной в результате фотосинтеза энергии,

второй — расходу энергии на нужды фотосинтеза, третий — расходу на транспорт ассимилятов, четвертый — расходу на увеличение массы растения.

Для вычисления роста объема дерева данное уравнение несколько модифицируется и выглядит следующим образом

$$\alpha V - \alpha\beta V - \gamma VH - \delta \frac{d}{dt}(\rho V) = 0. \quad (2.2)$$

Аналогичные уравнения можно найти в работах [12,13]. Тогда уравнение изменения объема отдельного дерева записывается в виде

$$\frac{dV}{dt} = E \cdot bV - cVH, \quad (2.3)$$

где b , c — постоянные, E — интенсивность фотосинтеза единицы листовой поверхности, V — объем дерева, H — высота.

Для описания зависимости интенсивности фотосинтеза от солнечной радиации используется функция типа Михаэлиса–Ментен [14]

$$E = \frac{\alpha I \cdot P_{\max}}{\alpha I + P_{\max}}, \quad (2.4)$$

где I — интенсивность радиации, α — начальный наклон кривой продуктивности, P_{\max} — максимальная интенсивность фотосинтеза единицы листовой поверхности.

В результате конкуренции деревьев между собой количество падающей солнечной радиации постоянно меняется. Как показано в монографиях [15,16], функция пропускания света определяется внешними и внутренними факторами, ко вторым относится количество и распределение листовой поверхности.

Попытки математического описания радиационного режима в растительном покрове развиваются в следующих направлениях:

1. Моделирование растительного покрова геометрическими фигурами.
2. Моделирование растительного полога светопоглощающим мутным слоем.
3. Построение моделей кроны и растительного полога как фрактальных объектов.

Ко второму направлению относится модель Монси и Саеки [17], в которой коэффициент пропускания света зависит от плотности растительного покрова и толщины слоя. Зависимость ослабления радиации растительным покровом записывается в виде

$$I_z = I_0 \exp(-kL_z), \quad (2.5)$$

где I_z — интенсивность суммарной солнечной радиации внутри растительного покрова на высоте z , L_z — суммарная листовая поверхность древостоя выше уровня z , k — коэффициент экстинкции.

Из формулы (2.5) легко получить среднюю освещенность единицы листовой поверхности

$$I = (1 - \exp(-k\Phi)) / k\Phi, \quad (2.6)$$

где Φ — суммарная листовая поверхность дерева.

В итоге, интенсивность фотосинтеза единицы листовой поверхности, учитывая формулу (2.4), записывается в виде

$$E = \frac{\alpha \cdot (1 - \exp(-k\Phi)) \cdot P_{\max}}{\alpha \cdot (1 - \exp(-k\Phi)) + P_{\max} \cdot k\Phi}. \quad (2.7)$$

Окончательно уравнение изменения объема, с учетом влияния конкуренции со стороны окружающего древостоя, записывается в следующем виде

$$\frac{dV}{dt} = \frac{\alpha \cdot (1 - \exp(-kV)) \cdot P_{\max} \cdot Q}{\alpha \cdot (1 - \exp(-kV)) \cdot Q + P_{\max} \cdot k\Phi} \cdot bV - cVH \quad (2.8)$$

где Q — доля солнечной радиации при затенении окружающим древостоем. Здесь суммарную листовую поверхность дерева Φ выразили через объем дерева с некоторым коэффициентом пропорциональности.

Помимо объема, необходимо также просчитывать другие таксационные параметры дерева (высота, диаметр ствола). Из эмпирических наблюдений известно, что кривая роста высоты дерева имеет S -образный вид, поэтому для описания этой кривой мы воспользовались следующим логистическим уравнением, записанным в дифференциальной форме:

$$\frac{dH}{dt} = aH \cdot (H_{\max} - H), \quad (2.9)$$

где a — начальный наклон кривой, H_{\max} — максимальная высота дерева. Исследования показали, что модельная кривая, соответствующая решению данного дифференциального уравнения, с достаточно высокой степенью точности аппроксимирует эмпирические данные.

Диаметр ствола дерева выражается через его объем и высоту. Объем дерева вычисляется по формуле

$$V = \frac{\pi}{4} \cdot f \cdot H \cdot D^2, \quad (2.10)$$

где f — видовое число, показывающее отклонение от идеального цилиндра. Применение такого подхода для вычисления объема дерева можно найти в работах [9,12]. Отсюда легко выразить диаметр ствола

$$D = \sqrt{\frac{4V}{\pi \cdot H \cdot f}}. \quad (2.11)$$

В итоге, запишем полную систему уравнений, позволяющую вычислять объем, высоту и диаметр ствола дерева

$$\begin{cases} \frac{dV}{dt} = E \cdot bV - cVH, \\ \frac{dH}{dt} = aH \cdot (H_{\max} - H), \\ D = \sqrt{\frac{4V}{\pi \cdot H \cdot f}}. \end{cases} \quad (2.12)$$

Пространственное распределение деревьев

При моделировании динамики древостоя данные обо всех деревьях, входящих в его состав, хранятся в двумерном массиве, структура которого показана на рис. 2.3.

N_o	h , высота	d_{st} , диаметр ствола	d_{kr} , диаметр кроны	B , биомасса дерева	B_{st} , биомасса ствола	Age , возраст	$Level$, ярус
1							
2							
3							
4							
...							

Рис. 2.3. Структура двумерного массива, в котором хранится информация обо всех деревьях моделируемого лесного ценоза.

Каждое дерево имеет свою нумерацию, все данные о нем записываются в одну строку. При вычислении прироста дерева на $i+1$ -ом шаге моделирования из массива извлекаются текущие данные, соответствующие i -му шагу, обрабатываются и снова записываются в массив. Таким образом, данные в массиве постоянно изменяются в соответствии с динамикой деревьев. При гибели дерева данные о нем обнуляются.

Как уже было сказано выше, горизонтальная плоскость моделируемого пространства представлена в виде координатной сетки, как показано на рис. 2.4. Диаметр ячейки равен максимальному диаметру среднестатистического дерева по всем видам. В каждой ячейке одновременно может прорасти только одно дерево. Если ячейка пустая, то записываем ноль, если нет, ставим цифру, условно соответствующую номеру вида. Все ячейки пронумерованы по столбцу и строке, $A_{i,j}$ — содержимое ячейки, где i — номер строки, j — номер столбца. Введем сплошную нумерацию ячеек, для этого воспользуемся формулой: $N = (i - 1) \cdot m + j$, где m — количество столбцов. На рисунке порядковый номер указан в верхнем левом углу. Порядковые номера ячеек совпадают с нумерацией строк массива, в котором хранятся данные обо всех деревьях (см. рис. 2.5).

	1	2	3	4	5	6	7
1	¹ 0	² 0	³ 0	⁴ 2	⁵ 0	⁶ 0	⁷ 0
2	⁸ 0	⁹ 1	¹⁰ 1	¹¹ 0	¹² 0	¹³ 2	¹⁴ 3
3	¹⁵ 0	¹⁶ 2	¹⁷ 2	¹⁸ 0	¹⁹ 1	²⁰ 0	
4		4	0	3	3	0	
5			3	0	4		
6							

Рис. 2.4. Горизонтальная плоскость моделируемого пространства представлена в виде координатной сетки.

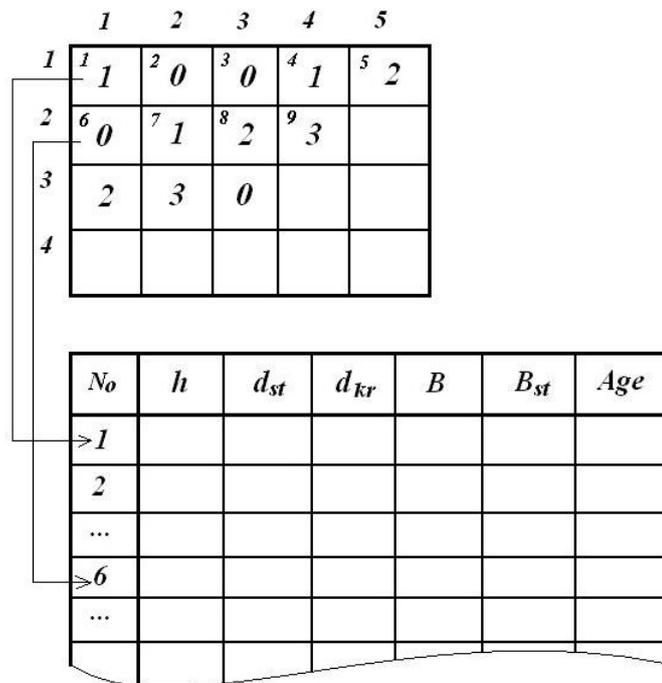


Рис. 2.5. Связь пространственного распределения деревьев и их характеристик.

Таким образом, каждое дерево имеет свой порядковый номер, вычисляемый по нумерации ячеек, что позволяет хранить их характеристики в отдельной таблице или массиве. Зная порядковый номер, мы можем определить пространственное расположение дерева, вычисляя по этому номеру координаты ячейки, в которой оно находится.

Расчет светового режима

В результате взаимного затенения световой режим деревьев в сообществе изменяется. Поэтому на каждом шаге моделирования необходимо рассчитывать световой режим во всех точках моделируемого пространства.

Как уже было сказано выше, древостой разбивается на слои по вертикали. Свет, проходя сквозь кроны деревьев, постепенно ослабевает, поэтому деревья, расположенные в нижних слоях, получают меньшее количество света.

Задача заключается в том, чтобы рассчитать световой режим для каждого дерева, находящегося под пологом крон. Для этого проведем условно секущие плоскости во всех слоях и разобьем эти плоскости на мелкие ячейки. В результате получаем, что плоскость каждого слоя представлена в виде сетки, покрывающей все моделируемое пространство. Таким образом, можно просчитать прозрачность в каждой ячейке, и соответственно во всей области. Если площадь кроны дерева занимает некоторую ячейку, то она помечается как занятая и считается что свет, проходящий через данную точку, ослабевает на определенную величину, которая зависит от видовой специфичности дерева и носит название коэффициент пропускания света $K_{i,j}$. Здесь i – номер слоя, j – номер ячейки. На рис. 2.6 изображена плоскость древесного яруса, представленная в виде сетки. В свободной ячейке $K_{i,j} = 1$, в занятой $K_{i,j} = n$, где $n < 1$ определяется оптическими свойствами кроны.

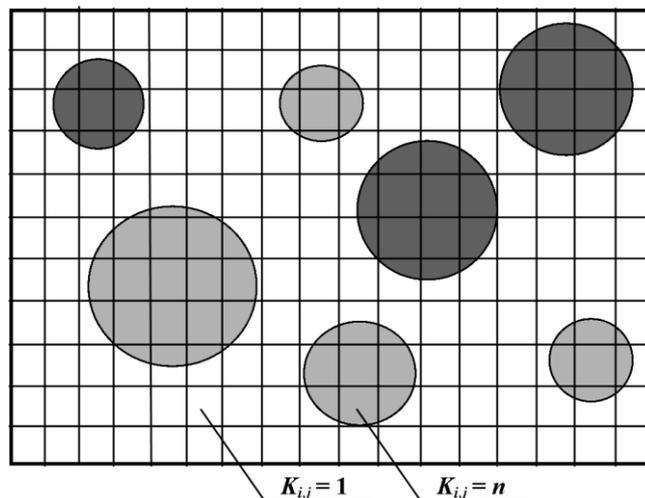


Рис. 2.6. Секущая плоскость древесного слоя представленная в виде сетки.

Размеры и количество ячеек во всех сетках соответствующих слоев одинаково. Таким образом, узлы сеток совпадают. При расчете светового довольствия деревьев, расположенных в $i+1$ слое, покрывающие сетки от первого до i -го слоя накладываются друг на друга (рис. 2.7). В результате коэффициент пропускания света, падающего на $i+1$ слой, в некоторой точке, вычисляется умножением соответствующих коэффициентов, всех вышележащих слоев, в этой точке.

Рассмотрим на рис. 2.7 некоторую ячейку (обозначена черным цветом), принадлежащую 4-му слою. Коэффициент пропускания света, падающего на эту ячейку, равен $\hat{K}_{4,j} = K_{1,j} \cdot K_{2,j} \cdot K_{3,j}$. Здесь $\hat{K}_{i,j}$ показывает, во сколько раз ослабевает свет, падающий на j -ую ячейку, i -го слоя, проходя сквозь вышележащие слои.

При вычислении количества света, приходящегося на данное дерево, рассчитывается количество света в каждой ячейке, занимаемой его кроной. Таким образом вычисляется световое довольствие всех деревьев, произрастающих на заданной территории.

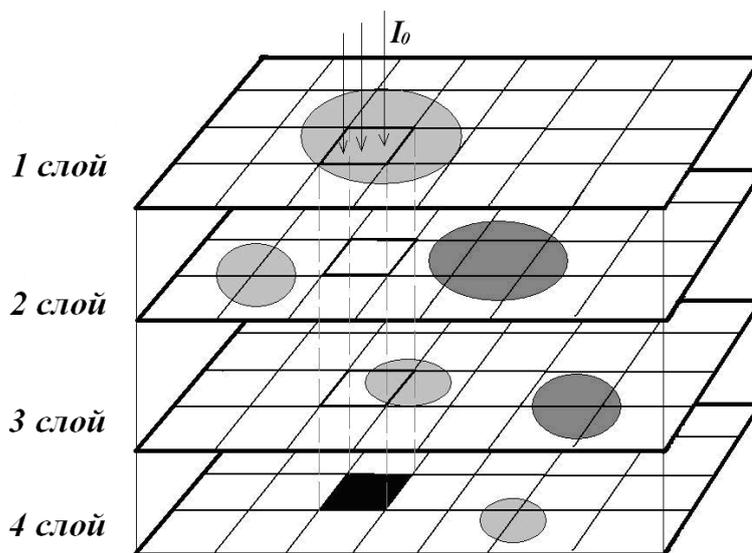


Рис. 2.7. Наложение секущих плоскостей вышележащих слоев, при расчете светового довольствия в произвольной точке расположенной ниже.

Воспроизводство и гибель

На каждом шаге моделирования, соответствующему одному году, после обработки всех деревьев выполняется блок рассеивания семян. Вероятность прорастания семени определенного вида в некоторой точке пространства определяется количеством генеративных особей данного вида в окрестности этой точки. Второе, от чего зависит вероятность прорастания семени, — это условия освещенности в этой точке. В зависимости от теневыносливости вида, количество света, необходимое для выживания молодой поросли, различно. При занесении семян учитываются оба фактора.

Распределение проростков по площади задается следующим алгоритмом:

1. Последовательно просматриваются все свободные ячейки.
2. Рассчитывается световой режим в ячейке. Для каждого вида существует свой минимальный порог освещенности, при котором возможно развитие молодой особи.
3. Если уровень освещенности ниже минимального порога самого теневыносливого вида, то переход к следующей свободной ячейке.
4. Вычисляется вероятность прорастания семян в данной ячейке для каждого вида.
5. Согласно полученным вероятностям определяется вид семени.
6. Если уровень освещенности в ячейке выше минимального порога для данного вида, то ячейка помечается как занятая.
7. Если нет, то перейти к пункту 5 и вновь определить вид семени. До тех пор пока не выпадет вид, для которого уровень освещенности окажется выше минимального порога.

Возможна ситуация, когда условия освещенности будут ниже минимального порога самого теневыносливого вида, тогда ячейка останется пустой. Предполагается, что семена производятся в достаточных количествах, поэтому при рассеивании будем рассматривать все свободные ячейки.

Следующий вопрос, который рассматривается в этом блоке, гибель дерева. Гибель дерева может произойти в результате различных причин, вплоть до влияния антропогенных факторов. Здесь мы рассматриваем естественную и конкурентную смертность. Естественная смертность наступает в результате старения дерева. Зная среднюю продолжительность жизни каждого вида, можно с некоторой долей вероятности определить момент гибели дерева.

Конкурентная смертность возникает в результате нехватки ресурсов жизнедеятельности. В данном случае в качестве такого ресурса рассматриваем свет. Прирост биомассы дерева записываем как разность между доходами, за счет фотосинтетической продукции, и расходами на дыхание, транспорт:

$$\frac{dB}{dt} = P(B) - R(B)$$

Интенсивность фотосинтеза зависит от количества падающего света. В результате затенения интенсивность фотосинтеза падает. Возможно наступление такого момента, когда затраты энергии на дыхание превысят доходы, тогда начнется процесс отмирания биомассы. В итоге дерево погибает.

Для того чтобы определить момент гибели дерева в результате влияния конкуренции, то есть нехватки света, оценивается прирост биомассы на каждом шаге моделирования. Если прирост отрицательный (начался процесс «отмирания» биомассы), то сравниваем эту величину с максимальным значением биомассы, которую дерево может потерять, сохраняя при этом жизнеспособность. В момент, когда потерянная биомасса превысит максимальное значение, дерево погибает. В случае гибели дерева ячейка, занимаемая им, помечается как свободная и все данные о нем в массиве обнуляются.

Результаты моделирования

Для реализации модели на ЭВМ разработано соответствующее программное обеспечение, которое позволяет проводить вычислительные эксперименты с различными наборами исходных данных. Исходными данными могут быть всевозможные комбинации видовой и возрастной структуры древостоя различной степени однородности. В качестве результатов моделирования исследователь получает различные прогнозные сценарии развития леса. Предусмотренная в программе визуализация деревьев на координатной плоскости дает возможность наглядно наблюдать пространственно-временную динамику леса. Результаты моделирования могут быть представлены в виде двухмерной или трехмерной картины. В первом случае, на координатной плоскости отображаются кружки разного цвета, условно обозначающие деревья; диаметр круга соответствует диаметру дерева, цвет — виду. Во втором, деревья изображаются в пространстве в виде трехмерных геометрических объектов.

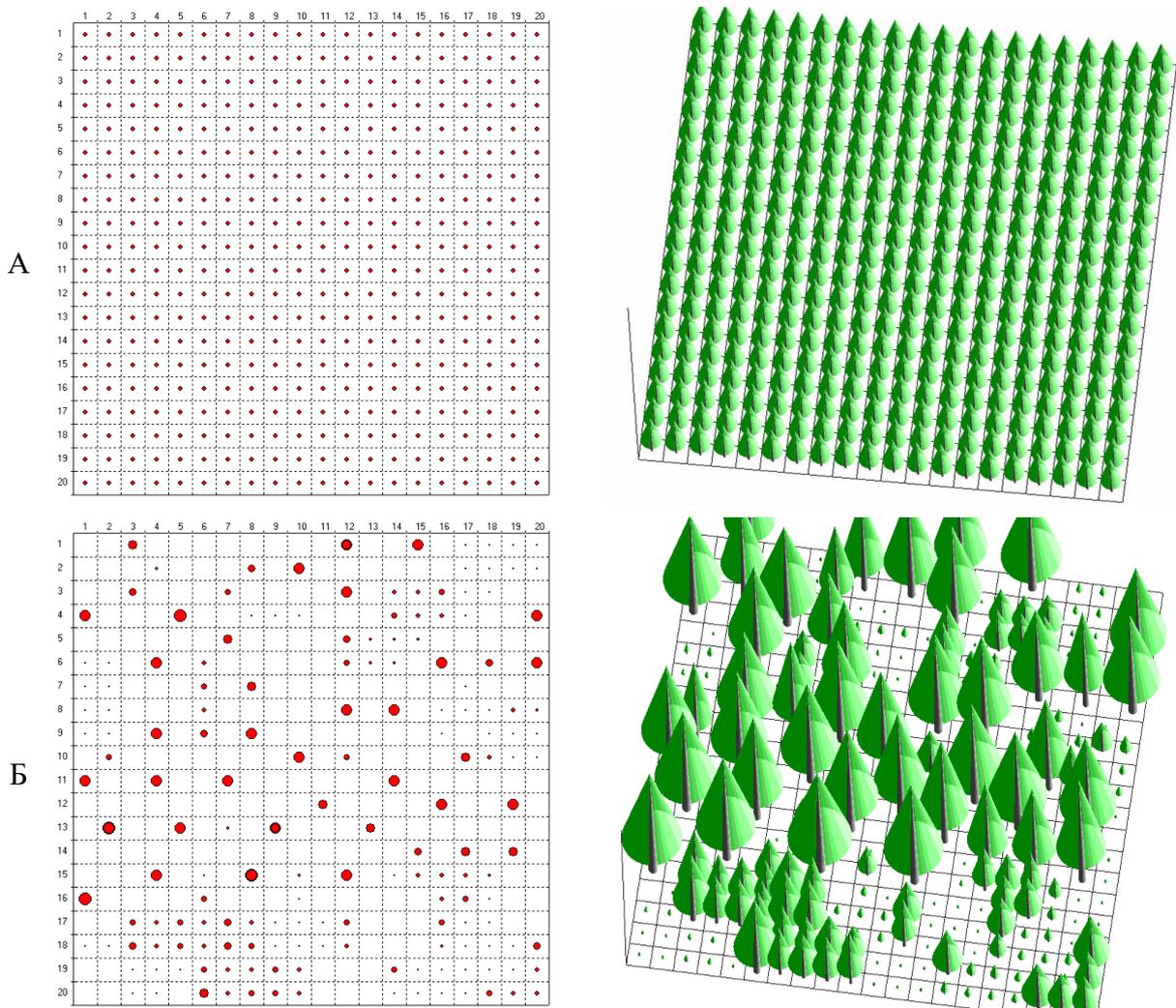


Рис. 2.8. Пример образования пространственно неоднородного распределения деревьев в результате внутренних взаимодействий (слева — двумерный вид, справа — трехмерный): А) начало моделирования; Б) конец моделирования.

На рис. 2.8 представлены некоторые результаты моделирования, полученные с помощью данной программы. Изначально, моделируемую территорию равномерно заполнили деревьями одновидового и одновозрастного состава. В результате моделирования с течением времени картина теряет свою равномерность, приобретая

неравномерный характер возрастного и плотностного распределения. В одних местах наблюдаются скопления, в других пустоты, взаимно сменяющие друг друга в процессе роста, что вполне соответствует ярусно-мозаичной концепции лесного ценоза, подробно изложенной в работах [18,19].

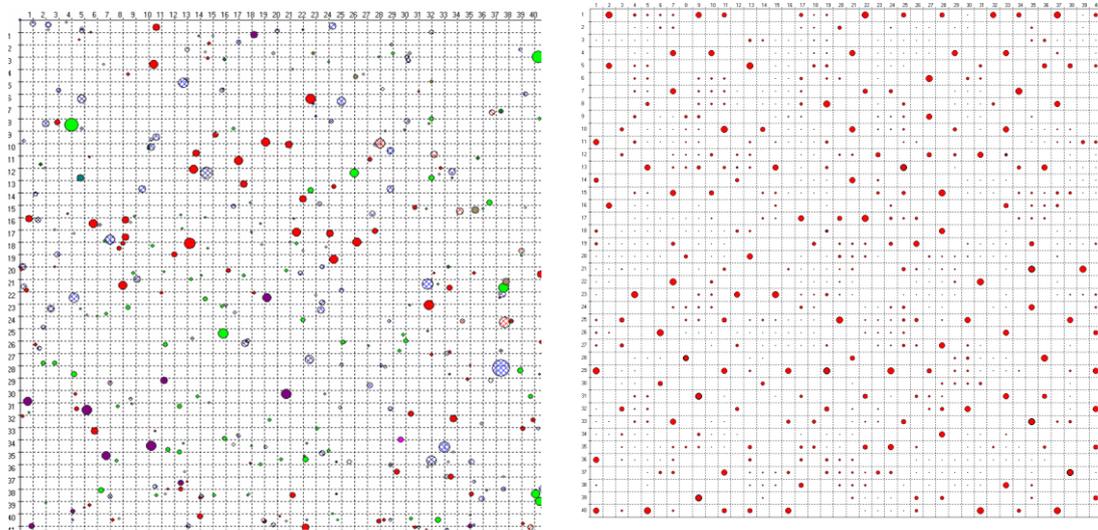


Рис. 2.9 Пространственное распределение деревьев на участках леса (слева — реальный участок, справа — модельный участок).

Для сравнения на рис. 2.9 показано пространственное распределение деревьев на реальном участке леса (пробная площадь на территории заповедника «Бастак») и некотором модельном участке. Отсюда можно проследить сходство между ними, на реальном участке, также как и на модельном, имеются скопления крупных деревьев, между которыми расположены мелкие деревья либо пустоты.

Результаты моделирования показали, что в ходе формирования структуры древостоя даже при однородных внешних условиях происходят процессы хаотической самоорганизации, приводящие к образованию сложно структурированных неоднородных (пятнистых) пространственных распределений растительных сообществ. Возникновение такой неоднородности можно объяснить только причинами внутренней пространственной конкуренции за ресурсы жизнедеятельности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящей работе предложено два подхода к моделированию пространственно-временной динамики растительных сообществ, аналитический и имитационный. Результаты моделирования в обоих случаях показали возникновение неоднородного (пятнистого) пространственного распределения, которое объясняется неустойчивостью характера динамики сообщества, явлениями динамического хаоса и процессами хаотической самоорганизации.

Аналитическая модель представляет собой систему интегро-дифференциальных уравнений, учитывающую нелокальную конкуренцию растений за ресурсы жизнедеятельности и вегетативное (или семенное) размножение. В зависимости от механизмов, лежащих в основе модели, изучены условия возникновения пятнистости пространственного распределения растений. Проведен анализ структуры пространственно неоднородных решений. Показано, что учет пространственных взаимодействий приводит к появлению диссипативных структур («пятен» повышенной плотности) как стационарных, так и нестационарных (периодических в окрестности точки бифуркации). Для возникновения пятнистости необходимо присутствие в системе внутривидовой нелокальной конкуренции. Вместе с тем, область в

пространстве параметров, для которой при бифуркации возникает нестационарное во времени решение, очень мала.

Имитационная компьютерная модель описывает динамику растительного сообщества как совокупность отдельно взятых взаимодействующих между собой растений, учитывает пространственное расположение, конкуренцию за ресурсы, семенное размножение. Картина пространственного распределения деревьев по территории, получаемая в результате компьютерного моделирования, также имеет крайне неравномерный, мозаичный характер. Причины, приводящие к такой мозаичности, заключаются во внутренних процессах конкуренции. Наблюдаемые в процессе моделирования скопления и пустоты, взаимно сменяющие друг друга, вполне соответствуют ярусно-мозаичной концепции, которая рассматривает лесной ценоз как систему пространственных мозаик, состоящих из асинхронно развивающихся пятен, которые находятся на разных стадиях развития и изменяются во времени в результате внутренних динамических процессов.

Предложенные в работе подходы к моделированию пространственно-временной динамики растительных сообществ, основанные на двух различных методах, выявили одинаковые причины, приводящие к возникновению пятнистости пространственного распределения растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Фрисман Е.Я., Тузинкевич А.В., Чернышова Н.Б. Мозаичная структура биологического разнообразия как следствие динамической неустойчивости (на примере двувидового сообщества растений). В: *Юбилейный сборник: к тридцатилетию ИАПУ ДВО РАН*. Владивосток: ИАПУ ДВО РАН, 2001. С. 350–365.
2. Фрисман Е.Я., Тузинкевич А.В., Чернышова Н.Б., Файман П.А. *Биологическое разнообразие и динамика экосистем: Информационные технологии и моделирование*. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2006. С. 393–401.
3. Тузинкевич А.В. *Исследование нетрадиционной модели динамики растительного сообщества*. Владивосток: ИАПУ ДВНЦ АН СССР, 1987. 45 с.
4. Тузинкевич А.В. Об одной типичной бифуркации в интегральных моделях экосистем. *Прикладные вопросы статистического анализа*. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. С. 48–68.
5. Тузинкевич А.В. Исследование поведения интегральных моделей динамики биомассы. *Кибернетика*. 1990. Т. 4. С. 108–113.
6. Тузинкевич А.В., Фрисман Е.Я. Диссипативные структуры и пятнистость пространственного распределения организмов. *Биофизика*. 1988. Т. 33. № 2. С. 333–337.
7. Tuzinkevich A.V., Frisman E.Ya. Dissipative structures and patchiness in spatial distribution of plants. *Ecological Modelling*. 1990. V. 52. P. 207–223.
8. Попадюк Р.В., Чумаченко С.Н. Имитационная биоэкологическая модель развития многовидового, разновозрастного древостоя. *Биологические науки*. 1991. Т. 8. № 332. С. 67–78.
9. Huth A, Ditzer T. Simulation of the growth of a lowland Dipterocarp rain forest with FORMIX3. *Ecological Modelling*. 2000. V. 134. P. 1–25.
10. 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.
11. Полетаев И.А. *Проблемы кибернетики*. 1966. Т. 16. С. 171–190.
12. Карев Г.П., Скоморовский Ю.И. *Сибирский экологический журнал*. 1999. Т. 4. С. 403–417.
13. Корзухин М.Д., Семевский Ф.Н. *Синэкология леса*. С.-П.: Гидрометеоздат, 1992.
14. Торнли Дж.Г.М. *Математические модели в физиологии растений*. Киев: Наукова

- думка, 1982. 312 с.
15. Алексеев В.А. *Световой режим леса*. Л.: Наука, 1975. 227 с.
 16. Росс Ю.К. *Радиационный режим и архитектура растительного покрова*. Л.: Гидрометеиздат, 1975. 327 с.
 17. Monsi M., Saeki T. Uber den Lichtfactor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung fur die Stoffproduction. *Jap. Jour. Bot.* 1953. V. 14. № 1. P. 22–52.
 18. Коротков В.Н. Новая парадигма в лесной экологии. *Биологические науки*. 1991. Т. 8. С. 7–20.
 19. Смирнова О.В., Чистякова А.А., Попадюк Р.В. и др. *Популяционная организация растительного покрова лесных территорий (на примере широколиственных лесов европейской части СССР)*. Пушино: НЦБИ, 1990. 92 с.

Материал поступил в редакцию 12.12.2008, опубликован 31.12.2008