

УДК 630*18.581.5:630*181.41

МОДЕЛИРОВАНИЕ ЛЕСООБРАЗОВАТЕЛЬНОГО ПРОЦЕССА: ФЕНОМЕНОЛОГИЧЕСКИЙ ПОДХОД*

© 2005 г. А. С. Исаев¹, В. Г. Суховольский², Р. Г. Хлебопрос³,
А. И. Бузыкин², Т. М. Овчинникова²

¹ Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН
119997 Москва, ул. Профсоюзная, 84/32

² Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок

³ Институт биофизики СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок

Поступила в редакцию 05.09.2004 г.

Для исследования динамики лесных экосистем используется метод фазовых портретов, позволяющий описать регуляторные механизмы сукцессионных процессов, запаздывание в регуляции и типы обратных связей. На основе анализа феноменологической модели рассмотрены основные закономерности формирования лесных биоценозов на различных этапах лесообразовательного процесса, объяснены экологические эффекты, определяющие динамику лесов бореальной зоны.

Насаждения, сукцессии, фитомасса, рост, модели, фазовые портреты.

Лесообразовательный процесс включает все этапы развития лесных ценозов от заселения обезлесенных территорий до формирования климаксовых лесов, характеризующих потенциальную лесную растительность конкретных территорий. При отсутствии возмущающих факторов природного и антропогенного характера (лесные пожары, воздействие насекомых-вредителей, ветровалы, рубки леса и др.) климаксовые бореальные леса, формирующиеся небольшим числом хвойных и лиственных пород, могут существовать неопределенно долго, не меняя своего состава и возрастной структуры. Воздействие возмущающих факторов приводит к нарушению этих лесов и появлению восстановительных сукцессий в виде лиственных и смешанных насаждений, определяющих мозаичность лесного покрова и различную возрастную структуру насаждений. Для описания лесообразовательного процесса необходимы новые подходы, отражающие всю совокупность разнородных взаимодействий в ходе сукцессий лесных экосистем.

ФЕНОМЕНОЛОГИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ЛЕСООБРАЗОВАТЕЛЬНОГО ПРОЦЕССА

До настоящего времени в лесной биогеоэкологии отсутствует феноменологическое описание лесообразовательного процесса, необходимое для понимания сложных взаимодействий, проте-

кающих при эволюции лесных экосистем. Обычно для математического моделирования этих взаимодействий используют системы дифференциальных уравнений, каждое из которых характеризует одну из компонент экосистемы (фитоценоз, зооценоз, микроценоз и др.). Корректный анализ таких моделей требует учета иерархии характерных времен релаксации этих компонентов. В лесной экосистеме доминируют древесные растения с характерными временами T_1 (сотни лет), тогда как другие подсистемы (недревесные растения, насекомые, позвоночные животные и др.) имеют существенно меньшие характерные времена T_2 (месяцы, годы и десятки лет). Кроме того, цикл лесообразовательного процесса, завершающийся формированием потенциального лесного покрова, также имеет свое характерное время T , зачастую значительно превышающее характерные времена жизни отдельных деревьев. Это обстоятельство до настоящего времени не принималось во внимание при моделировании лесных экосистем.

Обычно при изучении сукцессионных процессов анализируются временные ряды, характеризующие изменения таких показателей, как высота и диаметр ствола, фитомасса отдельных деревьев и древостоя в целом, породный состав, густота и возрастная структура насаждений. На рост леса оказывают влияние климатические, почвенные, биоценотические и другие факторы. При моделировании роста насаждений с учетом воздействия этих факторов в конкретных эколо-

* Работа поддержана РФФИ (02-04-48769, 04-04-49279).

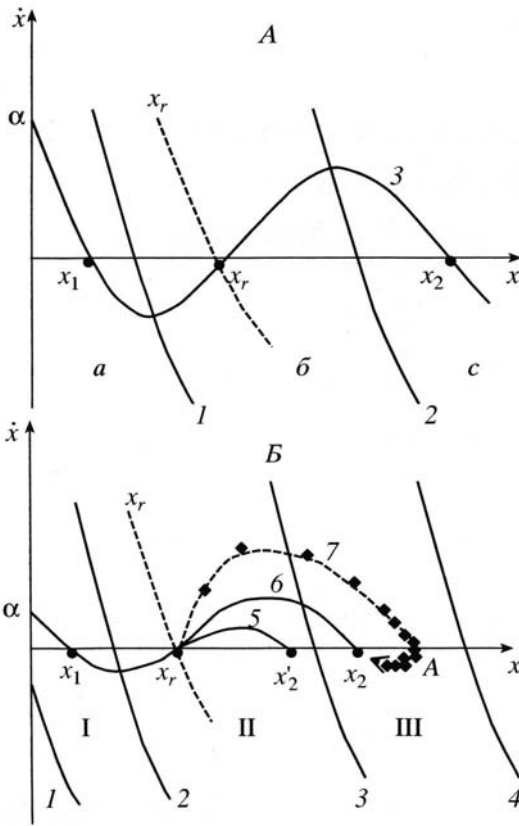


Рис. 1. Фазовый портрет лесообразовательного процесса лесного насаждения. *А:* *a, б, с* - области с различными типами обратных связей; *1, 2* - границы областей с различными типами обратных связей; *3* - нуль-изоклина; *Б:* *I, III* - области с малым запаздыванием регуляторных механизмов; *II* - область с сильным запаздыванием; *1-4* - границы областей с различным запаздыванием; *5, 6* - нуль-изоклины; *7* - фазовая траектория елового насаждения [13]; *x* - фитомасса; \dot{x} - прирост фитомассы; x_1, x_2', x_2, x_r - стационарные точки фазового портрета; \dot{x}_r - пороговая кривая.

гических условиях обычно используются регрессионные модели [7, 13]. Однако при этом трудно получить аналитические результаты, характеризующие общую динамику лесообразовательного процесса.

Для аналитического описания роста лесных насаждений обычно используются уравнения роста Гомперца, Митчерлиха, Ферхюльста и др. [5, 6]. Однако такой подход позволяет описать лишь один из этапов формирования лесной экосистемы - рост одновозрастного однопородного древостоя, не охватывая всего многообразия этого сложного процесса.

Для исследования устойчивости лесных экосистем предлагается использовать метод фазовых портретов, широко применяемый в физике, теоретической биологии и экологии [1, 3, 18]. Это

позволяет описать регуляторные механизмы формирования лесных биоценозов, запаздывание в регуляции и типы обратных связей [3, 4]. На фазовой плоскости (фитомасса x - прирост фитомассы \dot{x}) можно выделить характерные точки и области, которые детерминируют поведение системы. Выявление характерных точек и областей является основным инструментом феноменологического подхода.

Известно, что фазовый портрет системы характеризуется нуль-изоклинами, пересечения которых определяют его характерные точки [1]. Выбор типа уравнений нуль-изоклин определяется особенностями изучаемой системы. В лесных экосистемах после воздействий экстремальных факторов и разрушения насаждений возобновление леса может прерываться на неопределенный срок вследствие изменения экологических условий обитания или обострения конкурентных отношений с другими типами растительности [8, 15, 17]. Если возобновления леса на обезлесенной территории в обозримом будущем не происходит, математически это означает, что нуль-изоклина лесной экосистемы имеет локальный минимум и максимум с отрицательными и положительными значениями прироста фитомассы. Если процесс возобновления леса протекает успешно, на фазовом портрете нуль-изоклина имеет локальный максимум, обусловленный взаимодействием деревьев в насаждении (рис. 1).

Исходя из этого, нуль-изоклины лесной экосистемы могут быть описаны следующими уравнениями:

$$\dot{x} = kx^\beta(x_2 - x)(x^\gamma - x_r) + \alpha, \quad (1a)$$

$$\dot{x} = 0, \quad (16)$$

где k - удельная скорость роста фитомассы; x_2 - величина фитомассы климаксового насаждения в данном биотопе; x_r - критическая величина фитомассы, по достижению которой начинается значимый рост насаждения; α - прирост фитомассы новых деревьев на обезлесенной территории (потенциал лесовосстановления); β и γ - параметры, характеризующие годичную фитомассу камбиального слоя ($\beta + \gamma < 1$).

Пересечение нуль-изоклин (1a) и (16) определяет характерные точки фазового портрета. В пределах фазового портрета можно выделить три области с различным знаком регуляторных связей (рис. 1, А). Области *a* и *c* характеризуются наличием отрицательной обратной связи, а область *б* - положительной. На портрете в общем случае выделяются три стационарные точки, где $\dot{x} = 0$. Две из них - x_1 и x_2 - фокусы или узлы, а x_r - седло. Точка x_r характеризует объем фитомассы древесной растительности, периодически появляющейся на нелесных территориях, но не форми-

рующей насаждения. Переход через пороговую точку x_r соответствует началу лесообразовательного процесса. Совокупность этих точек образует пороговую кривую \dot{x}_r , которая разделяет фазовый портрет на две зоны, характеризующие лесные и нелесные территории. В точке x_2 происходит завершение лесообразовательного процесса и устанавливается климаксовое состояние лесного ценоза.

Для фазового портрета лесного ценоза характерна неоднозначность величины прироста \dot{x} при фиксированном значении фитомассы x , обусловленная эффектом запаздывания системы в связи с особенностями формирования возрастной структуры и полноты насаждения. При этом под эффектом запаздывания понимается отклонение прироста фитомассы от равновесного значения, свойственного климаксовому состоянию насаждения. Это равновесное значение характеризуется уравнением нуль-изоклины (1а). В климаксовом насаждении, где возрастная структура неизменна во времени, эффект запаздывания отсутствует, а прирост однозначно определяется величиной фитомассы. При отклонении от равновесной возрастной структуры прирост фитомассы будет определяться не только текущими, но и предыдущими ее значениями.

В пределах фазового портрета можно выделить три области, характеризующие эффекты запаздывания (рис. 1, Б). В пределах областей I и III эффекты запаздывания проявляются в минимальной степени, а в области II - более существенно. В области I изменение экологических условий местообитания (например, заболачивание, задернение, деградация почв) или напряженность конкуренции древесных растений с травяным покровом задерживает или исключает восстановление леса. Если стационарное состояние x_2 (рис. 1, Б) размещается в области III, действие механизмов регуляции обеспечивает устойчивость системы. С экологической точки зрения это соответствует климаксовому режиму насаждений. Регуляция в области II характеризуется максимальным проявлением эффектов запаздывания, что способствует росту насаждений. С другой стороны, если точка x'_2 нуль-изоклины (рис. 1, Б, 5) оказывается в пределах области II, узел или фокус теряют устойчивость, и климаксовое состояние как финал лесообразовательного процесса не реализуется.

Естественно, что фазовые траектории могут проходить не только по изоклине, но и выше ее. Тогда фитомасса насаждения после достижения максимального значения A должна уменьшаться. При этом на фазовой траектории появляется характерный изгиб (рис. 1, Б, 7), соответствующий отпаду деревьев в спелом древостое после перест-

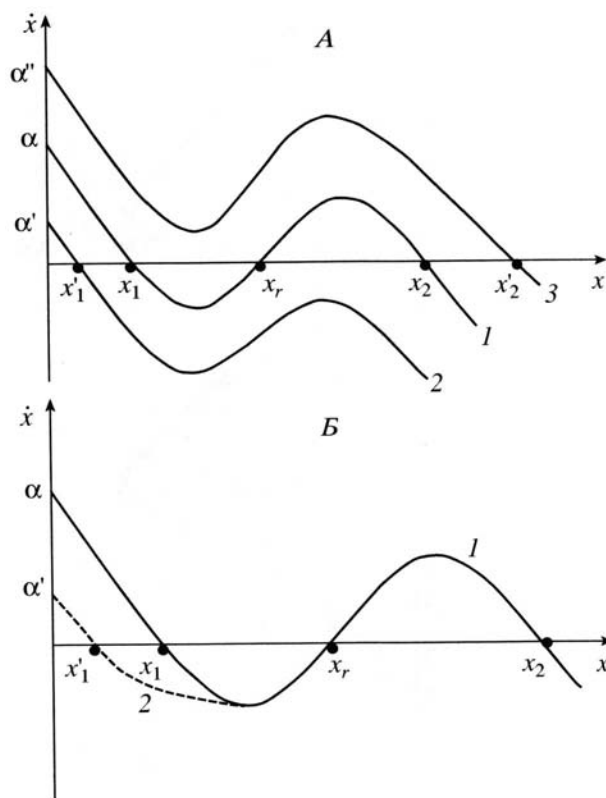


Рис. 2. Влияние модифицирующих факторов на нуль-изоклину лесной экосистемы. А: 1, 2, 3 - положение нуль-изоклины при различном уровне воздействия модифицирующих факторов; Б: смещение нуль-изоклины при изменении потенциала лесовозобновления α .

ройки возрастной структуры и достижению им устойчивого климаксового состояния x_2 .

Расположение нуль-изоклины на фазовом портрете может изменяться по различным причинам. Первая из них - воздействие модифицирующих факторов, которое приводит к вертикальному сдвигу изоклины (1а) (рис. 2, А).

Сдвиг начальной нуль-изоклины (рис. 2, А, 1) по ординате в зависимости от его направленности ведет либо к исчезновению устойчивой точки x_2 и уменьшению величины x_1 (рис. 2, А, 2), либо к исчезновению устойчивой точки x_1 и увеличению x_2 (рис. 2, А, 3). Нуль-изоклина 2 на рис. 2, А характеризует ситуацию, когда рост насаждения невозможен, и территория неопределенно долго будет занята нелесной растительностью (луг, болото, кустарниковые заросли и др.). Нуль-изоклина 3 на рис. 2, А описывает процесс возобновления лесного насаждения в условиях, когда деревья не испытывают конкуренции со стороны нелесной растительности и начинают формировать древостой.

Формирование древесного ценоза во многом определяется потенциалом восстановления α . Для нуль-изоклин 1 и 2 с различными значениями

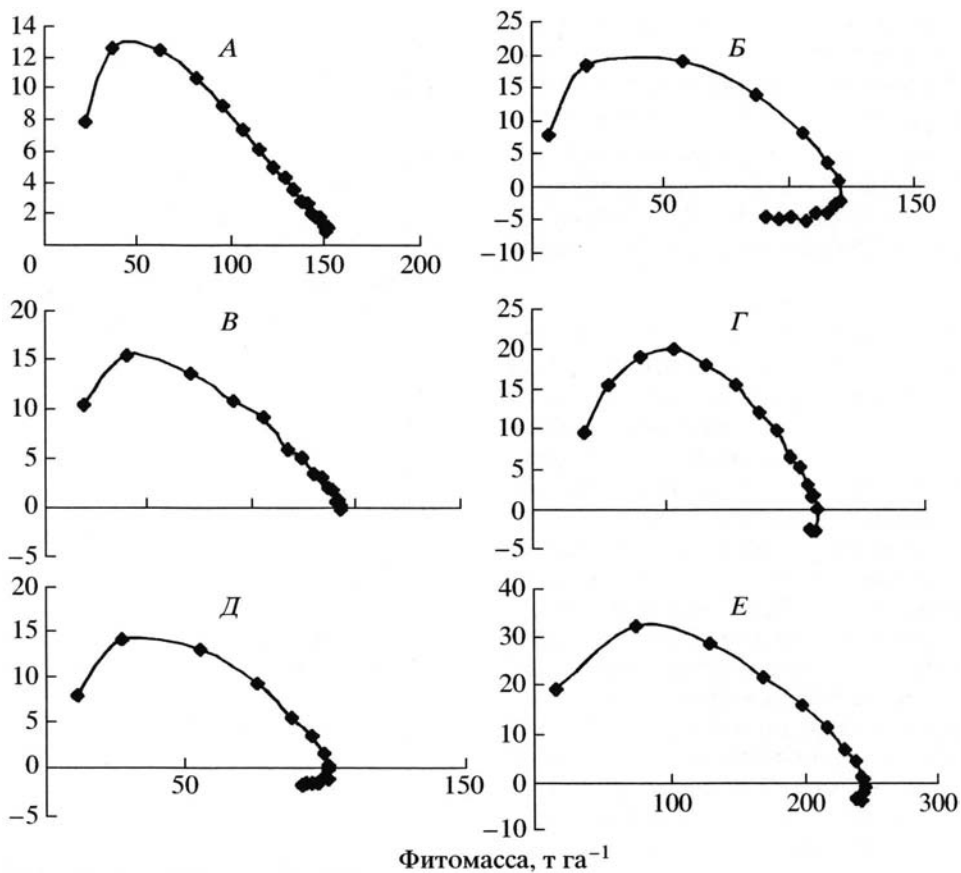


Рис. 3. Фазовые портреты фитомассы насаждений [14]: А - лиственницы (10-360 лет); Б - ели (10-300 лет); В - пихты (10-300 лет); Г - кедр (20-360 лет); Д - сосны (10-300 лет); Е - березы (5-145 лет).

α возможность восстановления лесной экосистемы определяется величинами $\Delta = x_r - x_1$ и $\Delta' = x_r - x'_1$ (рис. 2, Б). Чем больше величины Δ и Δ' , зависящие от значения потенциала возобновления α , тем меньше вероятность начала лесообразовательного процесса.

СОПОСТАВЛЕНИЕ МОДЕЛИ И НАБЛЮДЕНИЙ

Изложенный феноменологический подход хорошо согласуется с материалами многочисленных натурных наблюдений. На рис. 3 приведены примеры фазовых траекторий фитомассы насаждений для основных лесообразующих пород бореальной зоны, построенных по различным литературным данным.

Анализ фазовых портретов указывает на хорошее соответствие модельных кривых и данных наблюдений. Для любой древесной породы реально отмечается стационарное устойчивое состояние x_2 и наличие одного максимума на фазовой траектории. Поскольку данные по динамике фитомассы на начальных этапах формирования древостоя (до 10-20 лет) в литературе отсутству-

ют, корректно идентифицировать начальный этап роста насаждения (левую ветвь фазовой траектории) не представляется возможным.

Количественные параметры фазовых траекторий определяются условиями произрастания (бонитетом) насаждений и начальной густотой древостоя (рис. 4, А, Б). В соответствии с рис. 4, А бонитет определяет максимальное значение фитомассы одновозрастных древостоев. Причем для насаждений всех бонитетов фазовые траектории не пересекаются, что свидетельствует о качественной однородности этих портретов. Те же закономерности в пределах каждого класса бонитета наблюдаются и для зависимости фазовых траекторий от густоты насаждения (рис. 4, Б).

Для разновозрастных лесов характерны иные типы фазовых портретов. Так, в разновозрастных пихтовых лесах Сибири за любой отрезок времени прирастает и отмирает примерно равное количество фитомассы [15]. Отпад части деревьев старших возрастов, приводящий к уменьшению фитомассы насаждения, компенсируется появлением на освободившейся площади молодых деревьев. В этом случае фазовые траектории фитомассы разновозрастных пихтовых насаждений при-

обретают специфическую форму предельного цикла. По существу, это пример стабилизации климатического состояния насаждения вокруг точки x_* .

Используя данные натуральных наблюдений, представляется возможным вычислить параметры фазовых траекторий фитомассы насаждений. В качестве примера на рис. 5 приведены данные наблюдений и расчетная фазовая траектория кедрового насаждения [14]. Расчетная кривая не является регрессионной, а построена в предположении, что фазовая траектория описывается уравнением (1а). Таким образом, использование феноменологического подхода позволяет с высокой точностью описать динамику фитомассы насаждений, что принципиально важно для моделирования этих процессов.

На основе анализа материала массовых наблюдений рассчитаны параметры фазовых траекторий биомассы для основных древесных пород Сибири (табл. 1). Данные табл. 1 подтверждают, что от класса бонитета существенно зависят максимальная фитомасса A и величина удельной скорости роста k . Наибольшие значения x_* характерны для еловых насаждений, наименьшие - для сосновых. В то же время пороговые значения x_* существенно не различаются для насаждений разных бонитетов одной породы, а параметры β и γ для исследованных пород не зависят от условий местопроизрастания. Определить параметр α уравнения (1а) не представлялось возможным из-за отсутствия данных о темпах роста деревьев на непокрытой лесом площадях.

СУКЦЕССИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ В ЛЕСНЫХ НАСАЖДЕНИЯХ

В ходе лесообразовательного процесса формируются различные сукцессии, отражающие изменение породного и возрастного состава насаждения [10-12]. Доминантами потенциальной растительности бореальной зоны являются хвойные леса. На начальных этапах формирования лесного покрова после разрушительных воздействий на коренные леса часто формируются производные сукцессии лиственных пород (березы и осины), носящие временный характер и в конечном итоге сменяющиеся коренными хвойными породами. Длительность существования производных сукцессий - 80-100 лет, а сроки восстановления коренных хвойных лесов - 200-500 лет.

На рис. 6 отражена динамика смены пород в елово-березовом древостое. Производное насаждение березы трансформируется сначала в смешанное насаждение, а затем сменяется коренным еловым древостоем. Рассмотрим этот сукцессионный процесс с точки зрения феноменологической модели. На рис. 7 приведены фазовые траектории насаждений березы и ели, построенные по данным рис. 6.

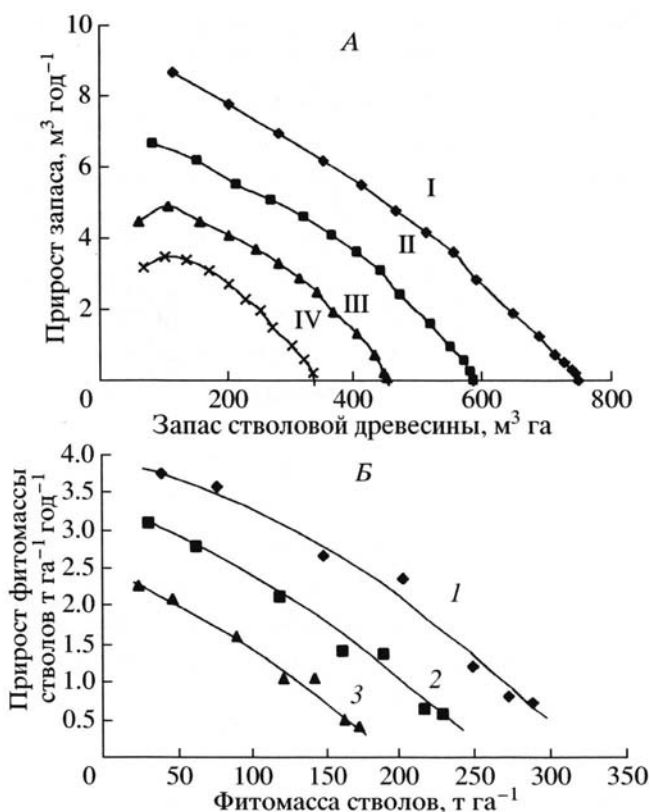


Рис. 4. Фазовый портрет одновозрастных лиственных насаждений. А: разные классы бонитетов (I-IV) [9]; Б: фазовые траектории насаждений хвойношироколиственных молодняков разной густоты, экз. га⁻¹: 1 - 6839, 2 - 4323, 3 - 2626 [14].

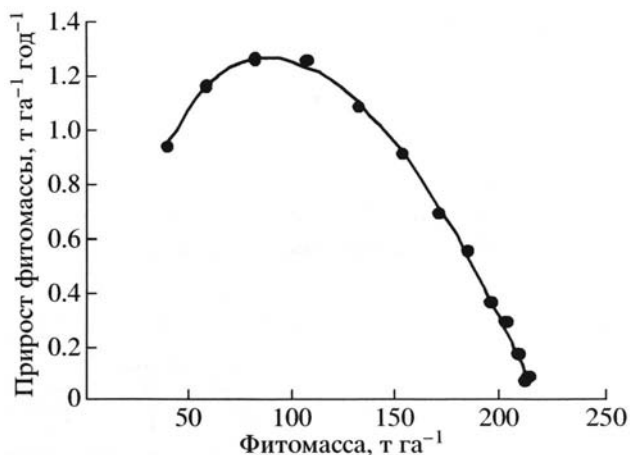


Рис. 5. Наблюдаемые значения (точки) и расчетная фазовая траектория (линия) кедрового насаждения. Параметры расчетного уравнения: $A = 218.4 \text{ т га}^{-1}$; $x_* = 1.32 \text{ т га}^{-1}$; $k = 0.0042 \text{ т га}^{-1} \text{ год}^{-1}$; $\beta = 0.23$; $\gamma = 0.17$.

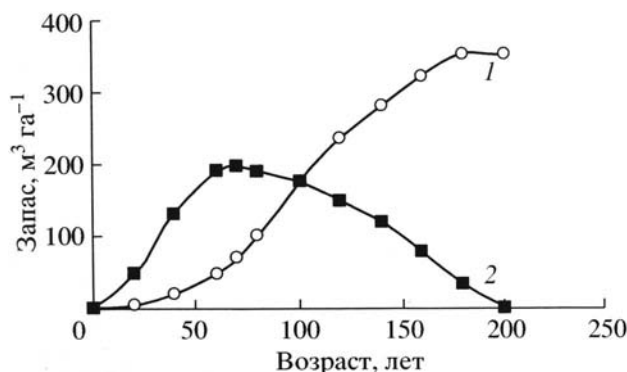
Как показывает рис. 7, фазовая траектория для березы (рис. 7, 7) - практически замкнутая кривая. Фитомасса березы, достигнув своего мак-

Таблица 1. Расчетные параметры фазовых траекторий одновозрастных однопородных насаждений

Бонитет	Параметры уравнения роста (1а)					Невязка
	$A, \text{т га}^{-1}$	$x_r, \text{т га}^{-1}$	$k, \text{т га}^{-1} \text{год}^{-1}$	β	γ	
Ель						
I	531	0.96	0.030	0.01	0.06	2.5
II	525	0.64	0.004	0.40	0.02	1.2
III	380	0.76	0.008	0.40	0.02	0.7
IV	246	0.81	0.014	0.40	0.01	0.4
Лиственница						
II	605	0.65	0.014	0.18	0.01	0.5
III	467	0.50	0.006	0.30	0.01	0.2
IV	345	1.08	0.012	0.15	0.11	0.03
Сосна						
II	1011	0.77	0.013	0.15	0.06	1.0
III	850	0.50	0.008	0.25	0.01	0.6
IV	711	0.50	0.008	0.25	0.01	0.6
V	581	0.53	0.008	0.26	0.01	0.6

симума (около $200 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$) в 70-80 лет, уменьшается спустя 120 лет до величины, близкой к нулю. Это означает, что точка x'_2 нуль-изоклины для березы (рис. 7, 5) размещающаяся в области II, является неустойчивой. В этих условиях климаксовое состояние березового древостоя не реализуется. Это объясняет, почему в бореальных лесах береза формирует преимущественно производные сукцессии и выступает как коренная порода лишь в специфических условиях произрастания (в лесостепной зоне Западной Сибири и на Камчатке).

Точка x_2 на нуль-изоклине для ели, начинающей свой рост под пологом березы (рис. 7, 6), напротив, размещается в области III фазового портрета. Фазовая траектория для ели (рис. 7, 8) со

**Рис. 6.** Динамика запаса фитомассы в березово-еловом насаждении [2]: 1 - ель, 2 - береза.

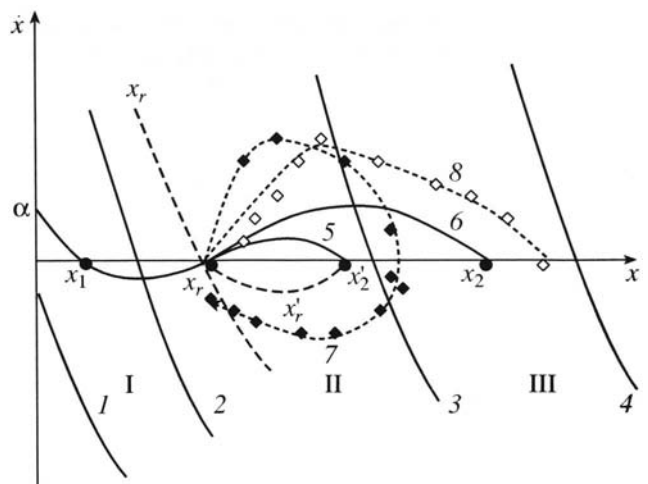
временем достигает точки x_2 , характеризующей климаксовое состояние насаждения.

Анализ данных натуральных наблюдений в однопородных одновозрастных насаждениях указывает на различия параметров фазовых траекторий роста насаждений лиственных и хвойных пород (табл. 2).

Пороговые значения фитомассы x_r лиственных пород несколько меньше, чем хвойных; значения удельной скорости роста k несколько больше. Эти различия повышают конкурентные преимущества лиственных пород на начальном этапе формирования насаждения. Существенную роль играет и характер обсеменения заселяемых участков. У березы и других лиственных пород обсеменение происходит ежегодно с большим радиусом разлета семян, тогда как у хвойных плодоношение нерегулярно, а радиус разлета семян невелик. Кроме того, береза хорошо возобновляется вегетативным путем, что позволяет ей в кратчайшие сроки осваивать лесные территории, особенно после интенсивных пожаров. С точки зрения феноменологического анализа совокупность этих свойств березы, как и других лиственных пород, означает, что величина α в уравнении (1а) у них значительно большая, чем у хвойных.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД В ХОДЕ ЛЕСООБРАЗОВАТЕЛЬНОГО ПРОЦЕССА

В процессе прохождения сукцессий древесные породы находятся в сложном взаимодействии друг с другом. Эффекты этого взаимодействия

**Рис. 7.** Фазовый портрет и траектории для березово-елового насаждения: 1-6 - те же, что и на рис. 1, Б; x_r, x'_r - пороговые кривые соответственно для ели и для березы; 7 - фазовая траектория для березы; 8 - фазовая траектория для ели.

могут проявляться в изменении состава насаждений и смене пород. На фазовом портрете взаимодействие пород проявляется через изменение взаимного положения характерных точек, в частности пороговых значений x_r .

Для описания взаимодействия двух пород введем функции влияния фитомассы одной породы на величину порога лесовозобновления x_r другой:

$$x_r^i = f(x^j), \quad x_r^j = f(x^i), \quad (2)$$

где x_r^i и x_r^j - пороговые значения фитомассы взаимодействующих пород i и j ; x^i , x^j - текущая фитомасса пород.

При анализе взаимодействия двух древесных пород возможны три базовых эффекта: значение пороговой точки одной породы при увеличении фитомассы другой может уменьшиться, увеличиться или остаться неизменным.

Функция влияния 1 соответствует ситуации, когда $\frac{\partial x_r^j}{\partial x^i} = 0$ и порода i не оказывает воздействия на величину порога x_r^j породы j . Функция влияния 2 описывает ситуацию, когда $\frac{\partial x_r^j}{\partial x^i} > 0$ и увели-

Таблица 2. Диапазоны значений параметров фазовых траекторий для лиственных и хвойных пород

Насаждение	Параметры уравнения			
	x_r	k	β	γ
Лиственные	0.5-0.7	0.02-0.05	0.01-0.03	0.01-0.06
Хвойные	0.5-1.4	0.01-0.03	0.01-0.29	0.01-0.1

чение фитомассы породы i повышает порог для породы j . Функция влияния 3 характеризует случай, когда $\frac{\partial x_r^j}{\partial x^i} < 0$ и увеличение фитомассы породы i уменьшает порог для породы j .

Аналогичным образом характеризуется и воздействие породы j на порог x_r^i породы i . Классификацию элементарных взаимодействий двух пород можно ввести, используя знаки производных $\frac{\partial x_r^j}{\partial x^i}$ и $\frac{\partial x_r^i}{\partial x^j}$ (рис. 8), подобно тому, как это классифицируется при анализе взаимодействий в экосистемах [16].

Нейтральные взаимодействия. При этом типе взаимодействия наличие или отсутствие дере-

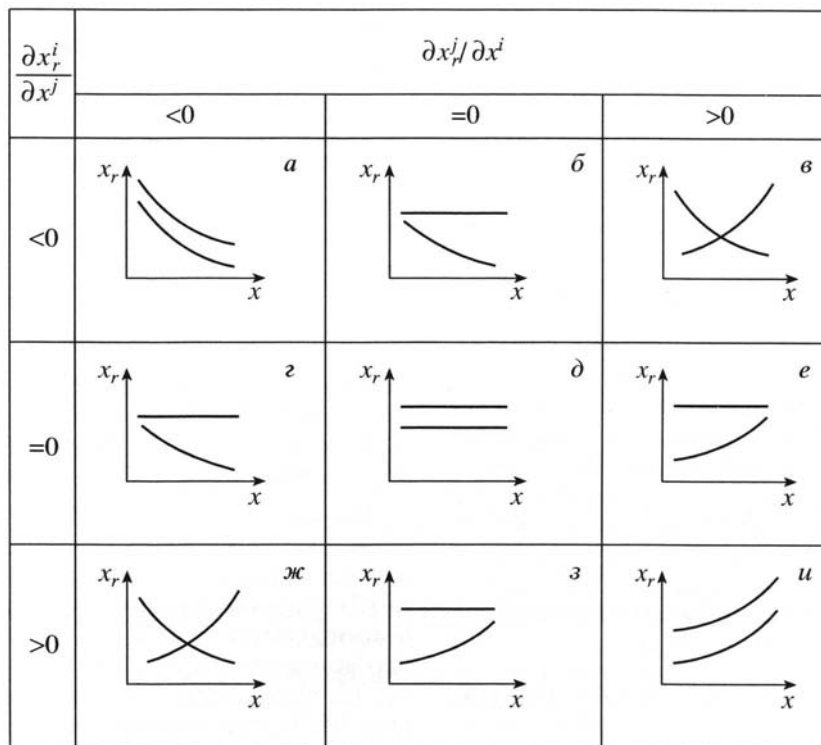


Рис. 8. Функции влияния фитомассы одной породы (x) на величину порога лесовозобновления x_r другой и типы элементарных взаимодействий древесных пород в процессе сукцессии: *a* - кооперация; *б, г* - комменсализм; *в, ж* - комменсализм/аменсализм; *д* - нейтрализм; *е, з* - аменсализм; *и* - конкуренция.

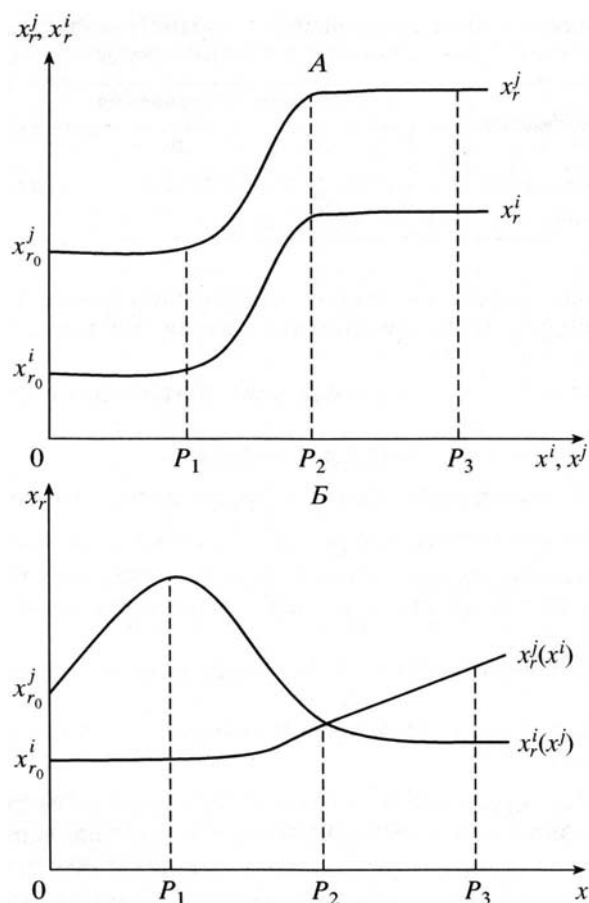


Рис. 9. Сложение функции влияния двух древесных пород (А): $x_{r_0}^j, x_{r_0}^i$ - пороговые значения для каждой из пород при отсутствии в насаждении другой породы. Функции влияния (Б) на различных сукцессионных этапах формирования древостоя: P - этап формирования древостоя.

вьев одной породы существенно не влияет на порог возобновления другой. Такие взаимодействия обычны на начальных этапах формирования лесных ценозов в благоприятных условиях обитания, когда ресурсы среды не лимитируют рост древесных пород. Это могут быть минерализованные участки гарей, молодые аллювиальные отложения, неиспользуемые пахотные земли, а также вырубки и гари с замедленным возобновлением. Нейтральные взаимодействия характерны для лиственницы и кедрового стланника в высокогорных подгольцовых редколесьях Дальнего Востока, а также для лиственницы и кедра в редкостойных насаждениях травяных и ерниковых типов леса в горах Южной Сибири.

Конкуренция пород. Конкуренция за ресурсы среды является основным типом внутри- и межвидовых взаимоотношений. При этом пороговое значение x_r породы, отстающей в росте, увеличивается, и она вытесняется из насаждения. Наиболее ярко конкурентные отношения проявляются

в высокопродуктивных насаждениях, включающих светлохвойные и темнохвойные породы.

Кооперативные взаимодействия. При совместном произрастании первоначальные пороговые значения x_r для каждой породы уменьшаются, что ведет к увеличению скорости заселения и накоплению фитомассы обеих пород. В Восточной Сибири, Прибайкалье и Забайкалье довольно широко распространены сосново-лиственничные насаждения высокой продуктивности, процветающие благодаря выраженному кооперативному эффекту. Эти же эффекты характерны и для хвойно-широколиственных лесов Европейской части и Дальнего Востока.

Комменсализм. Увеличение фитомассы одной породы уменьшает значение порога x_r другой породы - комменсала, тем самым улучшая для нее условия возобновления. В то же время комменсал не оказывает ответного воздействия на величину порога первой породы. Эта ситуация типична для начального этапа восстановительной смены березняков и осинников еловыми и пихтовыми древостоями, которые формируются под защитой лиственного полога.

Аменсализм. Рост фитомассы одной породы увеличивает значение порога x_r для другой породы - аменсала и тем самым ухудшает условия ее возобновления. При этом аменсал не влияет на величину порога x_r первой породы. Этот тип взаимодействия характерен для ели и второго поколения березы в смешанном елово-березовом древостое.

Специфическим типом взаимодействия является комменсализм/аменсализм. В этом случае направленность сукцессионных процессов определяется знаком производной $\frac{\partial x_r}{\partial x}$ для той породы, которая первой заселяет территорию. Динамика этого процесса во многом определяется случайными факторами, обуславливающими появление породы-пионера. В качестве примера можно указать на характер лесообразовательного процесса на суглинистых плодородных почвах Приангарья, где взаимодействия определяются скоростью начального заселения сосны или березы.

Помимо базовых типов функций влияния и элементарных взаимодействий, описанных выше, можно рассматривать сложные функции влияния, сочетающие в себе различные механизмы взаимодействий (рис. 9, А). Рис. 9, А показывает, что при значениях фитомассы, не превышающих P_1 , взаимодействия между породами нейтральные; в области значений от P_1 до P_2 - конкурентные; и при превышении P_2 , снова нейтральные. Следовательно, любое сложное многоэтапное взаимодействие древесных пород в ходе сукцессионного процесса характеризуется сменой типов взаимо-

действия и может быть описано с помощью набора соответствующих элементарных функций влияния.

Функции влияния на сукцессионных этапах формирования производных березняков, переход их в смешанные березово-еловые насаждения и затем в коренные еловые леса представлены на рис. 9, Б.

На первом этапе формирования древостоя ($0, P_1$) преобладающей породой является береза. На втором этапе (P_1, P_2) между березой и елью возникают комменсальные взаимоотношения, в процессе которых под березовым пологом формируется второй ярус елового подроста. На третьем этапе (P_2, P_3) вследствие отпада перестойной березы ель выходит в верхний ярус, ограничивая появление молодого поколения березы, реализуется эффект аменсализма. Изменение характера взаимодействия древесных пород и связанных с ними компонентов лесного биогеоценоза составляет основу сукцессионных процессов и оказывает решающее влияние на ход лесообразовательного процесса.

Заключение. Феноменологическая модель позволяет рассмотреть закономерности формирования лесных экосистем на различных этапах лесообразовательного процесса и объяснить экологические эффекты, связанные с динамикой лесного покрова в бореальной зоне. Это достигается построением, структуризацией и анализом фазовых портретов, на которых отражаются динамические процессы возникновения, развития и смены лесных ассоциаций на обширных территориях таежных лесов. Теоретический анализ этих процессов, основанный на феноменологическом подходе, согласуется с данными конкретных натурных измерений и численных оценок.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Арнольд В.И.* Дополнительные главы теории обыкновенных дифференциальных уравнений. М.: Наука, 1978. 304 с.
2. *Белов С.В.* Лесоводство. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 351 с.
3. *Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г.* Принцип стабильности в динамике численности лесных насекомых // Докл. АН СССР. 1973. Т. 208. № 1. С. 225-228.
4. *Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Недорезов Л.В., Кондаков Ю.П., Киселев В.М., Суховольский В.Г.* Популяционная динамика лесных насекомых. М.: Наука, 2001. 374 с.
5. *Карманова И.В.* Математические методы изучения роста и продуктивности растений. М.: Наука, 1976. 222 с.
6. *Кофман Г.Б.* Рост и форма деревьев. Новосибирск: Наука, 1986. 211 с.
7. *Кузьмичев В.В.* Закономерности роста древостоев. Новосибирск: Наука, 1977. 160 с.
8. *Кузьмичев В.В., Черкашин В.П., Корец М.А., Михайлова И.А.* Формирование лесов на шелкопрядниках и вырубках в верховьях р. Большая Кеть (Красноярский край) // Лесоведение. 2001. № 4. С. 8-14.
9. Лесотаксационный справочник. М.: Лесн. пром-сть, 1980. 288 с.
10. *Мелихов И.С.* Лесоведение. М.: Лесн. пром-сть, 1980. 406 с.
11. *Морозов Г.Ф.* Учение о лесе. М.: Сельхозгиз, 1931. 438 с.
12. *Сукачев В.Н.* Динамика лесных биогеоценозов // Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964. С. 458-486.
13. *Усольцев В.В.* Формирование банков данных по фитомассе лесов. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 1998. 540 с.
14. *Усольцев В.А.* Фитомасса лесов Северной Евразии: база данных и география. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2001. 709 с.
15. *Фалалеев Э.Н.* Естественное возобновление пихтовых лесов, поврежденных сибирским шелкопрядом // Лесн. журн. 1960. № 2. С. 35-37.
16. *Федоров В.Д., Гильманов Т.Г.* Экология. М.: Изд-во МГУ, 1980. 464 с.
17. *Фуряев В.В.* Роль пожаров в процессе лесообразования. Новосибирск: Наука, 1996. 253 с.
18. *Хакен Г.* Синергетика. М.: Мир, 1980. 235 с.

Modeling of Forest-forming Process: Phenomenological Approach

A. S. Isaev, V. G. Sukhovol'sky, R. G. Khlebopros, A. I. Buzukin, and T. M. Ovchinnikova

A method of phase portraits that allows one to describe regulatory mechanisms of succession processes, delay in regulation, and types of feedback was used for studying the forest systems dynamics. The main regularities in the formation of forest coenoses at different stages of the forest-forming process are considered. Ecological effects responsible for the dynamics of forests in the boreal zone are explained.