

ОРИГИНАЛЬНЫЕ
СТАТЬИ

УДК 630*+630.52

**СУКЦЕССИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ В ЛЕСНЫХ ЦЕНОЗАХ:
МОДЕЛЬ ФАЗОВЫХ ПЕРЕХОДОВ ВТОРОГО РОДА***

© 2012 г. А. С. Исаев¹, В. Г. Суховольский², Т. М. Овчинникова²,
С. А. Мочалов³, Д. Л. Сотниченко²

¹ Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН
117997, Москва, ул. Профсоюзная, 84/32

² Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН,
660036 Красноярск, Академгородок, 50/28
E-mail: soukhovolsky@yandex.ru

³ Уральский государственный лесотехнический университет
620100 Екатеринбург, Уральский тракт, 37

Поступила в редакцию 20.08.2011 г.

Предложена модель смены пород в лесном насаждении как фазового перехода второго рода. Введены переменные модели, предложены модельные уравнения, описывающие процесс смены пород в лесу. Проведенный анализ показал, что модель, основанная на представлении сукцессионного процесса как фазового перехода, согласуется с натурными данными. Модель позволяет количественно описать чрезвычайно распространенный в таежных лесах процесс смены пород в одновозрастном насаждении. Показано, что параметры модели могут быть вычислены по данным таксации и использованы для прогнозных расчетов возрастной динамики лесов.

Лесные ценозы, сукцессии, фазовые переходы, модели.

Лесные ценозы за время своего существования претерпевают разнообразные изменения, связанные со сменой пород в насаждении, росте деревьев, изменении их размерных характеристик, возрастной и пространственной структуры насаждений. На лесные ценозы постоянно воздействуют различные внешние факторы (в частности, климатические), в них происходят критические явления – ветровалы, пожары, вспышки массового размножения насекомых, приводящих к изменениям состояния и структуры лесных биоценозов [1–3, 16, 35].

Сложности с моделированием сукцессионных процессов связаны с временной и пространственной неоднородностью протекающих в них процессов, качественными изменениями в ценозах в ходе сукцессии. Для моделирования как естественных сукцессий, так и изменения растительного покрова, вызванного катастрофическими воздействиями, используются различные методы: балансовые непрерывные или дискретные математические модели, статистико-эмпирические модели, имитационные модели [31]. Эмпирико-

статистические (регрессионные) модели часто используются для прогнозирования динамики растительности, особенно в контексте землепользования и изменения лесного покрова [22]. Для построения таких моделей используются наборы данных, интегрированных в геоинформационных системах. Они включают сведения об основных компонентах природных экосистем (геоботанические, почвенные, лесотаксационные и др.), базы данных о факторах внешней среды (топографические, климатические, геологические и др.), данные о природно-территориальных комплексах, материалы космо- и аэросъемки, режимы возможных природных и антропогенных нарушений [11, 14, 17, 20, 22–24].

Модели, использующие марковские цепи как простой тип случайных процессов с дискретным множеством состояний, служат удобным средством формального описания хода сукцессии, когда состояние цепи отождествляется с определенными стадиями сукцессии и схема переходов между этими стадиями известна. В качестве результатов моделирования (прогнозов) выступают распределения относительных площадей рассматриваемых стадий сукцессии в любой момент

* Работа выполнена при поддержке РФФИ (№ 10-04-00256-а).

времени (в пределах принятого сценария, включающего влияние модифицирующих факторов), а также оценки времени достижения определенных состояний растительности на рассматриваемой территории [9, 10, 37].

Наибольшее распространение для кратко- и среднесрочного прогнозирования динамики конкретных экосистем на небольших территориях (1–1000 га) получили гэп-модели, основой которых является модель отдельного гэпа, описывающая динамику деревьев на участке фиксированной площади, обычно 10×10 м [19, 34]. Таким образом, они представляют собой пример индивидуум-ориентированных моделей. Гэп-модели успешно используются для описания эффектов разрушительных воздействий на структуру и состав лесов [26, 29], климатических изменений [21, 25] и естественных сукцессий в различных лесных экосистемах [33].

При создании таких моделей используются разные методы и подходы смежных научных дисциплин, например открытые диссипативные системы в модели лесных пожаров [18, 30], модель клеточных автоматов для описания лесной динамики [32, 36], метод фазовых портретов для оценки сукцессии в лесу [5], модели, в которых сукцессионные процессы рассматриваются как аналоги фазовых переходов в физических системах [4, 27, 28].

“Классическая” технология построения моделей, заключающаяся в конструировании системы дифференциальных или разностных уравнений, описывающих динамику модельных переменных, приводит к построению систем уравнений большой размерности и с большим числом параметров. Найти решение и исследовать все возможные режимы для таких систем – достаточно сложная и не всегда решаемая задача.

Упрощение модели обычно заключается в отборе некоторого малого числа переменных, для которых строится модельная система уравнений и ищется решение. Однако при таких упрощениях не всегда удается описать в полной мере процессы, происходящие в ходе сукцессии. Так, после катастрофических явлений – сильных ветровалов и пожаров, концентрированных сплошных рубок, процесс естественного лесовозобновления часто идет через появление на лесной территории производных лиственных насаждений, формируемых березой и(или) осиною, и последующей сменой лиственных насаждений на светло- или темнохвойные ценозы [1–3].

Представляется, что для описания подобных процессов необходимы новые подходы к модели-

рованию сложных экологических систем, с одной стороны, позволяющие уменьшить размерность моделей, с другой стороны, позволяющие описать качественные изменения в экосистемах. В настоящей работе рассматривается подход к моделированию сукцессий, согласно которому сукцессионные процессы рассматриваются как аналоги процессов фазовых переходов второго рода в физических системах.

МЕТОДИКА МОДЕЛИРОВАНИЯ

Фазовые переходы второго рода в сложных физических системах. Фазовые переходы второго рода описывают такие явления, как намагничивание, сверхтекучесть, сверхпроводимость, сегнетоэлектричество. Обычно в физических системах рассматриваются так называемые температурные фазовые переходы, когда качественные изменения в системе происходят при изменении температуры образца. Дополнительно при этом учитывается влияние на процессы фазовых переходов внешних полей, в частности магнитных или электрических. В простейших моделях фазовых переходов предполагается, что изучаемая система может находиться в одном из двух возможных состояний – фаз. Для фазовых переходов второго рода характерно наличие критического значения температуры T_c , при достижении которой в системе начинались качественные изменения. В статической модели фазовых переходов второго рода в физических системах предполагается, что устойчивые состояния системы при отсутствии внешних полей достигаются, когда термодинамический потенциал системы (в частности, потенциал Гиббса G) достигает минимального значения. Предполагается, что вблизи точки фазового перехода связь между термодинамическим потенциалом G и макроскопической характеристикой системы, характеризуемой параметром порядка q , может описываться следующим уравнением [7, 8]:

$$G = G_0 + a(T - T_c)q^2 + bq^4, \quad (1)$$

где G_0 , a , b , T_c – некоторые константы. Устойчивые состояния системы находятся из условия $\frac{\partial G}{\partial T} = 0$.

Важной особенностью теории фазовых переходов второго рода в физических системах является выполнение гипотезы универсальности: характер протекающих процессов не зависит от особенностей структуры и состава объекта, а определяется макропараметрами, такими, как размерность системы и число параметров порядка [12, 13]. Ги-

потеза универсальности существенно упрощает создание модели фазовых переходов для различных физических систем и явлений.

Как видно из (1), для описания экологических процессов как фазовых переходов необходимо ввести три переменных – потенциал G , параметр порядка q и внешний фактор T . В качестве гипотезы, на которой будет основано использование модели фазовых переходов, введем предположение, что любая экосистема в процессе своего развития стремится к достижению некоторого метастабильного состояния, при котором вероятность гибели этой экосистемы будет минимальна [15]. Предположим, что существует функция G экологического риска, характеризующая вероятность гибели экосистемы, зависящая от большого числа характеристик самой системы и внешних факторов и в стабильном или метастабильном состоянии экосистемы достигающая минимума: $G \rightarrow \min$. В общем случае функция G , конечно, неизвестна. Однако будем предполагать, что на критических этапах сукцессионных процессов, когда происходят качественные изменения состояния лесного биоценоза, характеризующиеся некоторым макроскопическим параметром q , эти изменения можно рассматривать как аналоги фазовых переходов.

Смена пород в лесном насаждении как фазовый переход. В условиях Сибири лиственные леса (береза, осина), освоившиеся первыми на вырубках, формируют насаждения без участия хвойных пород, которые появляются позднее и формируют второй ярус в насаждении. Затем начинается отмирание деревьев лиственных пород, и вновь формирующийся верхний полог будет состоять уже из деревьев хвойных пород. В предлагаемой модели смены пород будем рассматривать не ценоз в целом, а лишь нижний ярус лиственного насаждения, в котором могут существовать деревья как хвойных, так и лиственных пород.

Параметр порядка для нижнего яруса q определим как долю лиственных деревьев в нем. В случае, если нижний ярус состоит из деревьев только лиственных пород, $q = 1$. Для нижнего яруса, составленного только из деревьев хвойных пород, $q = 0$. Для нижнего яруса со смешанным породным составом $0 < q < 1$. Предполагается, что деревья нижнего яруса не воздействуют на деревья верхнего яруса. Воздействия же деревьев верхнего яруса на деревья нижнего яруса будем описывать с помощью некоторой управляющей переменной X , характеризующей затененность нижнего яруса, функциональной аналогичной температуре в физических фазовых переходах.

Запишем аналог уравнения (1) для описания модели воздействия верхнего яруса на породный состав деревьев нижнего яруса следующим образом:

$$G = G_0 + a(X - X_c)q^2 + bq^4, \quad (2)$$

где G_0 , a , b , X_c – константы.

Найдем из (2) значения параметра порядка q нижнего яруса, при которых функция экологического риска G в (2) минимальна:

$$\frac{\partial G}{\partial q} = 2a(X - X_c)q + 4bq^3 = 0. \quad (3)$$

Существуют два решения уравнения (3):

$$\begin{cases} q = 0, & X > X_c \\ q^2 = \frac{a}{2b}(X_c - X), & X < X_c. \end{cases} \quad (4)$$

Графически в плоскости $\{X, q^2\}$ решения (4) можно представить в виде сплайна (рис. 1).

Если деревья верхнего яруса полностью вывалялись или вырублены, то $X = 0$, т.е. воздействия деревьев верхнего яруса не будет, и тогда $q = 1$. Если фитомасса и площадь проекции крон деревьев верхнего яруса велики и деревья верхнего яруса практически не пропускают света к деревьям второго яруса, то $X \gg X_c$. При $0 \leq X \leq X_c$ в лесу со средней степенью затененности нижнего яруса будут встречаться деревья как лиственных, так и хвойных пород, и $0 < q < 1$.

Как видно из (4) и рис. 1, значение X_c характеризует точку пересечения прямой $q^2 = \frac{a}{2b}(X_c - X) = \frac{aX_c}{2b} - \frac{a}{2b}X = \alpha - \beta X$ с осью абсцисс. Если модель (2) корректна, то при $X = 0$ $q^2 = 1$ и $\alpha = \frac{a}{2b}X_c = 1$. В предельном случае, когда

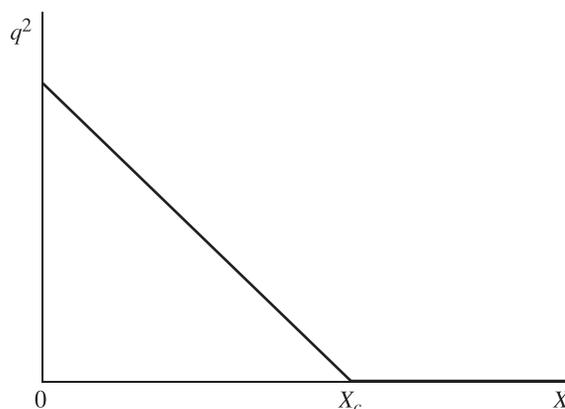


Рис. 1. Зависимость квадрата параметра порядка q деревьев нижнего яруса от величины управляющей переменной X .

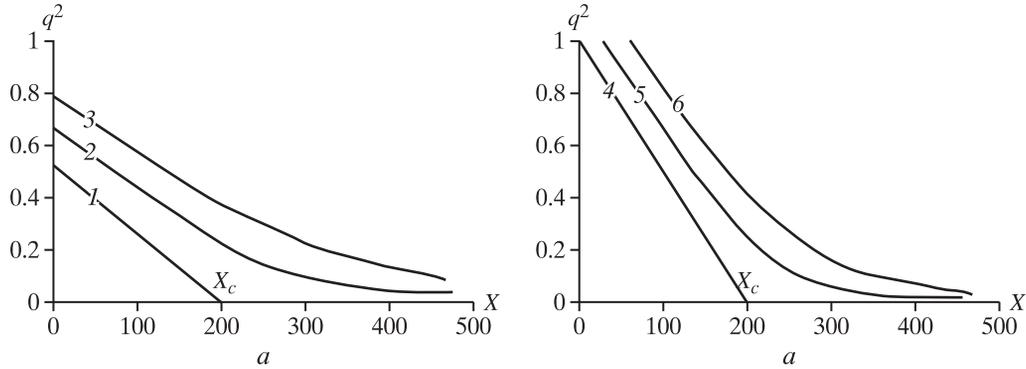


Рис. 2. Зависимость квадрата параметра порядка q деревьев нижнего яруса от величины управляющей переменной X при $X_c = 200$ и различных значениях внешних экологических факторов h ; а: $X_c < 2a/b = 400$, кривые 1, 2, 3 соответствуют значениям $h = 0$, $h/2a = 50$; $h/2a = 100$; б: $X_c = 2a/b = 200$, кривые 4, 5, 6 соответствуют значениям $h = 0$ т.е. уравнению (4), $h/2a = 30$; $h/2a = 60$.

при утрате верхнего яруса ($X = 0$) возобновление начинается с чисто лиственного насаждения ($q^2 = 1$), на параметры модели накладывается условие $\alpha = \frac{a}{2b}X_c = 1$.

Величину X , описывающую воздействие деревьев верхнего яруса на подрост нижнего яруса, можно определить различными способами: обратно пропорционально интенсивности света I , пропускаемого к деревьям второго яруса, или сумме S площадей проекций крон деревьев верхнего яруса, прямо пропорционально фитомассе M деревьев верхнего яруса или запасу V древесины верхнего яруса насаждения. Так как все эти показатели связаны между собой, то выбор управляющей переменной X будет зависеть от технического удобства измерения этих величин. Так как обычно при таксации древостоев дается оценка запаса древесины в насаждении, то далее в качестве управляющей переменной будем использовать величину V запаса древесины верхнего яруса и заменим в предыдущих формулах обобщенную управляющую переменную X на конкретную величину запаса V древесины.

Из уравнения (2) и рис. 1 видно, что в ситуации, когда верхний ярус отсутствует (например, сразу после гибели или сплошных рубок деревьев этого яруса), $V = 0$ и $q = 1$, т.е. одноярусное насаждение является чисто лиственным. Если же $V > V_c$ и деревья верхнего яруса в значительной степени перекрывают световые потоки к растениям во втором ярусе, то $q = 0$ и второй ярус формируется из деревьев хвойных пород. В промежуточном случае, когда $0 < q < 1$, будет формироваться смешанный второй ярус из деревьев хвойных и лиственных пород с преобладанием тех или иных в зависимости от близости величины V к критическому значению V_c .

Кроме управляющей переменной X , на сукцессионные процессы могут оказывать воздействия различные модифицирующие факторы: погодные (температура и осадки), почвенные (состав почвы и ее влажность), ландшафтные (крутизна и экспозиция склонов). Для описания воздействия таких внешних модифицирующих факторов в уравнение (2) следует добавить дополнительный член:

$$G = G_0 + a(X - X_c)q^2 + bq^4 - hq, \quad (5)$$

где h – интенсивность внешнего фактора.

Условие минимума функции экологического риска G для (5) выразится как

$$\frac{\partial G}{\partial q} = 2a(X - X_c)q + 4bq^3 - h = 0. \quad (6)$$

Как видно из (6), в этом случае решение $q = 0$ не реализуется. При наличии внешнего модифицирующего фактора даже при $X \gg X_c$ во втором ярусе насаждения будут встречаться деревья лиственных пород, и в зависимости от значений параметров уравнения (5) могут реализоваться различные соотношения между параметром порядка q и X . На рис. 2 в плоскости $\{X, q^2\}$ приведены примеры решения (6) для ряда значений параметров этого уравнения (6).

ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Для анализа сукцессионных процессов в лесных ценозах и верификации предложенной модели были использованы две серии натуральных данных: данные о ходе формирования елово-лиственных насаждений в Литве [6] и собственные данные С.А. Мочалова по динамике лесовозобновления после интенсивного ветровала на лесной территории Свердловской обл.

В ходе детальных исследований, посвященных смене пород в естественных насаждениях Литвы, были получены данные по составу, густоте, полноте, сомкнутости крон, размерам площадей питания и структуре лесных насаждений в процессе их формирования. В монографии [6] приведены данные систематических, повторяемых через 3–5 лет, обмеров деревьев на более чем 300 постоянных пробных площадях в пяти типах леса: черничных осинниках с елью, чернично-кисличных осинниках с елью, снытьевых осинниках с елью, чернично-кисличных березняках с елью, чернично-кисличных елово-осиновых. При изучении пробных площадей в 1952–1966 гг. было подвергнуто измерениям свыше 400 тыс. деревьев разного возраста с подробным описанием 12–15 их характерных признаков.

Данные по сукцессионной динамике лесовостановления в ситуации, когда лесные насаждения были уничтожены в результате ветровала, были использованы для верификации моделей начальных стадий сукцессии. Объектами исследований были поврежденные в результате ветровала лесные насаждения “Верхние Сергии” (Свердловская обл.).

На этой ветровальной площади произрастало смешанное насаждение средней производительности с преобладанием ели и пихты, причем еловый, и пихтовый древостой – абсолютно разновозрастные. Тип леса на опытных объектах – ельник крупнотравный. Состав насаждения: 4Е4П2Б, ед. С, Ива; средний возраст деревьев ели и пихты составлял 90 лет, сосны 80 лет.

В 1994 и 1995 гг. здесь произошло два ветровала, поваливших лес на площади 170.2 и 146.5 га. Учет структуры древостоев и подроста при последующем лесовозобновлении проводился один раз в год в июле–августе в 1994–2007 гг.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Формирование нижнего яруса в насаждениях в ходе сукцессии. Для расчетов зависимости между параметром порядка нижнего яруса и запасом фитомассы верхнего яруса нами использовались приведенные в [6] данные по запасу V ($\text{м}^3 \text{га}^{-1}$) стволовой древесины верхнего яруса и по числу деревьев всех пород во втором ярусе. Тогда параметр порядка вычислялся как отношение числа деревьев лиственных пород к общему числу деревьев второго яруса на пробной площади.

На рис. 3 отражена связь величин квадрата параметра порядка q второго яруса с запасом V древесины у деревьев верхнего яруса для чернич-

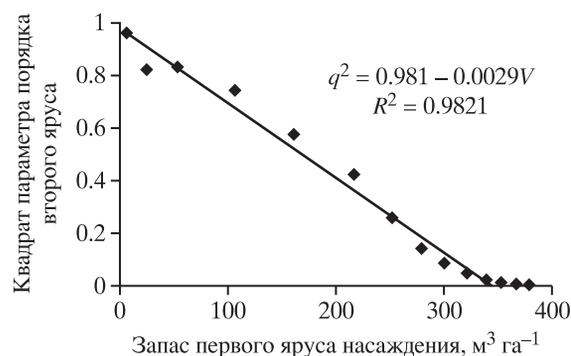


Рис. 3. Зависимость квадрата параметра порядка q^2 для второго яруса от запаса V древесины деревьев первого яруса (чернично-кисличные осинники с елью; данные [6]).

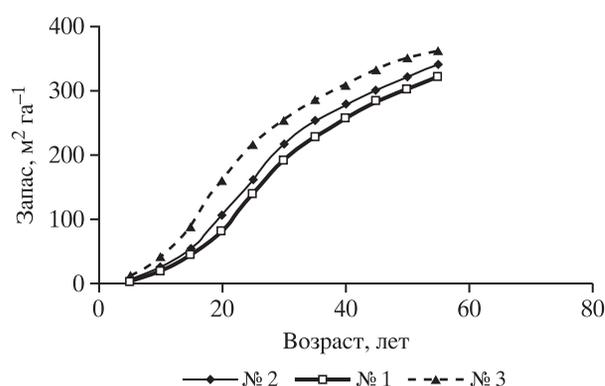


Рис. 4. Изменение запаса древесины верхнего яруса в насаждениях разных типов леса (№ 1–3 в табл. 1).

но-кисличных осинников с елью [6]. Как видно из рис. 3, зависимость величины q^2 нижнего яруса насаждения от запаса V верхнего яруса, вычисленная по натурным данным, хорошо согласуется с моделью (2) и аналогична модельному сплайну на рис. 1. Для использованных натурных данных критический запас V_c древесины верхнего яруса, характеризующий точку пересечения прямой $q^2 = \alpha - \beta V$ с осью абсцисс, составил $338 \text{ м}^3 \text{га}^{-1}$.

В табл. 1 приведены коэффициенты линейных регрессионных уравнений $q^2 = \alpha - \beta V$, вычисленные для ряда пробных площадей, данные по которым приведены в [6]. Видно, что на протяжении 60 лет, в течение которых происходил сукцессионный процесс, верхний ярус в изученных насаждениях формировался преимущественно из деревьев лиственных пород (их доля в насаждениях в среднем составляла около 90%), значительных изменений породного состава верхнего яруса не происходило, и сукцессионный процесс для верхнего яруса на этом этапе сводился лишь к увеличению в нем запаса древесины (рис. 4).

Таблица 1. Характеристики уравнений фазовых переходов при формировании второго яруса в древесных насаждениях

№ п/п	Тип насаждения	Доля деревьев лиственных пород/запас V древесины ($\text{м}^3 \text{га}^{-1}$) в верхнем ярусе		Коэффициенты/стандартные ошибки коэффициентов уравнения $q^2 = \alpha - \beta V$			
		Возраст, лет		α	β	R^2	V_c
		25	85				
1	Черничные осинники с елью	0.89/19	0.82/363	0.330/0.02	0.0010/0.0001	0.94	330
2	Чернично-кисличные осинники с елью	0.90/25	0.89/379	0.981/0.03	0.0029/0.00013	0.98	338
3	Снытьевые осинники с елью	0.88/40	0.91/365	1.035/0.04	0.0026/0.0001	0.97	398
4	Чернично-кисличные березняки с елью	0.90/24	0.87/320	0.892/0.03	0.0031/0.0002	0.98	288
5	Чернично-кисличные елово-осиновые	0.70/27	0.63/388	0.590/0.02	0.0016/0.0004	0.97	369
6	Снытьевые березняки с елью	0.94/163	0.90/50	0.850/0.03	0.0023/0.00033	0.94	370

Вместе с тем в этот период происходили значительные изменения параметра порядка для нижнего яруса, деревья лиственных пород во втором ярусе вытеснялись из насаждения, и $q \rightarrow 0$. Из табл. 1 видно, что для елово-лиственных насаждений, формирующихся в естественных условиях, зависимость величины q^2 нижнего яруса от запаса V верхнего яруса линейна ($R^2 > 0.94$), что согласуется с моделью (2).

Для части изученных типов леса значение α близко к 1, что хорошо согласуется с моделью (2). Однако для черничных осинников с елью (табл. 1), для которых связи между q^2 и V хорошо описываются с помощью линейного уравнения ($R^2 = 0.94$), величина $\alpha = 0.33$ значительно меньше 1. Исходя из анализа таксационных данных, можно предполо-

жить, что в этом случае нижний ярус формируется из деревьев двух возрастных классов, и при расчете параметра порядка нужно учитывать только деревья младшего возрастного класса. Связь между q^2 и V в данном случае соответствует случаю, отраженному на рис. 2 (кривая 1).

Отклонения от модели (2) наблюдаются также для снытьевых березняков с елью. В этом случае с увеличением запаса верхнего яруса квадрат параметра порядка перестает зависеть от значения запаса (рис. 5).

Подобная зависимость характерна для случая, когда на насаждение влияют внешние факторы (рис. 2, кривые 5 или 6). Характер связи между q^2 и V на рис. 5 может отражать ситуацию, когда, начиная с некоторой величины запаса древесины верхнего яруса $V_k \approx 160 \text{ м}^3 \text{га}^{-1}$, интенсивность воздействия верхнего яруса на сукцессионный процесс в нижнем ярусе остается постоянной, несмотря на то, что запас увеличивается. Такое возможно, например, в низкополнотных древостоях.

Изменение породного состава на начальном этапе лесовозобновления после ветровала. Такое критическое воздействие на древостой, как ветровал, с точки зрения модели фазового перехода, можно характеризовать как резкое уменьшение до нуля значения управляющего параметра X . В этом случае согласно (2) величина квадрата параметра порядка должна возрастать и в предельном случае стремиться к 1.

Конечно, до ветровала поврежденные насаждения не обследовались, но нужно иметь в виду, что после вывала деревьев верхнего яруса деревья нижнего яруса в основном сохранились и,

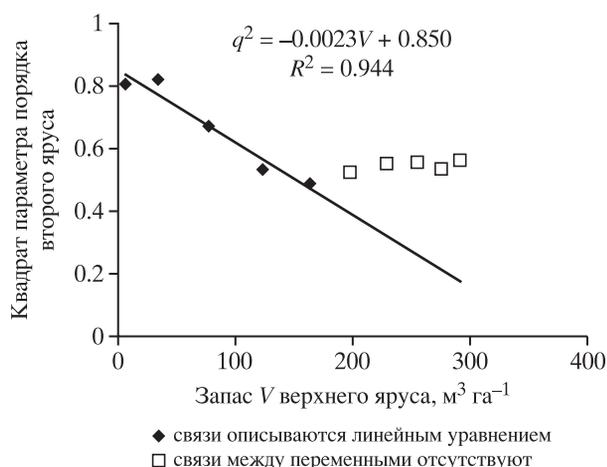


Рис. 5. Связь квадрата параметра порядка q^2 нижнего яруса с запасом V древесины верхнего яруса (снытьевые березняки с елью; данные [6]).

очевидно, значение параметра порядка в следующем после ветровала году должно быть близко к значению параметра порядка биоценоза в “доветровальном” состоянии. Кроме того, параметр порядка в контрольном не поврежденном ветровалом насаждении не должен сильно измениться за 12 лет измерений.

Данные учетов на изучавшихся пробных площадях сведены в табл. 2. Из этих данных видно, что в 1995 г. значения параметра порядка на разных пробных площадях колебались в пределах 0.40–0.65. После ветровала в течение 12 лет на пробных площадях №№ 1–3 значение параметра порядка выросло примерно в 1.3–1.8 раза, то есть на этих пробных площадях выросли новые деревья лиственных пород. На контрольной пробной площади, где число деревьев и другие таксационные показатели существенно не изменились, величина параметра порядка значимо не изменилась ($\Delta q \sim 1$).

Как видно из табл. 2, чем больше было значение параметра порядка q_0 в насаждении перед ветровалом, тем меньше величина q изменяется в течение 12 лет после ветровала. Однако во всех случаях значение $\Delta q > 1$ и доля лиственных в восстанавливаемых насаждениях, где $X = 0$, значимо возрастает. И только для контрольного неповрежденного насаждения различия параметров порядка в начале и конце периода наблюдений оказываются незначимыми.

Заключение. Проведенный анализ показал, что модели (2) и (5), основанные на представлении сукцессионного процесса как фазового перехода, согласуются с натурными данными. Модель позволяет количественно описать чрезвычайно распространенный в таежных лесах процесс смены пород в одновозрастном насаждении. Параметры модели, такие как критический запас древесины верхнего яруса V_c и коэффициент $a/2b$ регрессионного уравнения (4), могут быть вычислены по данным таксации и использованы для прогнозных расчетов возрастной динамики бореальных лесов.

При дальнейшем развитии предложенной модели представление климатических и ландшафтных факторов как экологических полей может быть использовано при объяснении и прогнозировании направленности сукцессионных процессов.

Предложенная модель является статической и не включает время в качестве переменной модели. К сожалению, для динамических моделей фазовых переходов принцип универсальности не выполняется [13], и невозможно ввести общую

Таблица 2. Изменения параметра порядка после ветровала

Пробная площадь	Год, параметр порядка		$\Delta q = q_k / q_0$
	1995, q_0	2007, q_k	
1	0.43	0.61	1.42
2	0.64	0.81	1.27
3	0.39	0.71	1.82
4 (контроль)	0.52	0.58	1.11

модель, описывающую динамику фазовых переходов.

Конечно, использование статических моделей приводит к потере информации о динамике сукцессии. Но, с другой стороны, большие характерные времена сукцессионных процессов в лесу все равно не позволяют проследить за временной динамикой сукцессии в конкретном насаждении. Статический подход в такой ситуации позволяет использовать для анализа сукцессионных процессов натурные данные, полученные для разных насаждений, находящихся на различных этапах сукцессии.

Безусловно, предложенную модель смены пород в возрастном цикле лесных насаждений следует рассматривать как описание лишь одного из этапов сукцессии. Описание сукцессионного процесса как фазового перехода второго рода должно быть дополнено моделями, описывающими как начальные этапы сукцессии, характеризующиеся конкуренцией древесных и травянистых растений, так переход насаждения в климаксовое состояние, когда функция плотности распределения деревьев по текущим возрастам существенно уширяется, а в пространственной структуре биоценоза можно выделить гэпы – локальные участки леса, однородные по породе и возрасту растущих в них деревьев [19, 33].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бузыкин А.И. Леса Среднего Приангарья. Новосибирск: Наука, 1977. 264 с.
2. Бузыкин А.И., Хлебопрос Р.Г. Формирование и смена поколений хвойных // Пространственно-временная структура лесных биоценозов. Новосибирск: Наука, 1981. С. 3–13.
3. Вацук Л.Н., Швиденко А.З. Динамика лесных пространств Иркутской области. Иркутск: Иркутская областная типография № 1, 2006. 392 с.
4. Исаев А.С., Суховольский В.Г., Бузыкин А.И., Овчинникова Т.М. Сукцессии в лесных ценозах: мо-

- дель фазового перехода второго рода // Журн. общей биологии. 2009. Т. 70. № 6. С. 451–458.
5. *Исаев А.С., Суховольский В.Г., Овчинникова Т.М.* Феноменологические модели роста лесных насаждений // Журн. общей биологии. 2008. Т. 69. № 1. С. 3–9.
 6. *Кайрюкитис Л.* Научные основы формирования высокопродуктивных елово-лиственных насаждений. М.: Лесн. пром-сть, 1969. 208 с.
 7. *Ландау Л.Д.* К теории фазовых переходов // Журнал экспериментальной и теоретической физики. 1937. Т. 7. С. 19.
 8. *Ландау Л.Д., Лифшиц Е.М.* Статистическая физика. М.: Наука, 1964. 567 с.
 9. *Логофет Д.О.* Марковские цепи как модели сукцессии // Лесоведение. 2010. № 2. С. 46–52.
 10. *Логофет Д.О., Денисенко Е.А., Голубятников Л.Л.* Сукцессии в лесостепи в условиях изменения климата: модельный подход // Журн. общей биологии. 2005. Т. 66. № 2. С. 136–145.
 11. *Назимова Д.И., Ноженкова Л.Ф., Андреева Н.М., Поликарпов Н.П.* Прогнозирование трансформации лесного покрова Сибири по информационным био-климатическим моделям // Сиб. экол. журн. 2002. № 4. С. 385–394.
 12. *Паташинский А.З., Покровский В.Л.* Метод ренорм-группы в теории фазовых переходов // Успехи физических наук. 1977. Т. 121. Вып. 1. С. 55–95.
 13. *Паташинский А.З., Покровский В.Л.* Флуктуационная теория фазовых переходов. М.: Наука, 1982. 382 с.
 14. *Рыжкова В.А., Корец М.А., Черкашин В.П.* Оценка современного состояния, восстановительной динамики и биоразнообразия лесных экосистем на основе ГИС // Сиб. экол. журн. 2004. № 5. С. 715–724.
 15. *Суховольский В.Г.* Экономика живого. Новосибирск: Наука, 2004. 140 с.
 16. *Фарбер С.К.* Формирование древостоев Восточной Сибири. Новосибирск: Наука, 2000. 432 с.
 17. *Чебакова Н.М., Парфенова Е.И.* Прогноз продвижения границ леса при изменении климата к концу 20-го века в Средней Сибири // Вычислительные технологии. 2006. Т. 11. Ч. 3. С. 77–86.
 18. *Bak P., Chen K.* A forest-fire model and some thoughts on turbulence // Phys. Lett. A. 1990. V. 147. P. 297–300.
 19. *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.
 20. *Brown D.G., Page S., Riolo R., Zellner M., Rand W.* Path dependence and the validation of agent-based spatial models of land use // Int. J. Geogr. Inf. Sci. 2005. V. 19. P. 153–174.
 21. *Bugmann H.* Sensitivity of forests in the European Alps to future climatic change // Clim. Change. 2007. V. 8. P. 35–44.
 22. *Carmel Y., Kadmon R., Nirel R.* Spatiotemporal predictive models of Mediterranean vegetation dynamics // Ecol. Appl. 2001. V. 11. P. 268–280.
 23. *Guisan A., Thuiller W.* Predicting species distribution: offering more than simple habitat models // Ecol. Lett. 2005. V. 8. P. 993–1009.
 24. *Guisan A., Zimmermann N.E.* Predictive habitat distribution models in ecology // Ecol. Model. 2000. V. 135. P. 147–186.
 25. *He H.S., Mladenoff D.J., Crow T.R.* Linking an ecological model and a landscape model to study forest species response to climate warming // Ecol. Model. 1999. V. 114. P. 213–233.
 26. *Lafon C.W.* Ice-storm disturbance and long-term forest dynamics in the Adirondack Mountains // J. Veg. Sci. 2004. V. 15. P. 267–276.
 27. *Li B.L.* A theoretical framework of ecological phase transition for characterizing tree-grass dynamics // Acta biotheoretica. 2002. V. 50. P. 141–154.
 28. *Loehle C., Li B.L., Sundell R.C.* Forest spread and phase transitions at forest-prairie ecotones in Kansas, USA // Landscape Ecology. 1996. V. 11. P. 225–235.
 29. *Miller C., Urban D.L.* A model of surface fire, climate and forest pattern in the Sierra Nevada, California // Ecol. Model. 1999. V. 114. P. 113–135.
 30. *Millington J.D.A., Perry G.L.W., Malamud B.D.* Models, data and mechanisms: quantifying wildfire regimes // Fractal Analysis for Natural Hazards. Geological Society London, Special Publications. 2006. P. 155–167.
 31. *Perry G.L.W., Millington J.D.A.* Spatial modelling of succession-disturbance dynamics in forest ecosystems: Concepts and examples // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. 2008. V. 9. P. 191–210.
 32. *Roy M., Pascual M., Levin S.A.* Competitive coexistence in a dynamic landscape // Theor. Popul. Biol. 2004. V. 66. P. 341–353.
 33. *Shugart H.H.* Terrestrial Ecosystems in Changing Environments (Cambridge Studies in Ecology). Cambridge: Cambridge University Press, 1998. 537 p.
 34. *Shugart H.H.* Forest gap models // Encyclopedia of Global Environmental Change. 2002. V. II. The Earth System: Biological and Ecological Dimensions of Global Environmental. P. 316–323.
 35. *Shvidenko A.* Disturbances in Boreal Forests // The Role of Boreal Forests and Forestry in the Global Carbon Budget. Proc. VIIIth Int. Conf. IBFRA. May 8–12, 2000, Edmonton, Alberta, Canada. USA, Duluth, 2000. P. 216–227.
 36. *Sole R.V., Manrubia S.C.* Self-similarity in rain forests: evidence for a critical state // Phys. Rev. E 51. 1995. P. 6250–6253.
 37. *Yemshanov D., Perera A.H.* A spatially explicit stochastic model to simulate boreal forest cover transitions: general structure and properties // Ecol. Model. 2002. V. 150. P. 189–209.

Succession Processes in Forest Cenoses: A Second-Order Phase Transition Model

**A. S. Isaev, V. G. Soukhovolsky, T. M. Ovchinnikova, S. A. Mochalov,
D. I. Sotnichenko**

A model of second-order transition is proposed to describe species succession in forest stands. The variables of the model are introduced, and model equations are proposed to describe the process of changes in the species composition of forest stands. The analysis performed showed that the model based on the consideration of succession process as a phase transition was in agreement with the field data. The model permits to quantify succession process in even-aged boreal forests. Parameters of the model are shown to be calculated according to inventory data and used for the prediction of age dynamics of forests.

Forest cenoses, successions, phase transition, models