

ОРИГИНАЛЬНЫЕ  
СТАТЬИ

УДК 630\*991+631

МОДЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА СКОРОСТЕЙ СУКЦЕССИЙ  
ПО ДАННЫМ ЛЕСОУСТРОЙСТВА

© 2012 г. М. Д. Корзухин<sup>1</sup>, Г. Н. Коровин<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Институт глобального климата и экологии Росгидромета и РАН  
107258 Москва, ул. Глебовская, 20Б  
E-mail: mdkorz@comtv.ru

<sup>2</sup> Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН  
117997 Москва, ул. Профсоюзная, 84/32  
Поступила в редакцию 13.04.2012 г.

В работе сформулированы несколько простых моделей сукцессионных процессов в лесных экосистемах – динамики породного состава древостоев и смены преобладающих пород. Приведены примеры численного приложения моделей на примере данных лесоустройства о породно-возрастной структуре лесов Вологодской обл. за 1988 г.

*Сукцессия, моделирование, нахождение скорости сукцессии.*

Сукцессии, т.е. процессы смены пород в ходе динамики лесных экосистем, радикально важны для определения породного состава смешанных насаждений на разных стадиях их развития. В то же время скорости сукцессионных переходов являются одними из наиболее трудно определяемых параметров. Кроме того, само их определение, а затем нахождение сильно зависит от принятой модели сукцессии.

Предложенные в литературе два основных типа моделей описывают сукцессии с разной степенью детализации структуры насаждений (обзор типов моделей см. в [8, 9]). Так называемые модели индивидуального дерева (*individual-tree models*) применительно к многовидовым насаждениям впервые предложены в [5] и интенсивно применяются до сих пор. Мировая библиография насчитывает много десятков работ; из немногочисленных отечественных работ приведем [3] и близкую к *individual-tree model* модель [4]. Модели описывают насаждение на уровне отдельных деревьев и потенциально пригодны для решения любых динамических задач, будь то динамика численности деревьев, запаса или площадей на ландшафтном уровне рассмотрения. Собственно скорости сукцессий как входные параметры не используются, напротив, они получаются как результат счета. Однако, чтобы реализовать высокие достоинства этого подхода, требуется,

во-первых, знание некоторого числа морфометрических, экофизиологических и экологических зависимостей для каждой породы, и во-вторых, если говорить о практических приложениях на территории России, тщательная привязка к российским лесоустроительным данным (чего до сих пор не сделано).

Другой тип моделей описывает динамику площадей, занятых лесными породами (в англоязычной литературе *landscape models*) и соответственно использует другой тип входных данных. Если описывается общая породно-возрастная динамика площадей, запасов, пустующих лесных земель и внешние воздействия на экосистему, то мы получаем сравнительно большую модельную конструкцию (например, [1, 7]). В упрощенном варианте описываются только площади, занятые преобладающими породами. В литературе такие модели сравнительно распространены и часто называются *марковскими*, имея в виду вероятностную интерпретацию сукцессионных переходов [2]. Для наших целей эта интерпретация представляется излишней. Общее динамическое уравнение цепи Маркова

$$X(t+1) = X(t) \cdot P, \quad (1)$$

где  $X(t)$  – вектор долей площадей, занятых породами,  $P$  – матрица удельных скоростей перехо-

дов, вполне достаточно понимать как описывающее детерминированную динамику: за один шаг по времени доля  $p_{kk}X_k$  площади, занятой породой  $k$ , переходит в площади, занятые породами 1, 2, ... (кроме породы  $k$ ), распределяясь в заданных пропорциях  $p_{km}$ . Для прикладников эта интерпретация более доступна, а весь формализм, связанный с уравнением (1), остается в силе и может быть применен математиками.

В настоящей работе предлагается несколько простейших моделей близкого типа для двух и трех переменных (пород), результаты расчетов по которым могут быть использованы в общей модели динамики породно-возрастной структуры лесов. Параметры моделей найдены привязкой к натурным данным.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

**Объект исследования.** Использовались данные лесоустройства в Вологодской обл. за 1988 г. Расчет ведется в разрезе семи типов лесорастительных условий местопроизрастания, в которых происходит смена производных (лиственных) пород коренными (хвойными) породами (табл. 1–3). Анализ системы упрощается из-за небольшого числа участвующих пород (от двух до пяти).

**Модель сукцессионных переходов в древостоях.** В качестве первого шага анализа рассмотрим данные, подразделенные по типам условий местопроизрастания и группам пород – лиственным ( $D$ ) и хвойным ( $C$ ). Задача состоит в анализе лиственно-хвойной сукцессии

$$\text{лиственные} \rightarrow \text{хвойные} \quad (2)$$

путем количественного (модельного) описания и радикально облегчается тем, что мы почти исключительно имеем дело с близкими к одновозрастными насаждениями, возникшими после рубок.

Необходимо понимание типа первичных данных. Территория, занятая каждым типом условий местопроизрастания, имеет мозаичное строение и состоит из большого числа элементарных единиц – таксационных выделов, которые внутри себя считаются экологически однородными (в лесах Вологодской обл. порядка  $6 \cdot 10^5$  выделов при средней площади выдела около 10 га).

Выделение групп пород и отдельных пород производится с использованием разных критериев. Группа пород (“хвойные” или “лиственные”) в выделе считается *доминирующей*, если ее запас  $V$  превышает пороговое значение  $V_{crit} = 0.5$ . Конкретная порода в доминирующей группе и,

соответственно, в выделе считается *преобладающей*, если ее запас среди всех пород группы максимален (используются градации запаса от 1 до 10).

Анализ ведется в предположении, что изучаемая система находится в равновесии, и это обязательная гипотеза при наличии только однократного наблюдения. Тогда наблюдаемые распределения запасов  $V$  и площадей  $S$  по возрасту  $\tau$

$$V_D(\tau), S_D(\tau), V_C(\tau), S_C(\tau)$$

могут быть отождествлены с траекториями развития запасов и площадей во времени  $t$ :

$$V_D(t), S_D(t), V_C(t), S_C(t).$$

Запасы и площади находятся как соответствующие суммы по всем выделам  $k$ :

$$V_D(t) = \sum v_{kD}(t), S_D(t) = \sum s_{kD}(t), V_C(t) = \sum v_{kC}(t), \\ S_C(t) = \sum s_{kC}(t).$$

Площади выделов остаются постоянными:

$$s_k = s_{kC}(t), s_{kD}(t) = \text{const} \leq 1,$$

а полная площадь, соответствующая типу условий местопроизрастания, принимается нормированной на 1:

$$S = S_D(t) + S_C(t) = \sum s_k = 1.$$

Рассмотрим вырожденный случай, когда все таксационные выделы строго одинаковы по начальным и экологическим условиям. Тогда динамика развития леса, в частности ход сукцессии  $D \rightarrow C$  будет одинакова в каждом выделе, в том числе одинаковым будет время достижения критического значения запаса  $V_{crit}$ ; обозначим это время через  $t_{crit}$ . В этом случае траектории площадей  $S_D(t)$  и  $S_C(t)$  должны иметь ступенчатый вид (рис. 1).

Непосредственное сопоставление наблюдаемой динамики площадей (см. далее рис. 4) с динамикой площадей на рис. 1 говорит о том, что реальная ситуация далека от рассмотренного вырожденного случая “ступенчатой” динамики. Единственным возможным объяснением различий представляется неоднородность территории, т.е. различия между выделами по начальному породному составу и экологическим параметрам, что приводит к различиям в величинах  $t_{crit}$ . Примем это в качестве рабочей гипотезы и проследим ее последствия.

Введем долю площади территории, занятой всеми выделами с величиной  $t_{crit} = t_{critm}$ , где

**Таблица 1.** Распределения покрытой лесом площади по преобладающим породам для брусничного, кисличного и черничного типов условий местообитания (ТУМ), %

Возраст	ТУМ											
	брусничный				кисличный				черничный			
	сосна	ель	бе- реза	прочие лист- венные	сосна	ель	бе- рёза	прочие лист- венные	сосна	ель	бе- реза	прочие лист- венные
10	56.30	2.12	39.69	1.89	0.27	5.64	39.69	54.40	0.77	8.52	70.86	19.85
20	50.40	4.16	39.83	5.52	0.96	8.89	47.41	42.74	2.80	17.85	62.78	16.57
30	71.01	4.64	21.03	3.32	1.53	7.48	59.56	31.43	4.99	25.66	59.51	9.84
40	85.67	1.16	13.02	0.14	2.95	6.12	71.11	19.83	8.41	23.49	62.17	5.93
50	88.70	0.51	9.96	0.83	7.66	4.28	66.36	21.70	14.04	13.08	66.72	6.16
60	93.57	0.42	5.95	0.06	8.38	4.02	69.52	8.09	16.53	9.49	67.63	6.35
70	94.56	0.28	4.80	0.36	6.92	5.26	76.10	11.71	13.63	13.36	68.79	4.22
80	97.57	0.27	1.91	0.24	7.73	12.92	59.32	20.03	18.59	25.49	48.29	7.62
90	97.69	1.16	0.71	0.44	14.02	25.67	30.17	30.14	18.80	42.79	22.69	15.72
100	97.41	1.43	0.41	0.75	18.11	23.62	15.96	42.31	20.49	34.51	15.46	29.54
110	98.47	0.71	0.41	0.42	22.55	44.01	6.43	27.01	18.11	67.17	3.66	11.07
120	95.21	3.98	0.80	0	15.54	43.34	6.43	34.70	15.24	63.48	5.76	15.52
130	97.10	2.90	0	0	16.26	65.88	1.00	16.86	13.41	80.26	1.86	4.47
140	88.59	11.41	0	0	10.50	73.31	2.11	14.07	8.63	88.96	0.45	1.96
150	84.23	13.78	1.99	0	10.64	87.16	0.87	1.33	6.96	91.89	0.38	0.77
160	98.52	1.48	0	0	26.02	71.78	0	2.19	4.48	95.06	0.14	0.32
170	88.72	11.28	0	0	5.58	94.42	0	0	4.36	95.35	0.29	0
180	92.92	7.08	0	0	9.06	90.94	0	0	4.65	95.14	0.01	0.20
190	100	0	0	0	0	100	0	0	4.44	95.26	0.30	0
200	–	–	–	–	2.80	97.20	0	0	5.38	94.62	0	0
210	–	–	–	–	0	100	0	0	0.64	99.36	0	0
220	–	–	–	–	–	–	–	–	0.69	99.31	0	0
230	–	–	–	–	–	–	–	–	4.91	95.09	0	0
240	–	–	–	–	–	–	–	–	0	100	0	0

Примечание. В табл. 1–3 группа “прочие лиственные” включает в себя все лиственные, кроме березы. Значения площадей в каждом возрасте нормированы на 100.

$m$  равно тому возрасту выдела, в котором запас хвойных достигает значения  $V_{crit}$ . Обозначим эту долю через  $\sigma_m$ . По определению,

$$\sigma_m = \sum s_{km}, \quad \sum \sigma_m = 1,$$

где  $s_{km}$  – площадь выдела, у которого  $t_{crit} = t_{crit m}$ . Для иллюстрации приводим динамику запасов хвойной породы для выделов с четырьмя разными  $t_{crit m}$  (рис. 2).

Из этих предварительных соображений ясно, что форма кривых запасов и площадей,  $V_D(t)$ ,  $S_D(t)$ ,  $V_C(t)$ ,  $S_C(t)$ , определяется распределением долей территории по величине  $t_{crit}$  – функцией  $\sigma_m$  (примеры для случая непрерывных распределений  $\sigma(t_{crit})$  приведены на рис. 3, а, б). Заметим, что в рамках предложенного подхода распреде-

ление  $\sigma$  по  $t_{crit}$  получается дифференцированием кривой  $S_C(t)$ .

Один из выводов состоит в том, что не следует априори ожидать, что динамика суммарной (наблюдаемой) доли хвойной породы  $S_C(t)$  для разных типов условий местопроизрастания будет описываться одной эмпирической кривой (например, обратной экспонентой или логистической кривой). Более вероятна ситуация своего распределения  $\sigma_m$  для каждого типа.

**Рассмотрение эмпирического материала.** Если визуально сгладить немонотонный ход эмпирических кривых  $S_C(t)$  (рис. 4), то, по-видимому, их распределения  $\sigma(t_{crit})$  принадлежат к двум типам условий местопроизрастания: *лишайниковый* (рис. 4, а), *брусничный* (рис. 4, б) и *сфагно-*

**Таблица 2.** Распределение покрытой лесом площади по преобладающим породам для долгомошного, торфяно-болотного и сфагнового типов условий местообитания (ТУМ), %

Возраст	ТУМ											
	долгомошный				торфяно-болотный				сфагновый			
	сосна	ель	береза	прочие лист- венные	сосна	ель	береза	прочие лист- венные	сосна	ель	береза	прочие лиственные
10	5.48	6.08	87.98	0.46	4.65	1.73	81.47	12.15	36.23	0	63.77	0
20	12.00	15.10	71.90	0.80	7.71	6.87	74.25	11.17	73.54	1.66	24.67	0.14
30	17.18	26.09	55.94	0.69	13.03	21.61	55.16	10.20	88.71	2.71	8.58	0
40	29.41	21.97	47.73	0.63	26.47	12.18	54.87	6.48	90.27	1.66	8.07	0
50	34.84	11.95	52.94	0.22	20.49	3.73	70.47	5.31	89.53	0.65	9.82	0
60	42.71	8.89	47.61	0.56	16.58	3.43	66.14	13.85	92.85	0.40	6.74	0.01
70	42.44	11.75	44.98	0.45	14.96	4.58	71.23	9.24	93.99	0.47	5.54	0
80	51.27	17.28	31.36	0.09	27.83	9.72	56.04	6.41	94.84	1.60	3.55	0
90	49.89	32.89	17.08	0.15	37.67	17.41	42.12	2.80	96.08	1.48	2.45	0
100	57.26	27.20	15.46	0.07	34.52	15.01	47.87	2.60	95.29	2.30	2.41	0
110	39.55	57.59	2.82	0.03	44.58	42.08	13.08	0.25	96.32	2.97	0.71	0
120	32.91	65.25	1.72	0.11	44.84	48.39	6.55	0.22	95.32	3.75	0.93	0
130	26.23	72.99	0.78	0	41.33	54.32	4.32	0.03	95.24	4.14	0.62	0
140	20.99	78.08	0.90	0.03	36.98	61.18	1.85	0	91.50	8.28	0.22	0
150	18.92	80.80	0.28	0	40.38	58.57	1.04	0.01	91.25	8.63	0.12	0
160	16.70	83.17	0.13	0	42.50	56.87	0.63	0	92.03	7.86	0.11	0
170	14.07	85.80	0.13	0	40.72	58.53	0.75	0	90.48	9.38	0.14	0
180	23.16	76.78	0.06	0	52.14	47.56	0.30	0	95.60	4.30	0.10	0
190	39.31	60.69	0	0	66.00	33.79	0.22	0	94.85	5.15	0	0
200	33.26	66.74	0	0	90.13	9.87	0	0	97.99	2.01	0	0
210	70.05	29.95	0	0	94.33	5.67	0	0	97.05	2.87	0.08	0
220	49.39	50.61	0	0	84.94	15.06	0	0	100	0	0	0
230	50.00	50.00	0	0	96.73	3.27	0	0	94.62	5.38	0	0
240	100	0	0	0	91.67	8.33	0	0	100	0	0	0
250	-	-	-	-	100	0	0	0	-	-	-	-
260	-	-	-	-	74.07	25.93	0	0	-	-	-	-

вый (не показан) имеют “экспоненциальный” тип (качественно изображенный на рис. 3, а), а кисличный (рис. 4, в), черничный (рис. 4, з), долгомошный (не показан) и торфяно-болотный (не показан) – “гауссовый” тип (качественно изображенный на рис. 3, б).

Если принять эту классификацию эмпирических кривых, то при количественном описании (моделировании) траекторий  $S_C(t)$  следует использовать две разные эмпирические функции. Простейшая для “экспоненциального” типа – сама экспонента

$$S_C(t) = 1 - (1 - \beta)\exp(-\alpha t). \quad (3)$$

Параметрами подгонки являются  $\alpha$  (может быть интерпретирована как “удельная скорость сукцессии”, имеет размерность год<sup>-1</sup>) и  $\beta$  – начальное значение траектории  $S_C(0)$ .

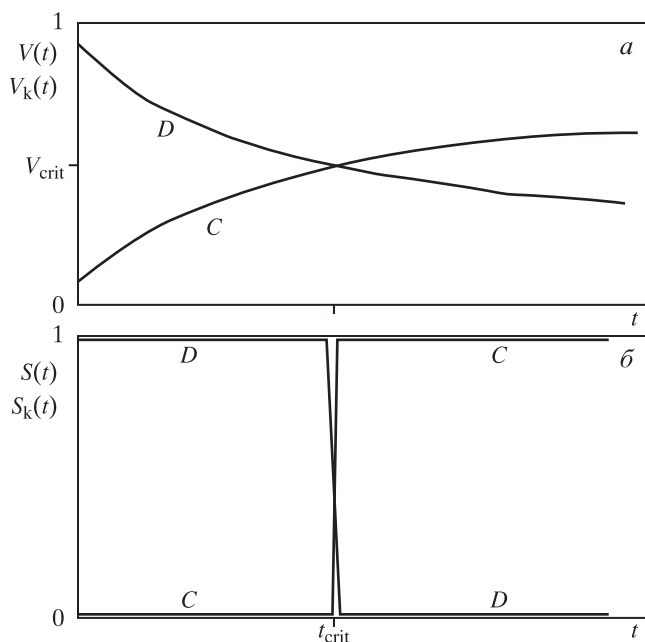
Для “гауссового” типа подходит собственно нормальное распределение или вычислительно более простая логистическая функция, дающая качественно подобный результат:

$$S_C(t) = \frac{1}{1 + \left(\frac{1}{S_{C0}} - 1\right)e^{-\alpha t}}. \quad (4)$$

Интерпретируя кривые  $S_C(t)$  как функции распределения по величине  $t_{crit}$ , мы отходим от описания этих кривых как траекторий долей пород, полученных в ходе сукцессионной динамики, что было бы естественно для единичного выдела или

**Таблица 3.** Распределения покрытой лесом площади по преобладающим породам для лишайникового типа условий местообитания, %

Возраст	Сосна	Ель	Береза	Прочие лиственные
10	95.40	0	4.60	0
20	100	0	0	0
30	99.26	0	0.74	0
40	99.63	0	0.37	0
50	100	0	0	0
60	100	0	0	0
70	100	0	0	0
80	100	0	0	0
90	99.71	0.29	0	0
100	100	0	0	0
110	99.29	0	0.71	0
120	100	0	0	0



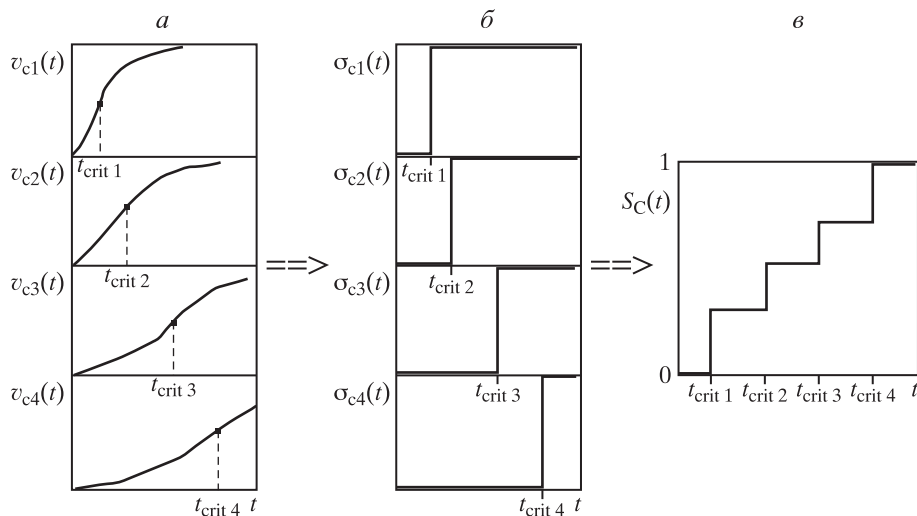
**Рис. 1.** Динамика суммарных запасов  $V$  (а) и площадей  $S$  (б) двух групп пород (D, C) для случая одинаковых выделов.

насаждения. “Удельная скорость сукцессии”  $\alpha$  в формулах (3–4) это фактически “удельная скорость обобщенной сукцессии”, или “удельная скорость мета-сукцессии”. Соответственно, параметры кривых функций распределения уже не имеют прямой динамической интерпретации, которая применима, например, к простейшему переходу (2) площади лиственной породы (или группы пород) в площадь хвойной

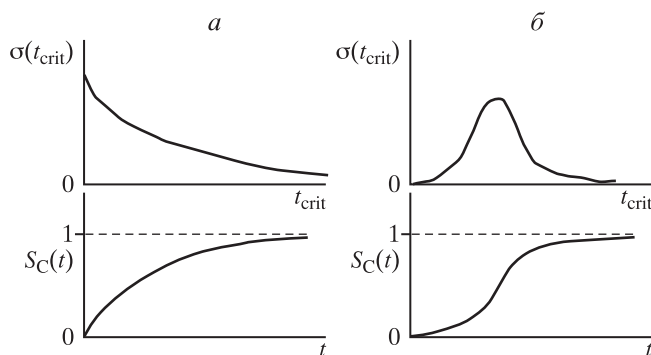
$$\frac{dS_D}{dt} = -\alpha S_D, \quad \frac{dS_C}{dt} = +\alpha S_D, \quad (5)$$

где параметр  $\alpha$  имеет размерность год<sup>-1</sup> и прямо интерпретируется как удельная скорость перехода. Однако, имея в виду использование результатов анализа для описания суммарной динамики большого числа выделов с помощью общепринятых динамических моделей (а не тех или иных функций распределения), удобно описывать эмпирические кривые динамическими уравнениями, в которых слагаемые по-прежнему интерпретируются как описывающие элементарные сукцессионные переходы. Отсюда, в частности, следует, что для описания динамики типа изображенной на рис. 4, б естественно применить систему двух логистических уравнений, обобщающую систему (5)

$$\frac{dS_D}{dt} = -\alpha S_D(1 - S_D), \quad \frac{dS_C}{dt} = +\alpha S_D(1 - S_D) \quad (6)$$



**Рис. 2.** Динамика запасов  $v$  (а), площадей  $\sigma$  (б) для четырех групп однородных выделов, достигающих критического значения  $V_{crit} = 0.5$  (■) в возрастах  $t_{crit m}$ , и результирующей суммарной доли хвойной породы  $S_C(t)$  (в).



**Рис. 3.** Экспоненциальное (а) распределение площади территории по  $t_{crit}$  ведет к обратно-экспоненциальной динамике суммарной (наблюдаемой) доли хвойной породы  $S_C(t)$ ; “гауссово” (колоколообразное) (б) распределение ведет к “сигмоидальной” динамике суммарной доли.

и имеющую решение (4). Интерпретация вида уравнений (6) такова: удельная скорость сукцессии (2),  $\alpha(1 - S_D)$ , линейно зависит от доли лиственной породы; в начале сукцессии, когда  $S_D$  велико, скорость перехода в хвойные мала из-за медленного накопления ели под пологом лиственных пород. Затем происходит выход ели в первый ярус полога и преобладание по запасу; этот процесс соответствует уменьшению  $S_D$  и увеличению скорости перехода в (2). В некотором приближении эта ситуация может интерпретироваться как “двухстадийная” или “двухскоростная” сукцессия.

**Примеры расчетов – двухкомпонентные модели.** Здесь и далее траектории искали для дискретных аналогов выписанных дифференци-

альных уравнений с шагом по времени 1 год. За начальный момент времени взят возраст  $t_0 = 10$  лет. Численные результаты даны в таблицах 4 и 5. В табл. 4 для удобства приведены времена ( $t_{0,1}$ ) 10-кратного уменьшения доли лиственной породы, которые можно признать за характерное время сукцессионного перехода (2). Напомним, что для логистической модели параметр  $\alpha$  уже не является точной “удельной скоростью сукцессии” (но близок к ней для малых значений  $S_D$ ); время, аналогичное найденному выше  $t_{0,1}$ , указано быть не может, так как в этом случае оно зависит от начальных условий.

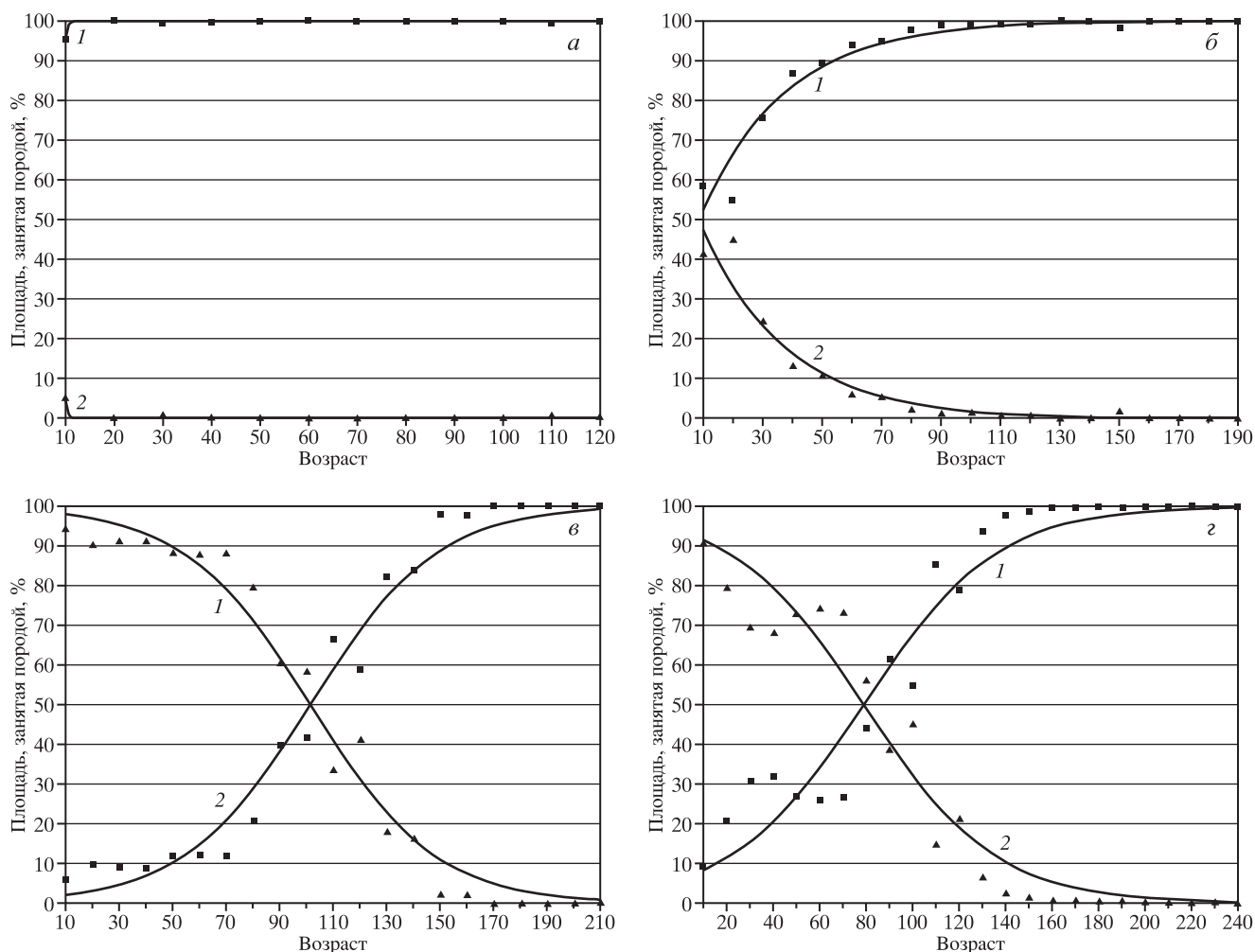
Из обчисленных семи типов условий местопрорастания мы для иллюстрации выбрали четыре, имеющие “чистый тип” динамики, наиболее интересный для интерпретации (рис.4, а–г).

**Возможные обобщения – трехкомпонентные модели.** Две описанные модели могут служить элементарными блоками для многочисленных построений при описании более сложных случаев, из которых без дальнейшего анализа приведем несколько примеров для случая трехвидовых систем. Все уравнения интегрируются формульно.

Поскольку каждая группа пород состоит из нескольких видов, возможны различные варианты разбивки групп на подгруппы и виды.

А. Группа “хвойные” разделена на ель и сосну, группа “лиственные” взята как целое. Соответственно, рассматривались сукцессионные переходы

лиственные  $\rightarrow$  ель, лиственные  $\rightarrow$  сосна  
 $\alpha_1$   $\alpha_2$



**Рис. 4.** Динамика наблюдаемых долей групп хвойных (■) и лиственных (▲) пород для Вологодской обл. (данные лесоустройства за 1988 г.) для четырех типов условий произрастания и соответствующие расчетные кривые (1, 2), найденные по двум динамическим моделям; экспоненциальная модель (5) – типы условий местопроизрастания лишайниковый (а) и брусничный (б); логистическая модель (6) – типы кисличный (в) и черничный (г).

( $\alpha_1, \alpha_2$  – константы скорости перехода). Если применить логистическую модель, то динамические уравнения имеют вид ( $\alpha_0 = \alpha_1 + \alpha_2$ ):

$$\begin{aligned}
 \text{(ель)} \quad & \frac{dp}{dt} = +\alpha_1 r(1-r); \\
 \text{(сосна)} \quad & \frac{dq}{dt} = +\alpha_2 r(1-r); \\
 \text{(лиственные)} \quad & \frac{dr}{dt} = -\alpha_0 r(1-r).
 \end{aligned} \tag{7}$$

Б. Имея в виду экологические различия в динамике сосны и ели, для этой разбивки можно также применить смешанную экспоненциально-логистическую модель:

$$\begin{aligned}
 \text{(ель)} \quad & \frac{dp}{dt} = +\alpha_1 r(1-r); \\
 \text{(сосна)} \quad & \frac{dq}{dt} = +\alpha_2 r; \\
 \text{(лиственные)} \quad & \frac{dr}{dt} = -\alpha_1 r(1-r) - \alpha_2 r.
 \end{aligned} \tag{8}$$

В. Группа “лиственные” разделена на березу и прочие лиственные (в случае Вологодской обл. – осина, два вида ольхи и прочие породы), группа “хвойные” взята как целое. Соответственно, рассматривались сукцессионные переходы

$$\begin{aligned}
 & \text{береза} \rightarrow \text{хвойные}, \\
 & \alpha_1 \\
 & \text{прочие лиственные} \rightarrow \text{хвойные.} \\
 & \alpha_2
 \end{aligned}$$

**Таблица 4.** Результаты поиска параметров в двухкомпонентной экспоненциальной модели (5)

ТУМ	$S_C(10)$	$S_D(10)$	$\alpha$ , год <sup>-1</sup>	$t_{0,1}$	$SD$	$R^2$	$n$
ЛИШ	0.9532	0.0468	0.9036	2.5	0.0032	0.9365	12
БР	0.5236	0.4764	0.0346	67	0.0326	0.9413	19
КИС	0	1	0.0098	235	0.1792	0.7843	21
ЧЕР	0	1	0.0134	172	0.1237	0.8597	24
ДМ	0.0859	0.9141	0.0189	122	0.0681	0.9370	24
ТБ	0	1	0.0132	174	0.1447	0.8224	26
СФ	0.3735	0.6265	0.0789	29	0.0264	0.9603	24

Примечание.  $\alpha$  – удельная скорость сукцессионного перехода,  $t_{0,1}$  – время (годы), за которое доля  $S_D$  уменьшается в 10 раз,  $SD$  – точность описания (среднеквадратическое отклонение на одну точку),  $R^2$  – коэффициент детерминации,  $n$  – число эмпирических точек.  $SD$ ,  $S_C(10)$  и  $S_D(10)$  даны в долях 1. Обозначения типов условий местообитания (ТУМ): ЛИШ – лишайниковый, БР – брусничный, КИС – кисличный, ЧЕР – черничный, ДМ – долгомошный, ТБ – торфяно-болотный, СФ – сфагновый.

**Таблица 5.** Результаты поиска параметров в двухкомпонентной логистической модели (6)

ТУМ	$S_C(10)$	$S_D(10)$	$\alpha$ , год <sup>-1</sup>	$SD$	$R^2$	$n$
ЛИШ	0.9539	0.0461	0.9060	0.0032	0.9368	12
БР	0.5270	0.4730	0.0489	0.0280	0.9568	19
КИС	0.0191	0.9809	0.0437	0.0526	0.9814	21
ЧЕР	0.0838	0.9162	0.0348	0.0732	0.9509	24
ДМ	0.1965	0.8035	0.0350	0.0530	0.9619	24
ТБ	0.0684	0.9316	0.0368	0.0971	0.9200	26
СФ	0.3824	0.6176	0.1405	0.0317	0.9427	24

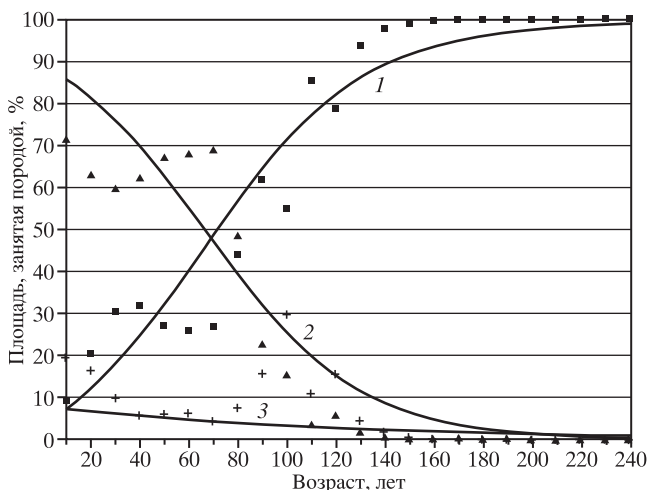
Примечание. Обозначения см. в табл. 4.

Если применить логистическую модель, то динамические уравнения имеют вид:

$$\text{(хвойные)} \quad \frac{dp}{dt} = +\alpha_1 q(1-q) + d_2 r(1-r);$$

$$\text{(береза)} \quad \frac{dq}{dt} = -\alpha_1 q(1-q); \quad (9)$$

$$\text{(прочие лиственные)} \quad \frac{dr}{dt} = -\alpha_2 r(1-r).$$



**Рис. 5.** Динамика наблюдаемых долей групп хвойных (■), березы (▲) и группы прочие лиственные (+) для Вологодской обл. (данные лесостроительства за 1988 г.) для типа условий местообитания черничный и соответствующие расчетные кривые (1–3), найденные по логистической модели (11).

Пример расчета по этой модели приведен на рис. 5. Численные результаты поиска параметров:  $p(10) = 7.16$ ,  $q(10) = 85.51$ ,  $r(10) = 7.33$ ,  $\alpha_1 = 0.0318$ ,  $\alpha_2 = 0.0093$ ,  $R^2 = 0.91$ ,  $SD = 0.0932$ ,  $n = 48$ .

## ОБСУЖДЕНИЕ

Имея в виду трудность определения скоростей сукцессионных переходов в древостоях как прямыми наблюдениями, так и расчетным путем, полученные выше численные оценки представляют определенную практическую ценность. Например, они могут быть использованы в приложениях упомянутой выше общей модели динамики породно-возрастной структуры лесов [1]. Отметим, что сама постановка задачи оценки скорости сукцессии имеет смысл для достаточно продуктивных типов условий местообитания, где высока плотность деревьев и имеется межвидовая конкуренция (в нашем случае это прежде всего типы кисличный и черничный). В однопородных или близких к ним



типах (в нашем случае это прежде всего типы лишайниковый и сфагновый) такой конкуренции нет.

Сравнение двух типов примененных моделей дает ожидаемый результат: в двухкомпонентном случае логистическая модель заметно выигрывает в точности для типов условий местопроизрастания, в которых наблюдается S-образное распределение по возрасту (*кисличный, торфяно-болотный*, в меньшей степени *черничный и долгомошный*), и не дает выигрыша при “экспоненциальных” распределениях в типах *лишайниковый, брусничный, сфагновый*. Результат также соответствует доле ели как темнохвойной породы в составе хвойных: большой доле ели (см. табл. 1) соответствует лучшее описание логистической моделью для типов условий местопроизрастания *кисличный, черничный, долгомошный* и *торфяно-болотный*. Для последнего типа этот вывод несколько нарушается только для старших (более 170 лет) возрастов.

Что касается численных значений удельной скорости сукцессии  $\alpha$ , то для типа *лишайниковый* она вряд ли физически разумна, что легко объяснимо вырожденностью ситуации (доля сосны все время близка к 100% – табл. 1). Остальные значения (взятые соответственно из таблиц 4 и 5 для двух моделей) выглядят реалистично, составляя несколько процентов доли площади лиственных, переходящих в хвойные за год.

При модельном описании трехкомпонентных систем естественно взять подгруппы [хвойные, береза, прочие лиственные], так как в начале сукцессии береза превалирует во всех типах условий местопроизрастания, кроме *кисличного*; для последнего естественно взять разбиение [хвойные, осина, прочие лиственные]. К сожалению, при переходе к трех- и более компонентным разбиениям разброс данных сильно растет (см. табл. 1), и хотя формально модели могут быть применены, точность описания сильно падает.

Методическое замечание. Модель (6) и ее трехкомпонентные обобщения дают пример описания переменной во времени скорости сукцессии с помощью автономных уравнений (правые части не зависят явно от времени), что означает зависимость удельных скоростей сукцессий от площадей, заня-

тых породами. Подобные обобщения стандартной Марковской модели в литературе редки (например [6]). Этот подход имеет принципиальное преимущество перед неавтономным описанием (например [4]), использование которого означает по крайней мере частичный отказ от моделирования механизмов, управляющих динамикой системы.

(Должно быть заключение примерно  $\frac{1}{2}$  на  $-2/3$  страницы).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Коровин Г.Н., Корзухин М.Д., Бутусов О.Б., Голованов А.С. Долгосрочное прогнозирование динамики породно-возрастной структуры лесов // Лесоведение. 2011. № 6. С. 94–109.
2. Логофет Д.О. Марковские цепи как модели сукцессии: новые перспективы классической парадигмы // Лесоведение. 2010. № 2. С. 46–59.
3. Чертов О.Г., Комаров А.С., Зудин С.Л., Михайлов А.В. Базовая модель роста дерева, основанная на экологических параметрах // Моделирование динамики органического вещества в лесных экосистемах. М.: Наука, 2007. С. 147–156.
4. Чумаченко С.И., Смирнова О.В. Моделирование сукцессионной динамики насаждений // Лесоведение. 2009. № 6. С. 3–17.
5. 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. 849–873.
6. Korotkov V.N., Logofet D.O., Loreau M. Succession in mixed boreal forest of Russia: Markov models and non-Markov effects // Ecol. Model. 2001. V. 142. № 1–2. P. 25–38.
7. Kurz W.A., Dymond C.C., White T.M., Stinson G., Shaw C.H., Rampley G.J., Smyth C., Simpson B.N., Neilson E.T., Trofymow J.A., Metsaranta J., Apps M.J. CBM-CFS3: A model of carbon-dynamics in forestry and land-use change implementing IPCC standards // Ecol. Model. 2009. V. 220. № 4. P. 480–504.
8. Porté A., Bartelink H.H. Modelling mixed forest growth: a review of models for forest management // Ecol. Model. 2002. V. 150. № 1. P. 141–188.
9. Shugart H.H. Terrestrial Ecosystems in Changing Environments. Cambridge: Cambridge University Press, 1998. 537 p.

## Model Assessment of Succession Rates according to Data on Forestry Management

M. D. Korzukhin, G. N. Korovin

Several simple models of succession processes in forest ecosystems, namely models of the dynamics of the species composition in stands and succession of dominant species have been elaborated. Numerical application of these models is given from the example of the forest management data on the species and age structure of forests in Vologda region for 1988.

*Succession, modeling, assessment of succession rate.*