



УДК 630*182.21:581.524.3:51-76

Модельный анализ взаимодействия разных групп пород в процессе сукцессионных изменений горной тайги

С. И. Лесных, А. К. Черкашин

Институт географии им. В. Б. Сочавы СО РАН, Иркутск
E-mail: tyara@irigs.irk.ru

Аннотация. Исследуются скрытые закономерности восстановительной динамики лесов, интенсивность и направленность которой определена местными условиями среды. Сукцессионные процессы трактуются как явления гомеостатического регулирования, выраженные во взаимодействии различных пород и ведущие к равновесию на стадии климаксового состояния. Для изучения механизмов регулирования используются модели в показателях отклонения переменных характеристик экосистем от их потенциального значения. Уравнения модели локально-линейно отражают совместную динамику запасов разных групп пород, т. е. принимают во внимание как причину, так и результат конкуренции. Для изучения механизмов сукцессионной динамики горной тайги составлялись эскизы таблиц хода роста на основе повыдельных таксационных показателей из базы лесоустроительных данных ГИС Слюдянского лесхоза. С помощью модели проведён количественный анализ взаимодействия мелколиственных, светлохвойных и тёмнохвойных пород и проверены базовые гипотезы механизмов сукцессионных смен сложных по составу лесонасаждений в разных местоположениях.

Ключевые слова: восстановительно-возрастная динамика, сукцессия лесов, моделирование конкурентного взаимодействия пород.

Введение

При исследовании долговременных восстановительных смен (сукцессий) растительного покрова после катастрофических воздействий наибольший интерес представляет выяснение скрытых механизмов взаимодействия разных организмов в биоценозах, обеспечивающих изменение видового состава и продуктивности сообществ. G. R. Lagosque с соавторами [21] подчеркивают актуальность изучения механизмов содействия и конкуренции в сложных по составу лесонасаждениях в естественных условиях и с использованием математических моделей. По мнению авторов, в описании конкуренции важно совместно учитывать как конкурентные взаимодействия, так и их результат. Математические модели условно подразделяются на *аналитические*, использующие функции связи экологических переменных и методы многомерной статистики, и *динамические*, основанные на дифференциальных уравнениях описания изменений состояния и структуры лесов во времени и в простран-

стве через взаимосвязь деревьев. Среди них выделяются модели с пространственно зависимой конкуренцией, отражающие пространственную неоднородность лесов, и с пространственно независимым взаимодействием, когда фактором влияния становится плотность древостоя. К последнему типу относятся предлагаемые здесь модели механизмов саморегулирования состава горно-таёжных лесов в процессе восстановительной сукцессии.

Термин «сукцессия» введён Ф. Клементсом [20]. Он выделил 6 сукцессионных стадий: денудация, пионерность (иммиграция), колонизация, межвидовая конкуренция, биоценотическая реакция, стабилизация (климакс). Идеи сукцессионных смен получили отражение в генетической классификации лесов [2; 9], в которой тип леса определён последовательностью смены биогеоценозов. Особенности сукцессионных стадий Ф. Клементс связывает с разными механизмами формирования сукцессий, выраженными в *подготовке* пионерными видами условий для возобновления и роста коренных пород (содействие), в *толерантности* этих пород к недостатку тепла, освещения и других ресурсов и в их *противодействии* внедрению прежних и новых видов (ингибировании) [22]. Закономерности взаимодействия пород в процессе восстановительно-возрастной динамики подробно изучены на примере разных типов леса [1; 3; 12; 19].

При моделировании сукцессионных процессов в лесах применяются несколько подходов. В пространственно-распределённых и сосредоточенных моделях динамики отображается изменение размеров деревьев [11; 15] и смена состояний участков леса [14; 16; 27]. В ходе сукцессии изменяется распределение числа деревьев или площадей участков по породам, диаметрам, высотам и классам возраста. Сами состояния могут рассматриваться как фазовые состояния системы – функции нескольких макропараметров, изменение которых приводит к сукцессионной смене фаз [10].

В данной статье предлагается использовать относительно простой класс моделей, в которых сукцессионные процессы трактуются как явления гомеостатического регулирования [7; 13; 17], выраженные во взаимодействии различных пород, ведущем к равновесию на стадии климаксового состояния.

Основная проблема моделирования в лесоведении – точное отображение в модели экологических закономерностей и изучение их варьирования в разных местоположениях. Для решения этой проблемы в данной статье решаются обратные задачи моделирования – количественной и структурной идентификации моделей, когда на основе исходных данных с использованием уравнений восстанавливаются связи, существующие в природной системе. Это позволит проверить базовые гипотезы механизмов реализации сукцессионных смен и проследить их изменчивость от места к месту и во времени.

Материалы и методы

Простейшее уравнение механизма регулирования запасов однопородных древостоев предложено Г. Ф. Хильми [13] и записывается здесь в виде:

$$\frac{dR_i}{dt} = a_{ii}(R_i - R_{oi}) + u_i(t), \quad (1)$$

где $R_i(t)$ – текущие и $R_{0i}(t)$ – потенциальные величины запасов стволовой древесины i -й породы в момент времени t ; значение последней определяется состоянием среды; $a_{ii} < 0$ – коэффициент темпов восстановления запасов (регулирования); $u_i(t)$ – внешнее текущее управляющее воздействие на лес как природного, так и антропогенного характера. При постоянном воздействии $u_i = \text{const}$ переменная $R_i(t)$ при $a_{ii} < 0$ стабилизируется ($dR_i/dt = 0$) на уровне $\bar{R}_i = R_{0i} - u_i / a_{ii}$. В том случае, если $u_i(t)$ – периодически изменяющаяся во времени функция, значения $R_i(t)$ будут колебаться с некоторым запаздыванием. Ожидаемое равновесие \bar{R}_i на фоне постоянного воздействия u_i отличается на величину $\Delta R_{0i} = \bar{R}_i - R_{0i} = -u_i / a_{ii}$ от значения R_{0i} . Принимая во внимание изменчивое влияние внешних факторов $u_i(t)$ на прирост древесины, величина потенциальных запасов $R_{0i}(t)$ в общем случае также будет переменной величиной, что позволяет включить все неизвестные воздействия $u_i(t)$ непосредственно в средовой параметр $R_{0i}(t)$.

Восстановление запасов связано с сукцессионной динамикой лесов, сменой лесообразующих пород. Согласно Ф. Клементсу [20], под влиянием экологических и антропогенных факторов сукцессионный процесс может не достигать состояния R_{0i} климаксового сообщества, т. е. величина $\Delta R_{0i} = \bar{R}_i - R_{0i} = -u_i / a_{ii} \neq 0$, и устойчивым становится состояние \bar{R}_i – промежуточная стадия сукцессионного ряда. Эта величина, соответствующая новому значению $R_{0i}(t)$, может быть отрицательной, что трактуется как усиление давления среды на лесовосстановительный процесс, который устойчиво идёт до тех пор, пока $R_i(t) \geq 0$, и при сильном нарушении среды этот процесс может не возникнуть вообще, т. е. территория останется не покрытой лесом.

Сукцессионная динамика в моделях гомеостатического регулирования [17; 25] описывается графом взаимодействия различных пород (рис. 1) и соответствующей ему системой дифференциальных уравнений, построенных по принципу уравнения (1) в показателях отклонения от потенциального состояния:

$$\begin{aligned} \frac{dX_1}{dt} &= a_{11}X_1 + a_{21}X_2 + a_{31}X_3, \\ \frac{dX_2}{dt} &= a_{12}X_1 + a_{22}X_2 + a_{32}X_3, \\ \frac{dX_3}{dt} &= a_{13}X_1 + a_{23}X_2 + a_{33}X_3, \end{aligned} \tag{2}$$

где $X_i(t) = R_i(t) - R_{0i}(t)$ – отклонения запасов R_i лесонасаждений i -й группы пород от потенциального R_{0i} ; a_{ji} – коэффициенты влияния запаса j -й на запас i -й группы пород. Переменная $u_i(t)$ – функция внешнего управления, по

указанным причинам включена в переменную $R_{0i}(t)$. Помимо регулирующего влияния $u_i(t)$, специфика территории и объектов управления учитывается через коэффициенты a_{ji} и начальные (стартовые) условия развития $R_{i0} = R_i(0)$. Все они должны входить в список географически обусловленных параметров, подлежащих определению через распознавание и типизацию местных условий.

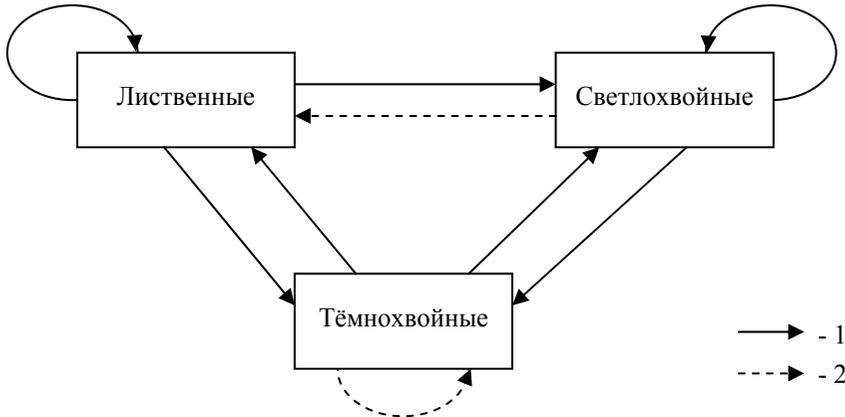


Рис. 1. Граф взаимного влияния запасов различных групп пород разнотравных лесов III бонитета на начальной стадии сукцессии: 1 – положительное, 2 – отрицательное воздействие

Уравнения (2) – это неавтономные дифференциальные уравнения с билинейной формой правой части, в которых помимо $X_i(t)$ изменяются со временем и коэффициенты $a_{ji}(t)$. По их значениям можно судить о характере взаимовлияния элементов леса на разных сукцессионных стадиях и в различных местоположениях (см. рис. 1). В системе уравнений (2) может быть много переменных $X_i(t)$, связанных однотипной билинейной зависимостью. В частности, уравнение (1) является частным случаем расчётной схемы (2) для одной переменной запаса. Поведение системы (2) выражается в изменениях запасов $R_i(t)$ разных пород относительно переменных значений $R_0 = \{R_{0i}(t)\}$, определяющих подвижную точку отсчёта – величины потенциальных запасов, характеризующих локальную среду. Поведение может быть устойчивым, т. е. стремящимся к R_0 по всем переменным $R_i(t)$, и неустойчивым, когда хотя бы для одной породы значение $R_i(t)$ отдаляется от R_{0i} , что характерно для первой стадии сукцессии, когда пионерные породы стремятся максимизировать свою биомассу.

На основе модели (2) обрабатываются данные сукцессионной динамики запасов смешанных лесов методами пофрагментной и скользящей регрессии с определением коэффициентов влияния $a_{ji}(t)$. Для этого сравниваются значения запасов и их средних изменений за год по классам возраста. Стадии восстановительно-возрастных смен таёжных лесов ($D_1 \rightarrow D_2 \rightarrow D_3$) с преобладанием соответственно лиственных (D_1), светлохвойных (D_2) и тёмно-

хвойных (D_3) пород выделяются по периодам времени (фрагментам рядов данных), в границах которых сохраняется высокое значение множественной корреляции для каждого уравнения (2). Области D_k ($k = 1, 2, 3$) соответствуют определенным интервалам времени и запасам древесины; эти интервалы пересекаются. Часть интервалов D_k – стадий сукцессии – может выпадать или в других природных зонах их число и содержание изменяться. Методом скользящей регрессии проводится расчёт коэффициентов модели (2) внутри интервала и по всему ряду данных с последовательным смещением на класс возраста, что позволяет проследить изменение коэффициентов $a_{ji}(t)$ взаимодействия пород во времени.

Проиллюстрируем метод расчёта на примере статистического анализа данных таблиц хода роста [5; 6] смешанных пихтово-осиновых древостоев (крупнотравной группы типов леса), представленных двумя группами пород и соответственно сукцессионных стадий. Данные таблицы обрабатывались методом скользящей регрессии по трём точкам с определением коэффициентов регрессии a_{ji} (рис. 2). Осиновый древостой воздействует на изменение запаса пихты положительно с возрастающей интенсивностью по мере накопления собственного запаса и с резким падением благоприятного влияния в возрасте спелости. Обилие пихты воздействует на изменение собственного запаса отрицательно, что в итоге обеспечивает стабилизацию запаса древостоя. Осина на осину сначала влияет положительно, а в возрасте приспевания (изреживания) – отрицательно. Пихта на осину, напротив, в первые десятилетия действует слабо отрицательно, а в период изреживания осинника – заметно положительно. Эти взаимообратные воздействия изменяются в противофазе: $y = -1,62x - 0,017$, $r = 0,99$, где x – влияние пихты, y – влияние осины, r – коэффициент корреляции).

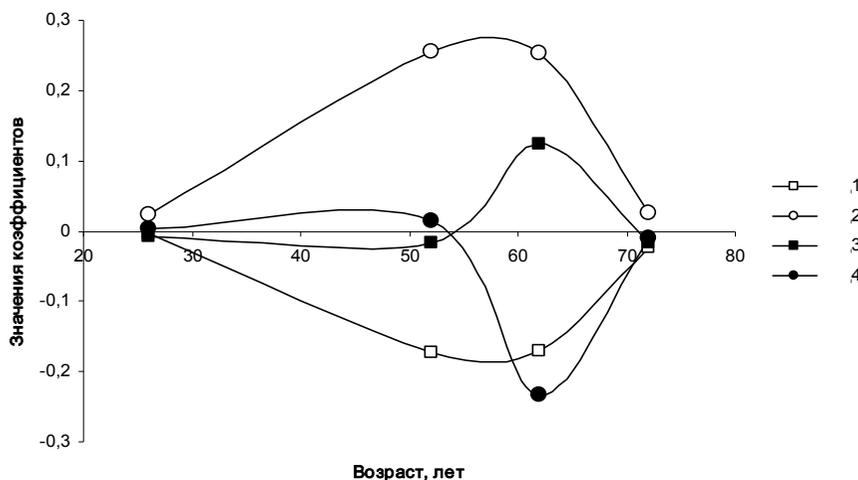


Рис. 2. Изменение со временем коэффициентов взаимодействия элементов леса в насаждения состава 5П15Ос; воздействия: 1 – пихты на пихту, 2 – осины на пихту, 3 – пихты на осину, 4 – осины на осину

Для изучения более сложных механизмов сукцессионной динамики горной тайги составлялись эскизы таблиц хода роста на основе повыдельных таксационных показателей из базы лесоустроительных данных ГИС Слюдянского лесхоза (1980 г.) для территории северо-восточного макросклона хр. Хамар-Дабан (Южное Прибайкалье, Иркутская область, Слюдянский район) [4; 25]. Это распространённый способ восстановления временных рядов по пространственным последовательностям [18; 26], в том числе роста лесонасаждений по материалам лесоустройства [8] и по другим источникам массовых данных [23; 24].

Из базы данных ГИС извлекалась информация о классе возраста главной лесообразующей породы, породном составе лесонасаждений, общем запасе и площади выдела, типе леса и бонитете. Определялся сукцессионный возраст леса – время, прошедшее после сплошной рубки или пожара. По этим показателям для каждой группы типов леса строились графики зависимости запаса (в расчёте на 1 га) разных групп пород и местоположений от возраста леса. По таким графикам восстанавливаются кривые максимальных значений запасов $R_i(t)$ и строится таблица их изменения по возрасту, которая используется для дальнейшего анализа. На основе выявленных закономерностей проводится пространственная и временная экстраполяция данных, учитывающая особенности местных условий и текущее состояние древостоя [7].

Механизм восстановительной динамики горно-таёжных лесов на вырубках и гарях хр. Хамар-Дабан выражается во взаимодействии трёх элементов леса – запасов древостоев мелколиственных $R_1(t)$ (осина, берёза), светлохвойных $R_2(t)$ (сосна, лиственница) и тёмнохвойных $R_3(t)$ (пихта, ель, кедр) групп пород. Сукцессия лесов в результате изменения условий возобновления, роста и отмирания деревьев и конкурентной борьбы лесообразующих видов выражается в последовательной смене лиственных лесов светлохвойными и в формировании на завершающих стадиях развития тёмнохвойных древостоев со свойствами эндогенной динамики. Для сравнительного статистического анализа выбраны распространённые в Южном Прибайкалье горно-таёжные леса с разнотравным и бруснично-зеленомошным наземным покровом.

Результаты и обсуждение

Изменение запаса $R_i(t)$ лесов с возрастом t представлено на рис. 3. Рассчитывалась величина изменения запаса $\Delta R_i/\Delta t$ с возрастным шагом Δt по каждой группе пород (i).

Значения $\Delta R_i/\Delta t$ сравнивались с известными величинами запасов разных групп пород $R_i(t)$ ($i = 1, 2, 3$) с помощью множественной линейной регрессии по каждой сукцессионной стадии и в скользящем режиме по группам из 10 точек. В результате определялись значения коэффициентов a_{ji} уравнений (2) и свободного члена

$$C_i = -\sum_j a_{ji} R_{0j} + \frac{dR_{0i}}{dt} \quad (3)$$

для трёх групп пород по разностному уравнению:

$$\frac{\Delta R_i}{\Delta t} = a_{1i} R_1 + a_{2i} R_2 + a_{3i} R_3 + C_i.$$

По линейной зависимости (3) C_i от a_{ji}

для каждой стадии восстанавливаются величины R_{0i} (табл.1).

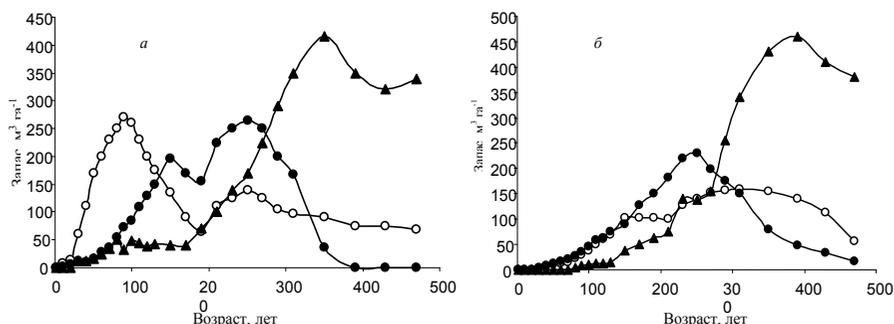


Рис. 3. Изменение с возрастом запасов древостоев горно-таёжных разнотравных (а) и бруснично-зеленомошных (б) лесов III бонитета северо-восточного макросклона хр. Хамар-Дабан по группам пород: 1 – мелколиственные, 2 – светлохвойные, 3 – тёмнохвойные

При $a_{ji} > 0$ показатели R_i обеспечивают активизацию процессов в древостое (содействие), при $a_{ji} < 0$ – стабилизацию (ингибирование), при $a_{ji} \approx 0$ – нормализацию воздействия (баланс содействия и ингибирования). Из данных табл. 1 видно, что в разнотравных лесах на первой стадии лиственные и светлохвойные породы стремятся увеличить свой запас ($a_{22} > a_{11} > 0$) в условиях сильной конкурентной борьбы ($a_{21} = -0,1$), но при этом создаются благоприятные условия для формирования тёмнохвойного подроста под пологом ($a_{13} > a_{23} > 0$), в то время как сам тёмнохвойный подрост находится в угнетённом состоянии ($a_{33} < 0$). На второй стадии прирост лиственных и светлохвойных древостоев стабилизируется, а увеличение запаса тёмнохвойных пород ускоряется. На третьей стадии тёмнохвойная часть леса подавляет развитие лиственных и особенно светлохвойных древостоев (ингибирование).

Описанные закономерности через коэффициенты a_{ji} количественно отражают особенности сукцессионных фаз, выделенных Ф. Клементсом [20]. Узловым моментом понимания такой связи является свойство толерантности – жизнеспособность видов в неблагоприятных условиях среды. Оценить это свойство можно через противоположный показатель – чувствительность. В уравнении (2) коэффициенты a_{ji} отражают частную чувстви-

тельность прироста запаса к изменению запаса разных групп пород. Коэффициент C_i согласно (3) характеризует общую чувствительность, поэтому толерантность прироста в первом приближении рассчитывается по формуле $T_i = -C_i$. Толерантность T_i положительно ($r = 0,7$) связана со значениями диагональных элементов a_{jj} таблицы $A = \|a_{ji}\|$. Занижение a_{jj} относительно этой линии связи соответствует повышенной толерантности. Коэффициент $a_{33} = -0,13$ говорит о высокой толерантности тёмнохвойных пород на первой стадии сукцессии по сравнению с другими породами, например, лиственные породы обладают пониженной толерантностью.

Таблица 1

Значения коэффициентов модели восстановительной сукцессии разнотравных лесов северо-восточного макросклона хр. Хамар-Дабан

Сукцессионная стадия, возрастной период	Группа пород, i	Коэффициенты					
		C_i	a_{1i}	a_{2i}	a_{3i}	r	R_{0i}
Мелколиственная 0–110 лет	1 – лс	3,2	0,006	-0,10	0,048	0,82	-94,8
	2 – сх	0,20	0,0006	0,0067	0,024	0,89	20,2
	3 – тх	0,2	0,019	0,0055	-0,13	0,84	-11,7
Светлохвойная 80–310 лет	1 – лс	7,9	-0,027	-0,026	0,0012	0,77	262,3
	2 – сх	3,6	-0,0022	-0,0079	-0,013	0,78	41,6
	3 – тх	-0,94	-0,0019	0,011	0,0048	0,81	297,0
Тёмнохвойная 190–500 лет	1 – лс	4,53	-0,033	0,0019	-0,0058	0,92	86,8
	2 – сх	7,42	-0,0011	-0,017	-0,021	0,95	54,4
	3 – тх	0,066	-0,018	0,018	0,0017	0,86	304,7

Примечание. Породы: лс – лиственные, сх – светлохвойные, тх – тёмнохвойные

Ниже диагонали матрицы $A = \|a_{ji}\|$ в табл. 1 расположены коэффициенты a_{12} , a_{13} , a_{23} , показывающие подготовку пионерными видами условий для возобновления и роста коренных пород (содействие). Выше диагонали находятся коэффициенты противодействия внедрению прежних и новых видов (ингибирование). Судя по сумме значений соответствующих коэффициентов, содействие росту убывает с возрастом, а максимум противодействия внедрению видов приходится на промежуточную (светлохвойную) стадию восстановительной динамики.

Плавное изменение коэффициентов взаимодействия a_{ji} демонстрируется при использовании скользящей регрессии для анализа колебаний влияния породы на породу во времени (рис. 4). В такой форме коэффициенты оказываются полезны при содержательном анализе данных для выяснения механизма конкуренции.

Изменение запаса лиственных пород в разнотравных лесах III бонитета (рис. 4, а) активизируется запасом тёмнохвойных пород, особенно на первых стадиях восстановительной динамики, и конкурентно стабилизируется запасами лиственных и светлохвойных пород. Для изменения запаса светлохвойных пород закономерности влияния аналогичны (рис. 4, б). Изменение запасов тёмнохвойных поддерживается другими породами на первой

стадии сукцессии до возраста 100–120 лет (рис. 4, в). Авторегулирующее отрицательное воздействие тёмнохвойных пород самое высокое на первой стадии. На второй стадии – это влияние активизирующее, переходящее на третьей стадии в нормализацию.

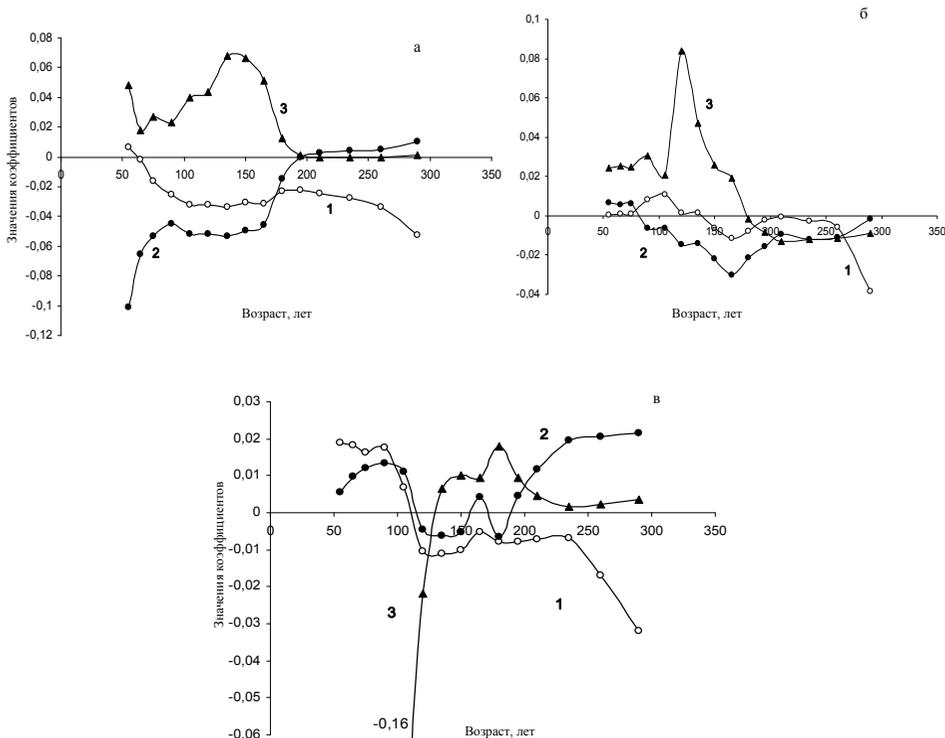


Рис. 4. Изменение со временем коэффициентов воздействия лиственных (1), светлохвойных (2) и тёмнохвойных (3) пород разнотравных лесов III бонитета северо-восточного макросклона хр. Хамар-Дабан на лиственные (а), светлохвойные (б) и тёмнохвойные породы (в)

Характер взаимодействия пород определяется также лесорастительными условиями. Рост запаса лиственных пород бруснично-зеленомошных лесов (табл. 2) ингибируется значениями собственного запаса и, напротив, активизируется светлохвойной частью древостоя. Тёмнохвойный элемент леса на первых стадиях оказывает активизирующее действие, на второй стадии – ингибирующее с последующей нормализацией влияния на рост лиственных пород.

Изменение запаса светлохвойных пород на первой стадии подвержено положительному, а затем – отрицательному воздействию лиственных деревьев. Влияние светлохвойных пород на самих себя имеет обратную тенденцию с конечной нормализацией. Самовоздействие тёмнохвойных пород вначале активизирующее, затем ингибирующее с выходом на нормализацию.

Изменение со временем коэффициентов воздействия бруснично-зеленомошных лесов
северо-восточного макросклона хр. Хамар-Дабан

Воз- раст	Группа пород											
	Лиственные				Светлохвойные				Тёмнохвойные			
	C_i	a_{1i}	a_{2i}	a_{3i}	C_i	a_{1i}	a_{2i}	a_{3i}	C_i	a_{1i}	a_{2i}	a_{3i}
50	0,158	-0,006	0,021	0,027	0,081	0,077	-0,030	-0,036	0,006	-0,034	0,038	-0,014
60	0,295	-0,047	0,043	0,057	0,361	-0,029	0,033	0,012	0,047	-0,051	0,048	-0,007
70	0,367	-0,041	0,033	0,075	0,391	0,012	-0,002	0,014	0,027	-0,030	0,033	-0,015
80	0,228	-0,020	0,029	0,026	0,649	-0,005	-0,008	0,087	-0,275	0,008	0,028	-0,115
95	-0,036	-0,040	0,066	-0,047	0,684	-0,006	-0,002	0,054	-0,131	0,023	-0,002	-0,038
110	-0,082	0,006	0,035	-0,099	0,758	0,028	-0,028	0,022	-0,142	0,007	0,009	-0,022
125	0,084	0,001	0,035	-0,089	0,936	0,016	-0,024	0,039	-0,118	0,006	0,009	-0,020
140	0,213	-0,017	0,048	-0,085	1,038	0,006	-0,017	0,042	-0,267	-0,021	0,037	-0,025
155	1,196	-0,022	0,018	-0,014	0,388	0,008	0,009	-0,019	-0,745	-0,018	0,051	-0,058
170	1,468	-0,025	0,015	-0,008	0,276	0,007	0,017	-0,039	-1,084	-0,013	0,051	-0,059
185	2,093	-0,028	0,007	0,005	0,170	0,009	0,017	-0,039	-0,362	0,025	-0,014	0,015
200	2,346	-0,031	0,007	0,006	1,278	0,002	0,002	-0,014	-0,793	0,029	-0,012	0,010
215	2,516	-0,033	0,009	0,005	3,120	-0,020	0,001	-0,006	-2,175	0,045	-0,007	-0,003
240	2,458	-0,033	0,009	0,004	4,972	-0,039	0,000	0,000	-3,448	0,059	-0,005	-0,009
270	0,671	-0,018	0,010	0,002	7,778	-0,058	-0,002	0,001	-6,588	0,086	-0,003	-0,013
300	-0,487	-0,011	0,012	0,001	6,099	-0,044	-0,001	-0,001	-4,786	0,087	-0,012	-0,015

На изменение запаса тёмнохвойных пород в этой группе типов леса лиственные древостои оказывают переменное влияние на первой стадии и выраженное активирующее на последней. Светлохвойные породы активируют рост тёмнохвойных на первой с нормализацией на завершающей стадии. Внутри своей группы тёмнохвойные породы оказывают ингибирующее воздействие разной интенсивности

Колебания коэффициентов влияния отдельных пород на изменение остальных для разнотравных лесов синхронизированы (см. рис. 4): например, для воздействия лиственных на лиственные x и тёмнохвойные y древостои $y = 0,88x + 0,02$ ($R = 0,81$). Для бруснично-зеленомошных лесов такое воздействие бывает асинхронно (см. табл. 2), т. е. происходит со смещением фаз. Этим достигается минимизация C_i – суммарной чувствительности (3) особенно на первых стадиях сукцессии (см. табл. 2). Толерантность $T_i = -C_i$ светлохвойных пород падает, а тёмнохвойных, напротив, возрастает. В этом проявляются известные закономерности смены пород в таёжных экосистемах [1; 3; 8; 9; 12], в данном случае выраженные количественно.

Заключение

Сукцессионные процессы – один из наглядных примеров проявления механизмов регулирования состояния горно-таёжных экосистем после катастрофических воздействий разного масштаба (рубки, пожары). Регулирование осуществляется за счёт взаимодействия различных компонентов экосистем, что описывается с помощью динамических моделей регулирования, отражающих влияние отклонения экологических характеристик от их потенциального значения на изменение этих характеристик на фоне постоянной или меняющейся среды, что фиксируется в расчётных коэффициентах дифференциальных уравнений. Эти уравнения локально-линейно отражают динамику запасов разных групп пород во взаимодействии, т. е. принимают во внимание как причину, так и результат конкуренции. В итоге на основе исходных лесотаксационных данных с использованием уравнений восстанавливаются и количественно оцениваются изменчивые связи, существующие в природной системе.

Коэффициенты взаимодействия меняются по стадиям сукцессии, отражая особенности механизма сукцессионного процесса, т. е. в такой линейно-дифференциальной форме они оказываются полезны для содержательного анализа данных и дают возможность исследовать тонкую структуру механизмов регулирования. Подобная модель может быть применена для выяснения зависимостей и динамики простых и сложных по составу лесонасаждений в разных лесорастительных условиях.

В бруснично-зеленомошных и разнотравных горно-таёжных лесах по-разному проявляются механизмы восстановительной сукцессии. Изменение коэффициентов взаимодействия пород для разнотравных лесов синхронизировано во времени, отчётливо прослеживается работа механизмов стабилизации и ингибирования, а в бруснично-зеленомошных лесах колебания коэффициентов смещены во времени и изменяются в противофазе. Дальней-

шие исследования в этом направлении позволят накопить сведения о механизмах взаимодействия пород и лучше понять причинно-следственные связи элементов леса для совершенствования моделей прогнозирования динамики сложных по составу лесонасаждений.

Список литературы

1. Катаева К. В. Динамика тёмнохвойно-кедровых лесов / К. В. Катаева, М. Д. Корзухин – М. : Лаборатория мониторинга природной среды и климата, 1987. – 116 с.
2. Колесников Б. П. Состояние советской лесной типологии и проблема генетической классификации типов леса / Б. П. Колесников // Изв. СО АН СССР. – 1958. – № 2. – С. 109–122.
3. Крауклис А. А. Сукцессионно-возрастные смены таёжных биогеоценозов / А. А. Крауклис, Е. П. Бессолицына // Изучение состояний таёжных геосистем. – Иркутск : Ин-т географии Сибири и Дальнего Востока, 1980. – С. 37–71.
4. Ландшафтно-интерпретационное картографирование. – Новосибирск : Наука, 2005. – 424 с.
5. Лебков В. Ф. Метод составления таблиц хода роста и определения оптимальной густоты насаждений / В. Ф. Лебков // Лес. хозяйство. – 1965. – № 2. – С. 19–23.
6. Лебков В.Ф. Изучение и оценка динамики пихтovo-осиновых древостоев черневой тайги / В. Ф. Лебков, В. В. Кузьмичев, О. Д. Филиппова // Совершенствование методов таксации и устройства лесов Сибири. – М. : Наука, 1967. – С. 84–104.
7. Мясникова С. И. Прогнозное геоинформационное моделирование и картографирование динамики запасов таёжных лесов / С. И. Мясникова, А. К. Черкашин // Геодезия и картография. – 2010. – № 11. – С. 30–33.
8. Назимова Д. И. Дифференциация восстановительно-возрастных рядов в лесах низкогорий Восточного Саяна / Д. И. Назимова, Г. Б. Кофман, М. Е. Коновалова // Лесоведение. – 2007. – № 6. – С. 72–79.
9. Попов Л. В. Южнотаёжные леса Средней Сибири / Л. В. Попов. – Иркутск : Изд-во ИГУ, 1982. – 330 с.
10. Принцип универсальности при использовании моделей фазовых переходов второго рода для описания сукцессионных процессов в лесу / А. С. Исаев [и др.] // Сиб. экол. журн. – 2014. – № 3. – С. 345–353.
11. Рагозин А.В. Прогнозирование пространственно-временной динамики леса на основе математической модели с распределенными параметрами / А. В. Рагозин, А. К. Черкашин // Планирование и прогнозирование природно-экономических систем. – Новосибирск : Наука, 1984. – С. 58–68.
12. Фалалеев Э. Н. Пихтовые леса Сибири и их комплексное использование / Э. Н. Фалалеев. – М. : Лес. пром-сть, 1964. – 166 с.
13. Хильми Г. Ф. Основы физики биосферы / Г. Ф. Хильми. – Л. : Наука, 1966. – 300 с.
14. Черкашин А. К. Прогноз пространственной и временной динамики лесов таёжного ландшафта / А. К. Черкашин // Динамика эколого-экономических систем. – Новосибирск : Наука, 1981. – С. 107–111.
15. Черкашин А. К. Составление таблиц хода роста сложных лесонасаждений на основе математической модели / А. К. Черкашин // Моделирование процессов в природно-экономических системах. – Новосибирск : Наука, 1982. – С. 45–55.

16. Черкашин А. К. Модель динамики лесонасаждений лесхоза и ее применение для решения прогнозных задач / А. К. Черкашин // Планирование и прогнозирование природно-экономических систем. – Новосибирск : Наука, 1984. – С. 69–81.
17. Черкашин А. К. Полисистемное моделирование / А. К. Черкашин. – Новосибирск : Наука, 2005. – 280 с.
18. Bryan L. Dynamic and static views of succession: testing the descriptive power of the chronosequence approach / L. Bryan, D. Tilman // *Plant Ecology*. – 2000. – N 146. – P. 1–10.
19. Christensen N. Convergence during secondary forest succession / N. Christensen, R. Peet // *Journal of Ecology*. – 1984. – N 72. – P. 25–36.
20. Clements F. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation* / F. Clements. – Washington : Carnegie Institution of Washington, 1916. – 512 p.
21. Competition theory – science and application in mixed forest stands: review of experimental and modelling methods and suggestions for future research / G. R. Larocque [et al.] // *Environmental Reviews*. – 2013. – Vol. 21. – P. 71–84.
22. Connell J. Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization / J. Connell, R. Slatyer // *American Naturalist*. – 1977. – Vol. 3, N 982. – P. 1119–1144.
23. Milne A. Estimating a boundary line model for a biological response by maximum likelihood / A. Milne, R. Ferguson, R. Lark // *Annals of Applied Biology*. – 2006. – N 49. – P. 223–234.
24. Milne A. On testing biological data for the presence of a boundary / A. Milne, H. Wheeler, R. Lark // *Annals of Applied Biology*. – 2006. – N 49. – P. 213–222.
25. Myasnikova S. I. System analysis and mapping of interaction mechanisms of natural processes in mountainous-taiga landscapes / S. I. Myasnikova // *Mathematical Modelling of Natural Phenomena*. – 2009. – Vol. 4 (5). – P. 53–71.
26. Pickett S. T. A. Space-for-time substitution as an alternative to long-term studies / S. T. A. Pickett // *Long-term studies in ecology: Approaches and Alternatives* / ed. G. E. Likens. – Springer, 1989. – P. 110–135.
27. Shugart H.H. Forest succession models: a rationale and methodology for modelling forest succession over large regions / H. H. Shugart, T. R. Crow, J. M. Hett // *Forest Science*. – 1973. – Vol. 19, N 3. – P. 203–212.

Model Analysis of Interacting of Different Tree Species in Successional Dynamics of Mountain Taiga

S. I. Lesnykh, A. K. Cherkashin

V. B. Sochava Institute of Geography SB RAS, Irkutsk

Abstract. We study the hidden regularities of forest recovery dynamics, which intensity and direction are determined by local environmental conditions. Successional processes are explained as a phenomenon of homeostatic regulation expressed in the interaction of different species and leading to equilibrium at the stage of climax. The models of current deviations of ecosystem variables from their potential state are used for studying mechanisms of regulation in this process. Equations of the model locally linearly reflect the united dynamics of the wood stock for different species groups, i.e. it takes into account both the reason and result of the competition. In order to explore the mechanisms of succession dynamics of the mountain taiga the yield tables were drawn up with indices from

forest inventory GIS database for Slyudyanka forestry at north-eastern slope of Khamar-Daban Ridge. The quantitative data analysis is carried out with help of the model of interaction of deciduous, light- and dark-coniferous species, and the basic hypothesis of the successional mechanism realization in mixed forests is tested in different locations.

Keywords: age-recovery forest dynamics, forest succession, wood species, competitive interactions model.

Лесных Светлана Ивановна
кандидат географических наук,
старший научный сотрудник
Институт географии им В. Б. Сочавы
СО РАН
664033, г. Иркутск, ул. Улан-Баторская, 1
тел. (3952) 42-67-95
e-mail: tyara@irigs.irk.ru

Lesnykh Svetlana Ivanovna
Candidate of Sciences (Geography)
Senior Research Scientist
V. B. Sochava Institute of Geography SB
RAS
1, Ulan-Batorskaya st., Irkutsk, 664033
tel: (3952) 42-67-95
e-mail: tyara@irigs.irk.ru

Черкашин Александр Константинович
доктор географических наук,
заведующий лабораторией
Институт географии им В. Б. Сочавы
СО РАН
664033, г. Иркутск, ул. Улан-Баторская, 1
тел. (3952) 42-82-50
e-mail: cherk@mail.icc.ru

Cherkashin Aleksandr Konstantinovich
Doctor of Sciences (Geography),
Professor, Head of Laboratory
V. B. Sochava Institute of Geography SB
RAS
1, Ulan-Batorskaya st., Irkutsk, 664033
tel: (3952) 42-82-50
e-mail: cherk@mail.icc.ru