Сибирский экологический журнал, 4 (1999) 419–424

УДК 517.958

Об одной модели трехвозрастной динамики леса

Л. В. НЕДОРЕЗОВ, Т. Л. ЩЕДРИНА*

Институт молекулярной биологии и биофизики СО РАМН
630 117 Новосибирск, ул. Тимакова, 2

**Новосибирский государственный университет*
630090 Новосибирск, ул, Пирогова, 2

АННОТАЦИЯ

В работе рассматривается модификация математической модели, предложенной М. Д. Корзухиным, динамики возрастной структуры лесного ценоза. Предполагается, что скорость появления подроста обратно пропорциональна количеству деревьев старших возрастных классов. На интенсивность смертности подроста влияют деревья как среднего, так и старшего возраста. Представленная модель снимает ряд проблем, возникающих в исходной модели М. Д. Корзухина, связанных с режимом гибели леса и возможностями неограниченного роста числа деревьев. Показано, что в рамках модели реализуются триггерный режим, характеризующийся наличием двух устойчивых стационарных состояний системы, осцилляторный режим, когда в фазовом пространстве системы имеется устойчивый предельный цикл, а также режим монотонной стабилизации численностей на единственном ненулевом уровне.
Работа поддержана грантом РФФИ 93-04-49583.

ВВЕДЕНИЕ

Одним из наиболее перспективных в моделировании локальной динамики лесного ценоза является подход, предложенный М. Д. Корзухиным [1]. В рамках математической модели динамики растительного ценоза им предполагалось, что все деревья могут быть разделены на три группы (яруса) по своим размерам (высоте), а скорости протекания различных процессов в ценозе – переход из группы в группу, гибель деревьев и появление особей младшей возрастной группы, – зависят от численности выделенных групп деревьев:

$$\begin{cases} \dfrac{du}{dt} = pw - \gamma(w)u - fu \\ \dfrac{dv}{dt} = \alpha fu - pv - qv \\ \dfrac{dw}{dt} = \beta qv - hw \end{cases} \qquad (1)$$

где u, v, w – доли проекций площадей крон деревьев младшего, среднего и старшего возрастных классов соответственно, ρ – коэффициент размножения – интенсивность рождения особей младшего возрастного класса, которая, как предполагается в рамках модели (1), зависит только от численности особей старшей возрастной группы; γ – функция угнетения – интенсивность гибели особей первого яруса под воздействием особей верхнего (третьего) яруса; f, q – коэффициенты переходов особей в следующую возрастную группу; p, h – коэффициенты смертности особей средней и старшей возрастных групп соответственно.

В модели (1) предполагалось, что все коэффициенты системы (1) постоянны, за исключением коэффициента угнетения деревьев младшего возрастного класса γ. Предполагалось также, что значения функции γ зависят только от плотности особей верхнего яруса. При этих предположениях в системе (1) реализуются следующие динамические режимы: гибель леса (стационарная точка (0, 0, 0) – глобально устойчивое равновесие); устойчивое сосуществование деревьев всех трех классов на единственном ненулевом уровне (в фазовом пространстве существует единственное нетривиальное глобально устойчивое равновесие); триггерный режим, при котором одно из положений равновесия – тривиальное (в случае существования минимума у функции угнетения γ при ненулевом значении плотности w); в рамках триггерного режима в зависимости от начальных значений численности деревьев либо наблюдается режим асимптотического вырождения, либо численность деревьев асимптотически стабилизируется на ненулевом уровне; стационарный колебательный режим (численности особей совершают периодические колебания).

Обоснованность данной модели обсуждалась в работе В. Л. Гаврикова [2], где была также рассмотрена модификация модели М. Д. Корзухина (1). Главное отличие модели В. Л. Гаврикова [2] от (1) заключалось в предположении, что на смертность молодых особей оказывают влияние деревья не только верхнего, но и среднего (второго) яруса. В рамках модифицированной модели М. Д. Корзухина автором получено [2], что при достаточно реалистических предположениях относительно вида функции γ не возникает устойчивых автоколебаний (иными словами, наблюдаются только режимы стабилизации численности деревьев на каком-либо уровне).

Несмотря на все достоинства, которыми обладают указанные модели, хотелось бы сделать два существенных замечания. Прежде всего это касается существования режима гибели леса, который в действительности наблюдается лишь в чрезвычайных ситуациях, таких как пожар, массовое поражение насекомыми и др. Но для описания таких коллапсов целесообразно было бы ввести отдельный параметр, соответствующий фактору гибели. Модели М. Д. Корзухина и В. Л. Гаврикова по своей структуре скорее предназначаются для описания естественного, некатастрофического развития растительного сообщества.

Определенная некорректность моделей проявляется также в существовании неограниченных решений, возникающих при некоторых значениях параметров и начальных данных в случае немонотонности функции γ подавления подроста [1].

В работе М. Д. Корзухина, В. К. Мацкявичюса, М. Я. Антоновского [3] рассмотрена еще одна модель трехвозрастной динамики леса, в рамках которой указанные недостатки были устранены. Авторы ввели в модель функцию выживаемости семян V, зависящую от суммарной площади листовой поверхности σ и коэффициента поглощения света γ. При этом в рамках модели учитывалась возможность притока семян с соседних территорий, коэффициент g. Модель имеет следующий вид:

$$\begin{cases} \dot{n}_1 = V(\gamma\sigma)\,[g + \delta n_3] - n_1 \\ \dot{n}_2 = n_1 - n_2 \\ \dot{n}_3 = n_2 - n_3 \end{cases} \tag{2}$$

где $n_1,$ $n_2,$ n_3 – численности возрастных классов, δ – коэффициент плодовитости старшего класса. В частных случаях авторами были найдены в рамках модели (2) условия устойчивого и неустойчивого равновесия и возникновения предельных циклов (осцилляторный режим).

Рассматриваемая ниже модель динамики трехвозрастного растительного ценоза является модификацией моделей (1)–(2) и модели В. Л. Гаврикова [2]. Как и в [2], в рамках модели предполагается, что подавление прироста численности деревьев первого яруса определяется численностью особей второго и третьего ярусов, и, как и в (2), скорость прироста зависит от световых условий на поверхности почвы. При этом предполагается, что световые условия зависят от численности деревьев всех ярусов.

ОПИСАНИЕ МОДЕЛИ

В рамках рассматриваемой ниже модели предположим, что в почве всегда находится достаточно большое количество семян. Учитывая тот факт, что семена могут достаточно длительное время находиться в почве и прорастать при возникновении благоприятных условий, будем считать, что скорость R появления деревьев младшей возрастной группы определяется не численностью деревьев, имеющихся в настоящий момент времени, а теми световыми условиями, которые возникают на поверхности почвы. Пусть θ – показатель световых условий, значение которого определяется численностью деревьев всех возрастных групп, существующих в момент времени t. Чем выше численность, тем выше величина показателя θ и соответственно хуже световые условия и ниже величина скорости R.

Поскольку "вклады" особей каждого яруса в формирование световых условий различны, то целесообразно ввести некие положительные коэффициенты, отражающие величины "вклада" каждой отдельной особи того или иного яруса. Считая соответствующий "вклад" особей верхнего яруса за единицу, получаем, что величина показателя θ определяется суммой: $\theta = w + k_1 v + k_2 u$. Таким образом, функция R удовлетворяет следующим условиям:

$$R = R(\theta),\ \frac{dR}{d\theta} < 0,\ R(0) > 0,\ R(\infty) = 0.$$

Если в работах М. Д. Корзухина [1] и В. Л. Гаврикова [2] предполагалось, что прирост числа молодых деревьев прямо пропорционален численности деревьев только старшей возрастной когорты, а все потери семян учитывались в коэффициенте смертности, то в рамках рассматриваемой модели эта величина обратно пропорциональна количеству деревьев верхнего яруса. Последнее обусловлено предположением о том, что прирост числа молодых деревьев связан с уровнем затененности на поверхности почвы.

Заметим, что предположение, сделанное в рамках моделей М. Д. Корзухина и В. Л. Гаврикова, было бы вполне оправдано, например, в случае, если в моделях учтено наличие определенного "пула семян", скорость роста объема которого действительно прямо пропорциональна численности деревьев старших возрастных классов. Но это требует модификации модели и введения еще одной дополнительной переменной. Если же не рассматривать переменную, численно равную объему пула семян, то тогда предположения относительно характера поведения функции R, указанные выше, представляются более приемлемыми.

Следуя работе В. Л. Гаврикова [2], предположим, что коэффициент отпада (интенсивность смертности подроста) $\gamma = \gamma(v, w)$ зависит от численности особей второго и третьего ярусов и удовлетворяет следующим условиям:

$$\gamma = \gamma(\psi),\ \psi = w + r_1 v,\ \gamma(0) > 0,$$

где $\gamma(0)$ – интенсивность естественного отпада, не связанного с воздействием особей верхних ярусов, коэффициент r_1 отражает неравнозначность "вклада" особей второго и третьего ярусов в процесс подавления особей первого яруса.

Таким образом, с учетом указанных выше ограничений, модель динамики трехвозрастного ценоза принимает следующий вид:

$$\begin{cases} \dfrac{du}{dt} = R - \gamma(v, w)\, u - fu \\ \dfrac{dv}{dt} = \alpha\, fu - pv - qv \\ \dfrac{dw}{dt} = \beta qv - hw \end{cases} \tag{3}$$

В дальнейшем при анализе модели (3) будем различать, так же как и в модели (1), два вида функции γ – монотонный, когда скорость гибели подроста растет с ростом числа деревьев верхних ярусов, и немонотонный, имеющий единственный минимум при ненулевом значении величины $\psi = w + r_1 v$. Наличие подобного минимума обусловлено пороговым эффектом, когда до определенных значений величины ψ деревья старших возрастных групп оказывают положительное влияние на выживаемость особей младшей группы.

РЕЖИМЫ МОДЕЛИ

Модель (3) при ограничениях, наложенных на вид функций, стоящих в правых частях уравнений, обладает следующими свойствами:

1. При неотрицательных начальных значениях переменных модели (3) все решения неотрицательны и ограничены. Существует устойчивый инвариантный компакт Δ в неотрицательной части фазового пространства, за границы которого траектории системы не выходят. Пусть

$$u_{\max} = \frac{R(0)}{\gamma_{\min} + f},$$

$$v_{\max} = \frac{\alpha f}{p + q}\, u_{\max},$$

$$w_{\max} = \frac{\beta p}{h}\, u_{\max}.$$

Компакт Δ имеет следующий вид:

$$\Delta = [0,\, u_{\max}]\times[0,\, v_{\max}]\times[0,\, w_{\max}].$$

2. На координатных плоскостях система (3) не имеет стационарных точек. Систему уравнений для нахождения нетривиальных точек равновесия (3) можно свести к решению следующего уравнения:

$$R(Au) = F(u),$$

где

$$A = \frac{\beta q \alpha f}{h\,(p+q)} + k_1\,\frac{\alpha f}{p+q} + k_2,$$

$$F(u) = \gamma\,(\frac{\beta q \alpha f}{h\,(p+q)} u)\; u + fu.$$

3. Рассмотрим случай монотонного угнетения подроста. В силу принятых предположений функция F удовлетворяет условию

$$\frac{dF}{du} > 0,$$

и так как функция R монотонно убывает, то, таким образом, система (3) имеет единственную особую точку в положительной части фазового пространства.

Введем дополнительные обозначения:

$$a = k_2 R'_\theta - \gamma - f,$$

$$b = k_1 R'{}^{\theta} - \gamma'_v u^*\,,$$

$$c = R'_\theta - \gamma'_w u^*.$$

По критерию Рауса – Гурвица необходимым и достаточным условием устойчивости этого положения равновесия является следующее соотношение:

$$a_1\ a_2 > a_0,$$

где

$$a_0 = -ah(p+q) - \alpha fhb - \alpha\beta fpc,$$

$$a_1\ \ -a(p+q+h) + (p+q)h - \alpha fb,$$

$$a_2 = -a + p + q + h,$$

а u^* – уровень, на котором стабилизируется численность подроста.

В случае быстрого роста функции γ по w значение γ'_w может стать настолько велико, что

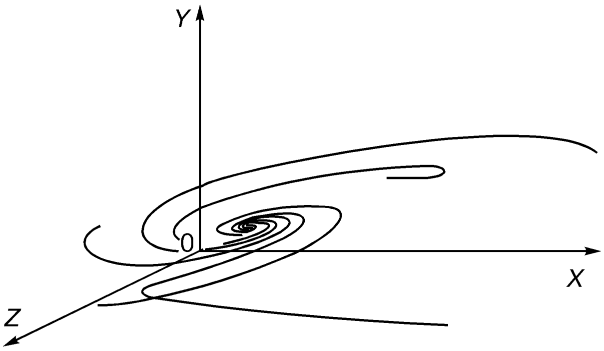

Рис. 1. Стабилизация системы на единственном глобально устойчивом уровне.

будет выполняться неравенство $a_1\ a_2 < a_0,$ и тогда единственная стационарная точка будет неустойчива. С другой стороны, если интенсивность гибели деревьев среднего класса достаточно мала, то возможно выполнение обратного неравенства. Таким образом, может наблюдаться как устойчивое, так и неустойчивое состояние равновесия.

Рассмотрим частный случай модели (3), когда функция γ имеет вид

$$\gamma\,(\psi) = a\psi^2 + c.$$

Как показывают результаты численных расчетов, в данном случае возможны следующие режимы динамики численности особей: либо численности деревьев всех трех когорт стабилизируются на единственном ненулевом уровне (нетривиальное равновесие глобально устойчиво; рис.1), либо численности деревьев совершают периодические колебания (в фазовом пространстве системы имеется глобально устойчивый предельный цикл; соответственно наблюдаются устойчивые автоколебания всех переменных модели; рис. 2).

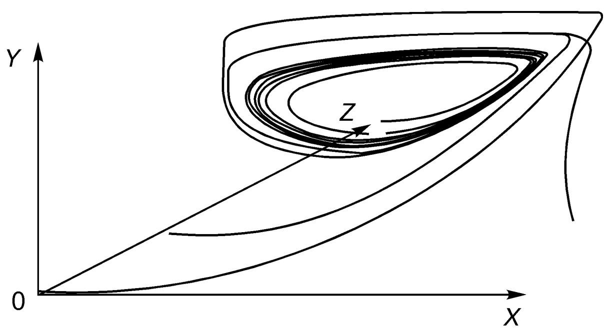

Рис. 2. Циклический режим.

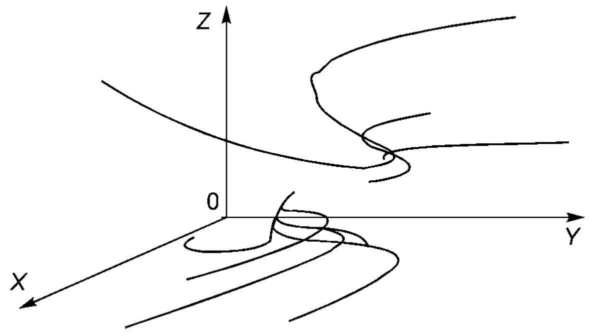

Рис. 3. Триггерный режим. В зависимости от начальных значений система стабилизируется на одном из двух устойчивых уровней.

4. Рассмотрим случай, когда у функции угнетения γ имеется минимум при ненулевой плотности. Следуя работе М. Д. Корзухина [1], для численных расчетов на ЭВМ выбрана функция γ, имеющая вид

$$\gamma = a\,(w - b)^n + c,$$

где n – четное целое число, $a, b, c \equiv \mathrm{const} > 0$ – положительные параметры. Параметр b является тем пороговым значением, до которого увеличение числа деревьев верхних ярусов оказывает положительное влияние на выживаемость подроста. Превышение этого порога приводит к монотонному негативному воздействию, обусловленному ухудшением световых условий. Пусть

$$G = \frac{c + f}{a} - b_n\,(1 - \frac{2}{n + 1}\,)^{n - 1}.$$

Если выполняется неравенство $G \geq 0$, то тогда в фазовом пространстве системы имеется не более одной особой точки. В этом случае в модели реализуются динамические режимы, представленные на рис. 1 и 2. При выполнении обратного неравенства возможна реализация режимов с тремя стационарными точками. На рис. 3 представлены результаты численных расчетов для случая, когда в фазовом пространстве системы реализуется триггерный режим с двумя устойчивыми состояниями равновесия.

Таким образом, в рамках модели (3) при немонотонном угнетении подроста возможна реализация следующих режимов функционирования системы: стабилизация численности деревьев на единственном ненулевом уровне (в фазовом пространстве системы имеется лишь одно глобально устойчивое равновесие); стабилизация численности деревьев на одном из двух ненулевых равновесий (в зависимости от начальных значений; триггерный режим с двумя устойчивыми положениями равновесия); режим периодического изменения численности деревьев (в фазовом пространстве системы имеется устойчивый предельный цикл).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ рассмотренной модели динамики трехвозрастного растительного ценоза показал, что при подавлении прироста численности деревьев нижнего яруса деревьями более высоких ярусов осцилляторные режимы сохраняются. Подобные режимы наблюдаются как в случае монотонного угнетения подроста деревьями верхних ярусов, так и при немонотонном, когда на выживаемость подроста рост числа деревьев верхних ярусов оказывает положительное влияние.

В отличие от моделей, рассмотренных ранее, в (3) отсутствуют режимы неограниченного роста числа деревьев. Однако, несмотря на введенные дополнительные ограничения, элиминирующие подобные нереальные ситуации, в рамках модели сохранились динамические режимы, которые наблюдаются и в модели М. Д. Корзухина (1): осцилляторный, когда численность деревьев всех ярусов совершает периодические колебания, и триггерный, когда в зависимости от начальных значений численность асимптотически стабилизируется на одном из двух ненулевых уровней. Необходимо отметить, что триггерный режим модели (3) качественно отличается от такового, реализующегося в рамках модели М. Д. Корзухина (1) – триггерный режим в (1) включал тривиальное равновесие и в зависимости от начальных значений численности популяция либо вырождалась, либо стабилизировалась на единственном ненулевом уровне.

Следует, однако, указать на один нереальный эффект, характерный для всех рассмотренных моделей. Предположим, что численность деревьев второго и третьего ярусов равна нулю, а численность подроста отлична от нуля. Процесс расслоения популяции – торможение роста одних особей и переход части особей во второй ярус, – требует вполне определенного времени, и в течение этого времени численность деревьев верхних ярусов будет равна нулю.

В то же время при указанных начальных условиях в течение любого (даже достаточно малого) времени значения переменных, соответствующих численности деревьев верхних ярусов, возрастают и становятся отличными от нуля. Устранение этого эффекта требует не только определенной модификации самих моделей, но и использования иного математического аппарата. Видимо, в рамках систем обыкновенных дифференциальных уравнений этот эффект не устраним.

ЛИТЕРАТУРА

1. М. Д. Корзухин, Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, Л., Гидрометеоиздат, 1980, 3, 162–178.
2, В. Л. Гавриков, Анализ структуры древесных ценозов, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1985, 50–70.
3. М. Д. Корзухин, В. К. Мицкявичус, М. Я. Антоновский, Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, Л., Гидрометеоиздат, 1989, 12, 284–310.

On a Model of Three-Age Time Course of Forests

L. V. NEDOREZOV, T. L. SCHEDRINA*

Institute of Molecular Biology and Biophysics, Siberian Branch of the Russian Acad. Med. Sci

**Novosibirsk State University*

A modification of M.D. Korzukhin's mathematical model of the age structure of forest coenosis is considered in this work. It is suppost that the rate of appearance of undergrowth is inversely proportionate to the amount of trees of older age classes. Trees of both the average and the oldest age affect the intensity of death-rate of regrowth.

The presented model liquidates a number of problems, emerging in the initial model of M. D. Korzukhin, related to a regame of forest destruction and possibilities of an unlimited growth of the number of trees. It is shown that within the framework of this model there is a flip-flop regime, characterizing the presence of two steady stationary states of the system, an oscillatory regime with a stable limit cycle in the phase space of trajectories of the system, as well as a regime of monotonous stabilizations of the numbers at a unique nonzero level.