

Моделирование динамики однопородных древостоев

Г. П. КАРЕВ, Ю. И. СКОМОРОВСКИЙ

*Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН
117418 Москва, ул. Новочеремушинская, 69*

АННОТАЦИЯ

Построена математическая модель динамики однопородных древостоев. Модель имеет эколого-физиологическое обоснование, содержит небольшое число входных параметров, имеет блочную структуру и достаточно удобна для идентификации. С помощью модели вычисляются основные таксационные показатели древостоев: численность, средняя высота, диаметр и объем дерева, запас и отпад. Получена высокая степень совпадения расчетных и табличных данных для древостоев различных пород и бонитетов.

ВВЕДЕНИЕ

В моделировании динамики лесных объектов выделяются два направления: "регрессионное" и "эколого-физиологическое". Первое направление широко используется в практике лесного хозяйства для учета лесов, мониторинга, проектирования лесохозяйственных мероприятий, в задачах таксации. Регрессионные методы (или просто полуэмпирические обобщения экспериментальных данных) являются основой моделей как краткосрочного характера, например моделей актуализации в рамках непрерывного лесоустройства, так и прогнозного типа – целевые программы лесовыращивания, оптимального лесопользования и др. В течение многих десятилетий они были практически единственным средством описания естественной динамики древостоев и отражения представлений об оптимальности их структуры и режима функционирования (например, уравнения Вебера и Эйхгорна использовались Тюриным для построения таблиц хода роста). При этом проблема точности описания усложнялась по мере возрастания времени прогноза, сложности древостоя и изменения условий существования; в значительной степени это связано с тем, что параметры регрессионных соотноше-

ний, как правило, не имеют "физического смысла" и могут непредсказуемым образом изменяться при изменении внешних условий.

Эколого-физиологические, или "объясняющие", модели используют зависимости и переменные, имеющие прямое эколого-физиологическое истолкование; в их основу кладется некоторое представление о механизмах функционирования моделируемого объекта. Верификация и идентификация моделей производятся по экспериментальным данным, что позволяет проверять гипотезы, положенные в основу модели.

Область применения эколого-физиологических моделей была ограничена в основном познавательными и теоретическими проблемами, однако в последние годы (особенно после появления и широкого распространения гЭП-моделей лесных экосистем) они приобретают практическое значение, по крайней мере в следующих отношениях:

– как основа регионально адаптированных моделей имитационного типа, которые используются в системах обработки первичной информации и позволяют заменять реальный биологический эксперимент компьютерным в задачах прогнозирования конкретных ситуаций;

– как метод оценки и прогноза долговременных последствий изменения окружающей среды, например глобальных климатических изменений;

– как средство получения базовых ("невозмущенных") траекторий динамики моделируемого объекта, а также его стационарных (климатических) состояний для последующего сравнения естественной динамики с поведением под влиянием антропогенных воздействий, в частности, выявления и анализа критических режимов и нагрузок, что входит в круг задач мониторинга лесных экосистем;

– как метод исследования динамики сложных древостоев.

Возникающая иногда дискуссия, связанная со сравнением и противопоставлением описанных направлений моделирования, представляется нам бесплодной, так как регрессионные и "объясняющие" модели имеют в значительной степени не совпадающие области применения (например, нет смысла привлекать сложные эколого-физиологические модели для решения стандартных задач таксации, которые успешно решаются с помощью регрессионных моделей).

Эколого-физиологические модели можно (условно) разделить на имитационные и аналитические. Подробные имитационные модели используют большое количество переменных и параметров, которые подбираются для возможно более точного описания конкретного объекта (дерево определенной породы, лес в конкретных условиях внешней среды) с последующим прогнозом на сравнительно короткое время. Объем модели обычно не позволяет проанализировать влияние большого количества параметров на поведение системы. Для изучения зависимости качественного поведения моделируемой системы от небольшого количества ведущих параметров применяются аналитические модели, описывающие динамику существенных переменных и параметров. Как правило, они не ставят своей целью воспроизвести точную динамику моделируемого объекта, но позволяют выяснить качественные особенности его поведения, возможные изменения в зависимости от вариации параметров, изучить предельные режимы изменения пространственных границ.

Несмотря на большое количество различных моделей древостоев и лесных экосистем

(см., например, обзоры [1, 2]), нет и, по-видимому, не может быть универсальных моделей, пригодных для использования в любых задачах.

Первые математические эколого-физиологические модели фитоценозов, в частности древостоев, оперировали с глобальными характеристиками – общее количество усвоенной энергии, продуктивность и др. Например, известная модель Г. Ф. Хильми [3], несмотря на некоторую "переупрощенность", удобна тем, что описывает непосредственно динамику запаса древостоя. Модель сводится к уравнению

$$dW/dt = \eta (A - W(t_0)),$$

которое имеет решение

$$W(t) = A - (A - W(t_0)) \exp(-\eta(t - t_0)),$$

где A – предельное, $W(t_0)$ – начальное значение запаса, η – доля биомассы древостоя, теряемая за год. Это уравнение дает хорошее совпадение с табличными данными по запасу различных древостоев. Однако ограниченность модели Хильми видна из того обстоятельства, что графиком функции $W(t)$ является кривая с насыщением, и, следовательно, модель не может описать динамику запаса на поздних стадиях развития одновозрастного древостоя.

Позднее фитоценоз стал рассматриваться как система, состоящая из большого числа взаимодействующих отдельных объектов – растений; математическая модель строилась как синтез модели развития отдельного растения и модели взаимодействия (обычно конкуренции) растений между собой.

Примером хорошо проработанной эколого-физиологической модели популяции является модель РУУ-1 [4], примененная для описания роста хвойных; модель следует рассматривать как исследовательский инструмент, поскольку ее объем и сложность затрудняют многократное использование.

К настоящему времени сформировались некоторые общие принципы построения моделей отдельного растения, кратко сводящиеся к следующим.

Один из основных методов моделирования – составление балансовых соотношений (обычно в форме законов сохранения). Первой балансовой моделью растения считается уравнение Берталанфи (1942), описывающее скорость из-

менения массы как разность между интенсивностями фотосинтеза и дыхания с учетом экологических параметров. На основе балансового принципа в форме закона сохранения энергии И. А. Полетаевым [5] предложена простая, но эффективная модель роста свободно растущего дерева (основная идея которой используется ниже). Балансовые соотношения в той или иной форме применяются в подавляющем большинстве современных моделей высших растений, учитывающих деление растений на отдельные органы. В таких моделях важными частями являются субмодели транспорта и распределения ассимилятов между частями и органами растения, а модель в целом представляет собой систему балансовых соотношений между компартаментами модели. В динамических моделях балансовые соотношения обычно записываются в виде системы дифференциальных уравнений, связывающих скорости протекания процессов, часто в соответствии с "принципом лимитирующих факторов" Либиха-Полетаева.

Согласно этому принципу, ставшему одним из основных конструктивных методов построения математических моделей, интенсивность выходного процесса в каждый момент времени определяется наименее интенсивной компонентой входного процесса. В моделях развития растений в качестве внешних факторов обычно выступают физиологически активная радиация (ФАР), концентрация CO_2 , влажность, температура, питательные вещества и т. п. Ряд моделей высших растений, от простейших до многокомпарментных [5–8], построен в рамках математической теории L-систем на основе принципа лимитирующих факторов. И. А. Полетаевым предпринята (к сожалению, не законченная) попытка построения физиологически обоснованной "эталонной" модели высшего растения, описывающей всю историю его развития "от семени до семени". Доведенный С. А. Тресковым [9] до компьютерной реализации вариант модели содержал более 500 уравнений и был разбит на блоки-субмодели, построенные на основе современных физиологических представлений и систематически применяемых принципов теории L-систем.

Очень перспективным и обоснованным с эволюционной точки зрения, но сравнительно

мало применяемым (в основном вследствие математических трудностей) является принцип оптимальности, используемый как на популяционном, так и на организменном уровне моделирования. Одна из первых достаточно детальных моделей роста дерева, использующих этот принцип, построена в работе [10], где предполагалось, что процесс распределения ассимилятов максимизирует прирост биомассы. Модели оптимального онтогенеза (в смысле оптимального распределения ресурса на рост и размножение, а также защиту в условиях конкуренции) изучались в работах [4, 11, гл. 5 и др.].

Принцип оптимальности, как оказалось, связан с известным эмпирическим "законом Ципфа" [12] (описывающим ранговые распределения самой различной природы). Этот закон является решением задачи оптимизации распределения ресурсов в условиях свободной конкуренции. Он послужил одним из источников для построения теории фракталов [13], все более входящей в арсенал моделирования растений и растительных сообществ [14–16]. Закон Ципфа–Парето–Мандельброта также становится общим принципом моделирования; его применение в биологических и экологических задачах позволяет, в частности, по "наблюдаемой" части распределения некоторой величины предсказать значения "ненаблюдаемых" частей – например, по значениям фитомассы надземных частей растения предсказать значение фитомассы его корней.

Наконец, одним из наиболее удобных и широко используемых общих подходов как для описания связей между размерами различных органов дерева, так и при моделировании древостоя является "принцип аллометрии" (перекликающийся с законом Ципфа по области применения и по математической форме), согласно которому подобие как соотношение между различными частями организма в ходе роста сохраняется и выражается степенной зависимостью

$$y = ax^b.$$

Использование аллометрических соотношений позволяет резко уменьшить количество независимых переменных модели. Подробное изложение этого круга вопросов дано в монографии [17].

Эти принципы в той или иной степени используются в большинстве эколого-физиологических моделей, в том числе в широко применяемых в последние годы имитационных гэг-моделях [18]. Модели этого класса находятся вне конкуренции при моделировании лесных экосистем в привязке к конкретным условиям произрастания в сравнительно небольших пространственных и временных масштабах. Однако одно из основных достоинств гэг-моделей – "отслеживание судьбы" каждого отдельного гэпа и даже каждого отдельного дерева в гэпе – превращается в главное препятствие при попытках использования гэг-моделей для моделирования лесного фонда в масштабах лесных хозяйств, экорегионов и т. п., а также на больших промежутках времени. Возможности преодоления этих трудностей в теории и применении гэг-моделей обсуждаются в работе [19].

Перспективным является совместное использование аналитических и имитационных эколого-физиологических моделей, когда первые выступают как основные блоки для вторых. Задача построения таких блоков – весьма актуальна в связи с широкомасштабным применением гэг-моделей, их распространением на ландшафтный уровень моделирования и попытками применения для исследования последствий глобальных климатических и антропогенных воздействий. С ней тесно связана представляющая самостоятельный интерес задача построения эколого-физиологических идентифицированных моделей динамики древостоев, позволяющих вычислять основные таксационные показатели в рамках единой модели. В качестве одного из возможных решений этих задач предлагается построенная в данной работе "динамическая модель хода роста" ДМХР (в двух вариантах).

Место ДМХР среди других моделей древостоев и лесных экосистем можно описать следующим образом. Она базируется на сравнительно простых, но имеющих эколого-физиологическое обоснование моделях роста, смертности и конкуренции с минимальным набором независимых переменных, имеет сравнительно небольшое число интерпретируемых входных параметров для описания лишь главных факторов внешней среды и строения древостоя и дает "на выходе" основные таксационные характеристики древостоев, включаемые в таблицы

хода роста. Контрольное требование, предъявляемое к этой модели – давать высокую степень совпадения при соответствующих значениях параметров с таблицами хода роста (мы рассматриваем таблицы хода роста как стандартные и наиболее доступные данные возрастной динамики основных таксационных показателей и не вдаемся в обсуждение вопроса о том, в какой степени таблицы хода роста нормальных древостоев отражают динамику реальных древостоев). Удобство и качественное отличие динамических моделей от (статических) таблиц состоит в принципиальной возможности отслеживать изменения в ходе роста древостоя в зависимости от изменений характеристик внешних условий, густоты, видового состава и т. п. путем изменения соответствующих параметров модели.

СТРУКТУРА МОДЕЛИ ДМХР

Современные модели динамики древостоев и лесных экосистем содержат большое количество параметров (например, в модели РУУ-1 их количество измеряется десятками, а в гэг-моделях – сотнями), при этом многие из них не могут быть определены из натуральных данных. Поэтому задача идентификации параметров модели является весьма трудоемкой, особенно в случае, когда все уравнения модели связаны друг с другом и, следовательно, все параметры модели должны определяться одновременно. Задача облегчается для моделей, имеющих блочную структуру, т. е. когда система уравнений модели может быть разбита на отдельные блоки, так что параметры, входящие в разные блоки, могут определяться независимо друг от друга. Обычно такое разбиение имеет вынужденный характер и существенно огрубляет модель.

Гораздо меньшей степенью вынужденного огрубления при том же удобстве идентификации обладают модели с "треугольной" структурой. В этом случае переменные модели упорядочиваются так, что динамика каждой переменной зависит только от предыдущих переменных (и не зависит от последующих), и, значит, параметры модели могут определяться группами для каждой переменной последовательно.

Именно такой структурой обладает модель ДМХР.

Переменные модели: 1) N – число стволов, шт./га; 2) H – средняя высота, м; 3) D – средний диаметр, см; 4) V – средний объем дерева, м³; 5) W – запас, м³/га; 6) O – отпад, м³/га.

МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ

Модель динамики численности имеет особую важность для достаточно точной оценки запаса древостоя.

Несмотря на большое число полуэмпирических моделей изреживания древостоев (см. обзоры [1, 20], монографии [4, гл. 1, 11, гл. 5], удовлетворительной теории динамики численности древостоев еще не существует. Значительная часть теоретических работ в этой области посвящена исследованию зависимости "размер–густота"; в соответствии с назначением модели ДМХР, мы ограничиваемся моделированием зависимости "густота–возраст". Анализ качественного поведения экспериментальных кривых численности одновозрастного насаждения, где выделяются четыре "фазы развития", приведен, например, в [11, гл. 5].

Графики известных формул изреживания, как правило, не обладают теми же качественными особенностями, что и экспериментальные кривые (имеется в виду выделение "фаз развития" и наличие точки перегиба, рис. 1). Исключением является формула Терсковых [21], дающая в двойном логарифмическом масштабе ломаную линию, в которой наличие "фаз развития" и существование точки перегиба как границы между различными стадиями развития древостоя просто постулируется.

С другой стороны, количественное совпадение расчетных значений численности с данными таблиц хода роста и с данными на пробных площадях также оставляет желать лучшего для большинства из существующих формул изреживания.

Характер кривой изреживания до некоторой степени удается воспроизвести в эколого-физиологических моделях, где обычно предполагается, что процесс гибели состоит из двух стохастически независимых компонент: возрастной и конкурентной. Подобные модели используются как составные части в некоторых гЭП-моделях динамики древостоев [18, 22]. Хо-

тя ряд известных моделей изреживания укладывается в эту схему, она не является исчерпывающей. Так, в работе [23] изучается компонента смертности, названная авторами дискриминационной, которая проявляется в виде интенсивной гибели деревьев, отставших в своем развитии от "среднего" по популяции дерева. Формальное отличие дискриминационной компоненты от конкурентной состоит в том, что последняя действует даже в древостоях, состоящих из тождественных деревьев, в которых дискриминационная компонента по определению отсутствует. В то же время сравнительно небольшие отличия в условиях освещенности, питания и т. п. для деревьев, близких по размерам, приводят к близким значениям конкурентной смертности и не могут полностью объяснить интенсивную гибель отставших в развитии деревьев. В работе [24] построена математическая модель изреживания, учитывающая все три компоненты смертности, которая при соответствующем подборе параметров дает удовлетворительное согласие с качественным и количественным поведением кривой численности. Эта модель имеет в основном теоретическую ценность; так, с ее помощью удастся построить математическую модель, описывающую процесс образования ценона из исходной субпопуляции близковозрастных деревьев в результате действия дискриминационной компоненты смертности [23]. В то же время относительная сложность и большое количество внутренних параметров в этой модели делают ее неудобной для применения в практических расчетах.

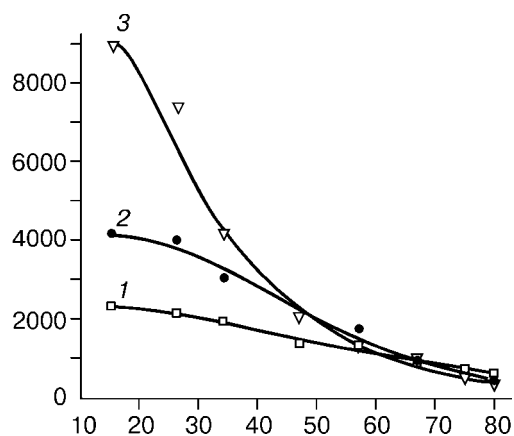


Рис. 1.

$$\left. \begin{aligned} dn_1/dt &= -b_1 n_1 - d_1 n_1 \\ dn_2/dt &= b_1 n_1 - b_2 n_2 - d_2 n_2 \\ \dots \dots \dots \\ dn_{m-1}/dt &= b_{m-2} n_{m-2} - b_{m-1} n_{m-1} - d_{m-1} n_{m-1} \\ dn_m/dt &= b_{m-1} n_{m-1} - d_m n_m \end{aligned} \right\} \quad (1)$$

Таким образом, остается актуальной задача построения феноменологической модели самоизреживания древостоев, которая удовлетворяла бы следующим требованиям: она должна быть достаточно простой и содержать малое число параметров, имеющих ясный "физический" смысл; качественное поведение модели должно отвечать кривой на рис. 1; при соответствующих значениях параметров должно достигаться удовлетворительное количественное совпадение решения модели с "экспериментальными" данными (под которыми подразумеваются данные по динамике численности древостоев на пробных площадях и таблицы хода роста).

Особенностью предлагаемой модели динамики численности популяции (процесса гибели) является отказ от предположения о тождественности особей, составляющих популяцию. Эта модель далее конкретизируется для описания динамики численности популяций деревьев.

Основные постулаты модели:

1) популяция может быть разделена на m непересекающихся групп с численностями $n_1(t), \dots, n_m(t)$;

2) особи, принадлежащие k -й группе, гибнут с интенсивностью d_k ;

3) выжившие особи k -й группы при $k < m$ переходят в $(k + 1)$ -ю группу с интенсивностью b_k .

Из этих постулатов вытекает следующая система (см. (1)).

В применении к популяциям деревьев модель (1) допускает несколько возможных интерпретаций: k -й группе может отвечать возрастной период (латентный, прегенеративный, генеративный, постгенеративный) либо, более дифференцированно, k -е возрастное состояние деревьев. Другой интерпретации, более естественной для данного случая, соответствует разделение деревьев по уровням жизненности: нормальная, пониженная, низкая, сублетальная.

Зависимость интенсивности смертности и переходов от номера группы позволяет иссле-

довать динамику численности популяции со сложной внутренней структурой. Однако чрезмерная общность и отсутствие ограничений на количество групп и на зависимости интенсивностей смертности и перехода от номера группы могут лишить модель эвристического содержания. Например, если разбить популяцию деревьев на "группы", соответствующие десятилетним возрастным интервалам, то подходящим выбором коэффициентов модели, очевидно, можно со 100 % совпадением описать данные любой таблицы хода роста, но пользы от такой модели не больше, чем от численной аппроксимации табличных значений. Наибольшую ценность имеют максимально простые модели, которые, в соответствии с принципом Оккама, не содержат "лишних сущностей", однако удовлетворительно описывают рассматриваемый круг явлений.

Поэтому ограничимся случаем одинаковых интенсивностей переходов между группами и одинаковых интенсивностей смертности во всех группах, кроме последней, т. е.

$$d_k = a_1 \text{ при всех } k < m, \quad d_m = a_3, \quad b_k = a_2 \text{ при всех } k,$$

где a_1, a_2, a_3 — постоянные.

В этом случае решение системы (1) может быть записано явно, а именно, если заданы численности всех групп в начальный момент t_0 , то

$$n_k(t) = \exp [-(a_1 + a_2)(t - t_0)] \times \\ \times \sum_{s=1}^k n_s(t_0) [a_2(t - t_0)] / (k - s)!,$$

при $k < m$,

$$n_m(t) = \exp[-a_3(t - t_0)] \{ n_m(t_0) + a_2 \times \\ \times \sum_{s=1}^m n_s(t_0) a_2^{m-s} / (m - s)! \times \\ \times \int_0^{t-t_0} \exp [-(a_3 - a_1 - a_2)u] u^{m-s} du \}.$$

Интеграл в последнем равенстве является табличным и также может быть записан в явном (но весьма громоздком) виде. Таким образом, при фиксированном числе классов модель (1) зависит всего лишь от трех параметров, и ее решение может быть записано в явном виде.

Нетрудно показать, что условием существования точки перегиба t_p кривой численности, описываемой моделью (1), является неравенство $a_1 < a_3$. Компьютерные эксперименты показывают, что при увеличении количества групп m происходит рост величины t_p , а "крутизна перегиба" уменьшается. Многочисленные эксперименты по идентификации параметров модели (1) и сравнение (по критериям среднеквадратичного и максимального отклонений) решений с табличными данными динамики численности различных древостоев позволили сделать следующие выводы.

1. Отсутствие в модели промежуточных групп, т. е. случай $m = 2$, не позволяет добиться достаточно высокого совпадения расчетных и табличных данных.

2. Увеличение количества промежуточных групп ($m > 3$) не приводит к значимому уменьшению отклонения по сравнению со случаем $m = 3$.

3. Предположение о том, что начальные численности $n_k(t_0)$ при $k > 1$ отличны от 0, не дает значимого уменьшения отклонения по сравнению со случаем, когда предполагается, что в начальный момент все деревья находятся в первой группе (т. е. $n_1(t_0) = N(t_0)$).

Таким образом, применительно к моделированию изреживания древостоев мы приходим к следующему варианту общей модели (1):

$$\left. \begin{aligned} N(t) &= n_1(t) + n_2(t) + n_3(t); \\ dn_1/dt &= -a_1 n_1 - a_2 n_1 \\ dn_2/dt &= a_2 n_1 - a_1 n_2 - a_2 n_2 \\ dn_3/dt &= a_2 n_2 - a_3 n_3 \end{aligned} \right\} \quad (2)$$

с начальными условиями $n_1(t_0) = N(t_0)$, $n_2(t_0) = n_3(t_0) = 0$.

Решение этой системы дается формулой:

$$N(t) = N(t_0) \exp [-(a_1 + a_2)(t - t_0) \{ 1 + a_2 \cdot$$

$$\cdot (t - t_0) + a_2^2 (t - t_0)/(a_3 - a_1 - a_2) - a_2^2/(a_3 - a_1 - a_2)^2 [1 - \exp((a_1 + a_2 - a_3) \times (t - t_0))] \}. \quad (3)$$

Параметры a_1, a_2, a_3 (и в необходимых случаях $N(t_0)$) подлежат определению. Заметим, что поскольку в модели (2) в начальный момент времени все деревья, по предположению, находятся в первой группе, то параметр a_1 может быть интерпретирован как интенсивность смертности в начальном возрасте, а параметр a_3 — как интенсивность смертности в поздних возрастах.

Результаты верификации и компьютерных экспериментов с моделью (3), описанные ниже, показали, что построенная модель динамики численности удовлетворительно решает поставленную задачу: модель имеет ясное эвристическое содержание, зависит лишь от трех параметров, качественное поведение модели отвечает особенностям экспериментальных кривых, во всех без исключения случаях получена высокая степень совпадения расчетных и табличных данных динамики численности однопорodных древостоев различных пород и бонитетов.

ОСНОВНЫЕ УРАВНЕНИЯ МОДЕЛИ ДМХР-1

Формула (3) принимается в качестве первого уравнения ДМХР-1. Известно сравнительно мало моделей, в которых высота и диаметр являются независимыми переменными. Как правило, в качестве независимой переменной выбирается одна из этих величин, а другая вычисляется по какой-либо явной формуле, например по формуле Митчерлиха:

$$H = b_1 + (b_2 - b_1) \cdot \{ 1 - \exp[-b_3 \cdot (D - D \cdot (t_0))/(b_2 - b_1)] \}, \quad (4)$$

или с помощью параболической зависимости

$$H = b_1 + b_2 \cdot D + b_3 \cdot D^2,$$

где b_1, b_2, b_3 — постоянные. Эти формулы дают высокую (и практически одинаковую, около 1 % среднеквадратичного отклонения) степень

совпадения с табличными значениями высот при подстановке табличных значений диаметров. Мы используем формулу (4), и определение входящих в нее параметров является следующим шагом идентификации модели ДМХР.

Основное уравнение роста объема дерева в модели ДМХР представляет собой балансовое соотношение типа "закона сохранения энергии", восходящее к работе [5] (аналогичные соотношения использовались во многих других моделях [6, 8, 11]):

$$dV/dt = c_1E - c_2VH - c_4B,$$

где первое слагаемое в правой части равно интенсивности фотосинтеза, второе – расходы на транспорт ассимилятов, третье – расходы на дыхание, c_1, c_2, c_4 – постоянные. Возможны два варианта учета расходов на дыхание: $B \equiv E$ либо $B \equiv V$ в обоих случаях получаем уравнение

$$dV/dt = c_1E - c_2VH - c_4V, \quad (5)$$

где в случае $B \equiv E$ коэффициент $c_4 = 0$.

Для описания зависимости интенсивностей фотосинтеза и солнечной радиации чаще всего используются функции типа Михоэлиса-Ментена [25], например,

$$E = \min(aI, E_{\max}),$$

$$E = aI E_{\max} / (aI + E_{\max}),$$

где I – интенсивность радиации, a – начальный наклон кривой продуктивности E , E_{\max} – максимально возможное значение продуктивности фотосинтеза (обзор некоторых более подробных моделей приведен в книге [4]).

Из этих формул видно, что при относительно малых значениях I , например, в светолимитированных древостоях бореальной зоны, интенсивность фотосинтеза можно считать пропорциональной скорости поступления световой энергии (заметим, что использование более точной гиперболической зависимости не приводит к увеличению точности модели).

Вычисление величины I является, вообще говоря, трудной задачей. Известно [26], что функция пропускания света определяется рядом внешних и внутренних факторов, из которых среди первых основными являются высота солнца над горизонтом и облачность, а среди вто-

рых – количество и распределение листовой поверхности.

Попытки математического описания радиационного режима в растительном покрове развиваются в следующих основных направлениях:

1. Моделирование растительного покрова геометрическими фигурами.

2. Моделирование растительного полога светопоглощающим "мутным слоем".

3. Построение моделей кроны и растительного полога как фрактальных объектов.

Описание неоднородного растительного полога с помощью геометрических фигур основано на вычислении его прозрачности – вероятности прохождения случайного луча через полог без пересечения с элементами полога. Ряд основных результатов этого направления содержится в монографиях [26, 27], где предложено моделировать кроны деревьев с помощью полупрозрачных тел вращения [28], близкий подход использован для построения весьма детальной имитационной модели [11, гл. 4], и рассмотрены задачи конкуренции за свет в древесной популяции, которая моделируется системой плоских вертикальных либо горизонтальных экранов.

В моделях второго направления растительный полог представляется как светопоглощающий слой, неоднородный по вертикали и однородный по горизонтали. Предполагается, что зависимость коэффициента пропускания света от архитектуры растительности описывается принятым в физике законом Ламберта–Бэра, по которому относительное ослабление солнечной радиации в элементарном слое пропорционально плотности растительного покрова в этом слое и толщине слоя (модель Монси-Саеки).

Нетрудно показать (см., например, [7]), что в этом случае интенсивность поступления световой энергии к дереву в однородном по горизонтали древостое равна

$$I = (1 - \exp(-c_3NS)) / (c_3N), \quad (6)$$

где $c_3 = \text{const}$ – коэффициент экстинкции, S – фотосинтезирующая поверхность дерева.

Существуют различные подходы для определения величины S , например, в модели FORSKA [22] S является независимой динамической переменной, скорость роста которой является функцией диаметра. В моделях, где S является вспомогательной величиной, обычно принимаются менее детальные способы оценки S типа аллометрических соотношений, например, из

соображений размерности принимаются простейшие предположения $S \cong D^2$ либо $S \cong H^2$.

В ряде работ последнего времени развивается представление о кроне как о совокупности большого числа самоподобных элементов (ветвей с листьями) различных масштабов, не являющейся ни двумерным, ни трехмерным объектом, но сочетающей в себе свойства обоих, т. е. фракталом. Высказано предположение, что характеристики кроны как фрактального объекта являются инвариантами вида, и в этом смысле их подсчет представляется весьма полезным для анализа строения и динамики лесного полога [14, 18, 20]. В этом случае в качестве первого шага естественно положить

$$S \cong D^d \quad (7)$$

(либо $S \cong D^d$, в зависимости от выбора линейного элемента модели), где d равно фрактальной размерности кроны, $2 \leq d < 3$. Дальнейшее развитие теории связано с вычислением индекса листовой поверхности для различных моделей популяций деревьев, который выражается через параметры отдельных деревьев (распределение листовой поверхности и фрактальную размерность кроны) и текущее распределение популяции, что приводит к большому разнообразию окончательных моделей.

В модели ДМХР-1 принято соотношение (7) при $d = 2$ (с открытой возможностью использовать d в качестве оцениваемого параметра). Уравнения (5)–(7) позволяют получить уравнение роста диаметра. Объем дерева вычисляется по формуле

$$V = \pi/4fHD^2, \quad (8)$$

где f – видовое число.

$$\begin{aligned} N(t) &= N(t_0) \exp[-(a_1 + a_2)(t - t_0)] \cdot \{1 + a_2(t - t_0) + a_2^2(t - t_0)^2 / (a_3 - a_1 - a_2) - a_2^2 / (a_3 - a_1 - \\ &\quad - a_2)^2 [1 - \exp((a_1 + a_2 - a_3)(t - t_0))]\} \\ dD/dt &= \{c_1 / ((\pi/4f)E - HD^2 [c_2H + (df/dt)/f])\} / \{2HD + D^2 dH/dD\}; \\ H &= b_1 + (b_2 - b_1) \cdot \{1 - \exp[-b_3 \cdot (D - D(t_0)) / (b_2 - b_1)]\}; \\ V &= \pi/4f HD^2; \\ W &= NV; \\ dO/dt &= -eV dN/dt, \end{aligned} \quad (13)$$

Подставляя (8) в (5) и производя дифференцирование, получим уравнение

$$dD/dt = \{c_1 / (\pi/4f) E - HD^2 [c_2H + c_4 + (df/dt)/f]\} / \{2HD + D^2 dH/dD\}, \quad (9)$$

где, согласно формуле (4),

$$dH/dD = b_3 \exp[-b_3 \cdot (D - D(t_0)) / (b_2 - b_1)]. \quad (10)$$

Запас древостоя W вычисляется по очевидной формуле

$$W = NV. \quad (11)$$

Величина суммарного отпада $O(t)$ определяется уравнением

$$dO/dt = -V_{\text{отп}}(t) dN/dt,$$

где $V_{\text{отп}}(t)$ – средний объем отпадающего дерева. Вычисление величины $V_{\text{отп}}(t)$ представляет собой задачу, которая не может быть решена в рамках модели, оперирующей только средними характеристиками деревьев (поскольку в отпад идут в основном деревья с минимальным объемом). Полагая в качестве первого приближения $V_{\text{отп}}(t)$ пропорциональным объему среднего дерева $V(t)$, получим

$$dO/dt = -eV dN/dt, \quad e = \text{const} \quad (12)$$

Это уравнение дает несколько огрубленную оценку величины отпада (по сравнению с другими переменными модели); более точное вычисление отпада требует рассмотрения модели с распределенными значениями основных переменных, например, к включению в модель не только средних значений, но и вторых моментов распределений основных переменных, что возможно (см. [24]), но приводит к значительному усложнению модели.

Расчеты показали, что в уравнениях роста (5), (9) коэффициент c_4 можно считать равным 0 без ухудшения точности модели. С учетом этого, выпишем теперь полную систему уравнений модели ДМХР-1:

где $E = (1 - \exp(-c_3 ND^2)) / (c_3 kN)$.

Модель имеет три независимых динамических переменных – численность, диаметр, отпад. Высота, средний объем дерева и запас выражаются явно через численность и диаметр.

Результаты исследования и верификации модели ДМХР-1 (некоторые из них приведены ниже) позволили сделать вывод: построенная модель с достаточно высокой точностью описывает динамику основных таксационных показателей различных однопорodных древостоев.

Однако в некоторых случаях эта модель может оказаться неприменимой: в основное уравнение роста объема отдельного дерева входят видовые числа, зависящие от породы, бонитета и возраста, которые в реальных ситуациях могут быть точно не известны. Кроме того, полезно иметь способ вычисления высоты дерева, не использующий значений диаметра, который традиционно измеряется на высоте 1,3 м. В этом случае появляется принципиальная возможность использовать модель для описания динамики древостоя в ранних возрастах. Поэтому возникает задача построить вариант модели, в котором высота и объем являются независимыми динамическими переменными, для вычисления которых не используются видовые числа.

МОДЕЛЬ ДМХР-2

Уравнение динамики численности (3) остается прежним.

Для вычисления высоты H используется следующее уравнение:

$$dH/dt = d_1 E_1 - d_2 H^2, \quad (14)$$

где

$$E_1 = (1 - \exp(-d_3 N H^2)) / (d_3 N H^2).$$

Это уравнение, являющееся модификацией уравнения Полетаева, получено и верифицировано в работе [7].

Для вычисления диаметра используется также формула Митчерлиха (4); выражая в ней диаметр через высоту, получим

$$D = D(t_0) + \ln [(b_2 - b_1) / (b_2 - H)] [(b_2 - b_1) / b_3]. \quad (15)$$

Уравнение роста объема отдельного дерева (5) несколько модифицируется:

$$dV/dt = c_1 E_2 - c_2 V H, \quad (16)$$

$$E_2 = (1 - \exp(-c_3 N D^2)) / (c_3 N),$$

а уравнения для запаса и отпада остаются без изменений:

$$W = N V; \quad (17)$$

$$dO/dt = -e V dN/dt.$$

Уравнения (3), (14)–(17) представляют собой полную систему уравнений модели ДМХР-2. В этом варианте модели, в отличие от предыдущего, высота и объем среднего дерева, наряду с численностью и отпадом, являются независимыми динамическими переменными.

Замечание. Применяя вместо (7) соотношение $S \cong H^d$, получим вариант уравнений (16), в котором вместо E_2 используется $E_3 = (1 - \exp(-c_3 N H^d)) / (c_3 N)$; в этом варианте все основные уравнения не зависят от диаметра и модель может быть использована для описания динамики древостоя в ранних возрастах. Однако точность этого варианта модели при $d = 2$ в старших возрастах несколько хуже; положение может быть исправлено, если рассматривать d в качестве дополнительного оцениваемого параметра.

РЕЗУЛЬТАТЫ ВЕРИФИКАЦИИ МОДЕЛИ И ВЫВОДЫ

Для верификации модели разработана программная система на основе пакета MatLab. Алгоритм поиска коэффициентов модели состоит в минимизации (средствами пакета MatLab) функционала относительного среднеквадратичного отклонения

$$S(X) = 100 \% \times$$

$$\times \sqrt{1/n \sum_{k=1}^n [(X(t_k) - X_{tab}(t_k)) / X_{tab}(t_k)]^2},$$

где $x_{tab}(t_k)$ – табличное, $x(t_k)$ – расчетное, зависящее от искоемых коэффициентов модели,

значение величины X в момент t_k . Программа предусматривает также возможность поиска коэффициентов, доставляющих минимум другим функционалам качества, в том числе максимальному относительному отклонению

$$S_{\max}(X) = 100 \% \max \{ |X(t_k) - X_{tab}(t_k)| / X_{tab}(t_k) \}$$

и абсолютному среднеквадратичному отклонению

$$S_{abs}(X) = \sqrt{1/n \sum_{k=1}^n [X(t_k) - X_{tab}(t_k)]^2}.$$

В программе предусмотрено два режима работы – автоматический поиск локального экстремума оцениваемого функционала исходя из заданных начальных условий, либо пошаговая оценка функционала с выведением на экран графика рассчитываемой величины X вместе с табличными данными, что позволяет дополнительно контролировать качество найденного приближения по неформальным критериям (например, форме кривой); кроме того, пользователю предоставляется удобная возможность изменения искомых коэффициентов модели с помощью системы линеек, находящихся на экране, с подвижными указателями значений коэффициентов.

Нахождение экстремума функции многих переменных сталкивается со стандартной трудностью – наличием большого количества локальных экстремумов, при этом могут существовать несколько различных наборов коэффициентов модели, дающих одинаково хороший результат (по выбранному критерию отклонения). Выбор одного из таких наборов требует дополнительных условий. Поэтому реальная процедура поиска коэффициентов модели представляет собой последовательное сочетание обоих режимов работы программы: определение области значений коэффициентов (желательно с использованием экспертных оценок) в пошаговом режиме с последующим автоматическим нахождением локального экстремума в этой области.

Для верификации модели ДМХР использовались данные по пробным площадям сосновых и еловых насаждений на территории лесной дачи ТСХА [29, табл. 20, 24, 98], данные хода

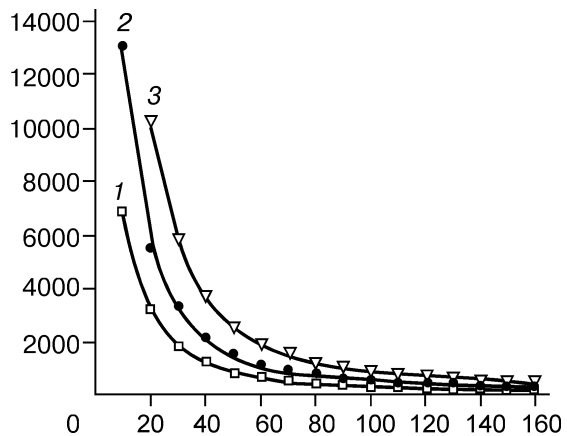


Рис. 2.

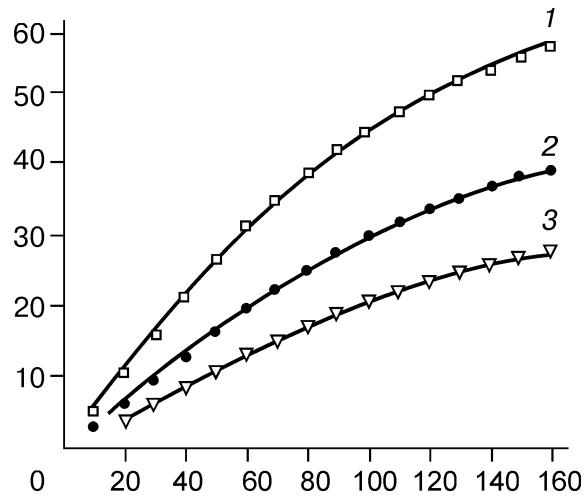


Рис. 3.

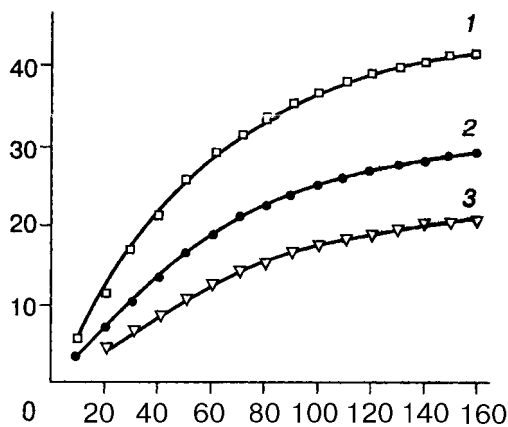


Рис. 4.

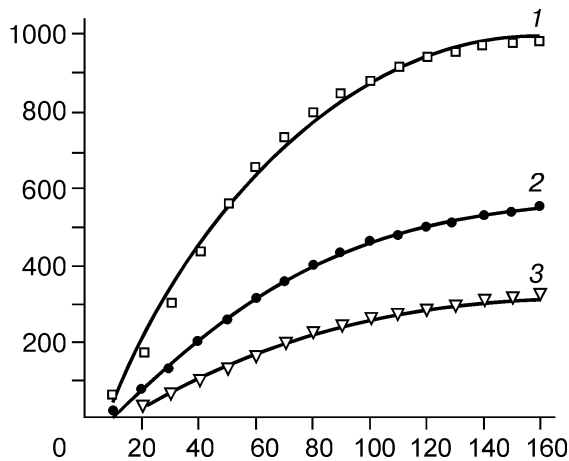


Рис. 5.

роста искусственных сосновых насаждений различной густоты [30, табл. 58], а также таблицы хода роста нормальных насаждений [31] различных пород и бонитетов.

В таблицах 1–3 приведены некоторые результаты верификации модели (значения коэффициентов и отклонения) для нормальных сосновых насаждений бонитетов 1б, 2, 4, для хвойных насаждений на пробных площадях

ТСХА и для искусственных сосновых насаждений различной густоты.

Значения параметров уравнения (3) динамики численности соответствуют варианту расчета, в котором начальная численность $N(t_0)$ является оцениваемым параметром (мы считаем этот вариант, когда все табличные значения равноправны, более естественным по сравнению с вариантом, когда табличное значение $N(t_0)$ выделяется в качестве безусловно истинного; фиксация табличного значения $N(t_0)$ приводит к незначительному – не более 1 % – увеличению отклонений). Расчетные кривые динамики численности для пробных площадей [29, табл. 98] и нормальных сосновых насаждений бонитетов 1б, 2 и 3 изображены на рис. 1, 2 соответственно. Кривые, аппроксимирующие значения численностей в указанных случаях, имеют качественное различие – отсутствие (для нормальных насаждений) либо наличие (для насаждений на пробных площадях) точки перегиба, что приводит к существенно большим (на порядок) значениям коэффициента a_1 в первом случае по сравнению со вторым. Проводились также расчеты параметров модели для нор-

Т а б л и ц а 1

**Значения некоторых коэффициентов модели ДМХР-1
Нормальные сосновые насаждения различных бонитетов [29, табл. 130]**

	Численность	Высота	Диаметр	Запас	Отпад
Бонитет 1 б	$N(10) = 7070$				$e = 0,423$
	$a_1 = 4,54 \cdot 10^{-2}$	$b_1 = 5,58$	$c_1 = 1,35$		
	$a_2 = 1,73 \cdot 10^{-2}$	$b_2 = 56,9$	$c_2 = 7,29 \cdot 10^{-4}$		
	$a_3 = 6,8 \cdot 10^{-3}$	$b_3 = 121$	$c_3 = 3,16 \cdot 10^{-2}$		
	$S(N) = 1$	$S(H) = 1$	$S(D) = 1$	$S(V) = 1$	$S(O) = 4$
	$S_{\max}(N) = 10$	$S_{\max}(H) = 9$	$S_{\max}(D) = 4$	$S_{\max}(V) = 13$	$S_{\max}(O) = 25$
Бонитет 2	$N(10) = 11300$				$e = 0,423$
	$a_1 = 4,33 \cdot 10^{-2}$	$b_1 = 3,37$	$c_1 = 0,834$		
	$a_2 = 1,52 \cdot 10^{-2}$	$b_2 = 42,2$	$c_2 = 9,54 \cdot 10^{-4}$		
	$a_3 = 6,45 \cdot 10^{-3}$	$b_3 = 118$	$c_3 = 3,61 \cdot 10^{-2}$		
	$S(N) = 1$	$S(N) = 1$	$S(D) = 1$	$S(V) = 1$	$S(O) = 3$
	$S_{\max}(N) = 13$	$S_{\max}(H) = 1$	$S_{\max}(D) = 4$	$S_{\max}(V) = 12$	$S_{\max}(O) = 28$
Бонитет 4	$N(10) = 11300$				$e = 0,54$
	$a_1 = 4,33 \cdot 10^{-2}$	$b_1 = 3,37$	$c_1 = 0,429$		
	$a_2 = 1,52 \cdot 10^{-2}$	$b_2 = 42,2$	$c_2 = 8,44 \cdot 10^{-4}$		
	$a_3 = 6,69 \cdot 10^{-3}$	$b_3 = 104$	$c_3 = 7,43 \cdot 10^{-2}$		
	$S(N) = 1$	$S(H) = 1$	$S(D) = 1$	$S(V) = 1$	$S(O) = 3$
	$S_{\max}(N) = 13$	$S_{\max}(H) = 2$	$S_{\max}(D) = 4$	$S_{\max}(V) = 5$	$S_{\max}(O) = 20$

Т а б л и ц а 2

**Значения некоторых коэффициентов модели ДМХР-2
Постоянные пробные площади ТСХА
Сосновые насаждения [29, табл. 20] еловые насаждения [29, табл. 24]**

	Численность	Высота	Запас
Сосна	$N(10) = 6330$		
	$a1 = 5,98 \cdot 10^{-2}$	$h1 = 3,98 \cdot 10^{-1}$	$v1 = 5,0 \cdot 10^{-1}$
	$a2 = 4,89 \cdot 10^{-2}$	$h2 = 3,47 \cdot 10^{-4}$	$v2 = 2,22 \cdot 10^{-4}$
	$a3 = 1,99 \cdot 10^{-2}$	$h3 = 121 \cdot 10^{-3}$	$v3 = 8,27 \cdot 10^{-3}$
	$S(N) = 1$ $S_{\max}(N) = 5$	$S(H) = 1$ $S_{\max}(H) = 3$	$S(V) = 1$ $S_{\max}(V) = 4$
	Численность	Высота	Запас
Ель	$N(10) = 5450$		
	$a1 = 1,75 \cdot 10^{-4}$	$h1 = 8,28 \cdot 10^{-1}$	$v1 = 5,87 \cdot 10^{-1}$
	$a2 = 5,47 \cdot 10^{-1}$	$h2 = 1,24 \cdot 10^{-3}$	$v2 = 1,42 \cdot 10^{-4}$
	$a3 = 3,31 \cdot 10^{-2}$	$h3 = 6,39 \cdot 10^{-5}$	$v3 = 2,11 \cdot 10^{-3}$
	$S(N) = 1$ $S_{\max}(N) = 5$	$S(H) = 1$ $S_{\max}(H) = 3$	$S(V) = 1$ $S_{\max}(V) = 4$

Т а б л и ц а 3

**Значения некоторых коэффициентов модели ДМХР-2
Искусственные сосновые насаждения различной густоты [29, табл. 58]**

	Численность	Высота	Диаметр	Запас
Густые	$N(15) = 7,72 \cdot 10^3$			
	$a1 = 4,62 \cdot 10^{-2}$	$b1 = 5,17 \cdot 10^{-1}$	$c1 = 5,38$	$v1 = 6,36 \cdot 10^{-1}$
	$a2 = 3,37 \cdot 10^{-2}$	$b2 = 4,25 \cdot 10^{-4}$	$c2 = 3,33 \cdot 10$	$v2 = 1,30 \cdot 10^{-3}$
	$a3 = 1,01 \cdot 10^{-2}$	$b3 = 5,68 \cdot 10^{-2}$	$c3 = 1,20 \cdot 10^2$	$v3 = 2,16 \cdot 10^{-2}$
	$S(N) = 1$ $S_{\max}(N) = 3$	$S(H) = 1$ $S_{\max}(H) = 2$	$S(D) = 1$ $S_{\max}(D) = 8$	$S(V) = 1$ $S_{\max}(V) = 10$
	Численность	Высота	Диаметр	Запас
Средние	$N(15) = 5,96 \cdot 10^3$			
	$a1 = 4,92 \cdot 10^{-2}$	$b1 = 4,85 \cdot 10^{-1}$	$c1 = 0,834$	$v1 = 6,53 \cdot 10^{-1}$
	$a2 = 5,7 \cdot 10^{-2}$	$b2 = 7,90 \cdot 10^{-4}$	$c2 = 9,54 \cdot 10^{-4}$	$v2 = 1,59 \cdot 10^{-3}$
	$a3 = 1,79 \cdot 10^{-2}$	$b3 = 5,58 \cdot 10^{-3}$	$c3 = 3,61 \cdot 10^{-2}$	$v3 = 1,74 \cdot 10^{-2}$
	$S(N) = 1$ $S_{\max}(N) = 3$	$S(H) = 1$ $S_{\max}(H) = 2$	$S(D) = 1$ $S_{\max}(D) = 24$	$S(V) = 1$ $S_{\max}(V) = 10$
	Численность	Высота	Диаметр	Запас
Редкие	$N(15) = 5,46 \cdot 10^3$			
	$a1 = 5,17 \cdot 10^{-2}$	$b1 = 5,56 \cdot 10^{-1}$	$c1 = 0,429$	$v1 = 5,96 \cdot 10^{-1}$
	$a2 = 5,78 \cdot 10^{-2}$	$b2 = 8,53 \cdot 10^{-4}$	$c2 = 8,44 \cdot 10^{-4}$	$v2 = 1,51 \cdot 10^{-3}$
	$a3 = 1,67 \cdot 10^{-2}$	$b3 = 4,80 \cdot 10^{-3}$	$c3 = 7,43 \cdot 10^{-2}$	$v3 = 1,27 \cdot 10^{-2}$
	$S(N) = 3$ $S_{\max}(N) = 15$	$S(H) = 1$ $S_{\max}(H) = 2$	$S(D) = 1$ $S_{\max}(D) = 54$	$S(V) = 1$ $S_{\max}(V) = 10$
	Численность	Высота	Диаметр	Запас
Очень редкие	$N(20) = 4,49 \cdot 10^3$			
	$a1 = 4,89 \cdot 10^{-2}$	$b1 = 5,48 \cdot 10^{-1}$	$c1 = 0,429$	$v1 = 6,36 \cdot 10^{-1}$
	$a2 = 5,96 \cdot 10^{-2}$	$b2 = 9,60 \cdot 10^{-4}$	$c2 = 8,44 \cdot 10^{-4}$	$v2 = 1,49 \cdot 10^{-3}$
	$a3 = 1,70 \cdot 10^{-2}$	$b3 = 2,03 \cdot 10^{-4}$	$c3 = 7,43 \cdot 10^{-2}$	$v3 = 1,21 \cdot 10^{-2}$
	$S(N) = 1$ $S_{\max}(N) = 5$	$S(H) = 1$ $S_{\max}(H) = 3$	$S(D) = 1$ $S_{\max}(D) = 3$	$S(V) = 1$ $S_{\max}(V) = 11$

мальных лиственничных, кедровых, березовых, ясеневых древостоев [31]; во всех случаях достигнуто среднеквадратичное отклонение, не превосходящее 2 %.

Результаты верификации остальных уравнений модели ДМХР коротко сводятся к следующему. Для данных по пробным площадям среднеквадратичное отклонение расчетных величин от табличных не превосходило 2–3 % в обоих вариантах модели.

Для нормальных древостоев различных пород (сосна, ель, лиственница, кедр, береза) и бонитетов среднеквадратичное отклонение расчетных величин от табличных не превосходило 2 % (а в большинстве случаев – 1%) по всем переменным модели, кроме отпада, где отклонение не превосходило 3–4 %. При обработке таблиц хода роста нормальных древостоев несколько большая точность достигалась в первом варианте модели (хотя различие составляло не более 1 % среднеквадратичного отклонения); напротив, второй вариант модели оказался заметно удобнее при обработке данных с пробных площадей.

Заметим, что некоторые трудности возникали при обработке таблиц хода роста нормальных еловых насаждений [31, табл. 131]; это связано с тем, что "с точки зрения модели" начальные значения численности для старших бонитетов в этих таблицах являются завышенными. Обсуждение вопроса о том, является ли это обстоятельство недостатком модели или табличных данных, выходит за рамки данной статьи.

Некоторые из проведенных расчетов иллюстрируются на рисунках 3–5.

Полученные результаты позволяют сделать вывод: построенная модель с достаточной точностью описывает динамику основных таксационных показателей различных однопородных древостоев.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ф. С. Березовская, Г. П. Карев, А. Э. Швиденко, Моделирование динамики древостоев: эколого-физиологический подход, М., ВНИИЦЛесресурс, 1991.
2. Т. Оя, Модели развития древостоя (обзор), Тарту, 1985.
3. Г. Ф. Хильми, Энергетика и продуктивность растительного покрова суши, Л., Гидрометеиздат, 1976.
4. К. Куль, О. Куль, Динамическое моделирование роста деревьев, Таллинн, Валгус, 1989.
5. И. А. Полетаев, Проблемы кибернетики, М., Наука, 1966, 16, 171–190.
6. Ю. И. Гильдерман, К. И. Кудрина, И. А. Полетаев, Исследования по кибернетике, М., Сов. радио, 1970, 165–210.
7. Г. П. Карев, *Журн. общей биологии*, 1983, **44**: 4, 474–479.
8. И. А. Полетаев, Физиология приспособления к полевым условиям, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1973, 7–24.
9. С. А. Тресков, V Всесоюзная школа по теоретической морфологии растений, Научные доклады, Львов, 1987, 80–83.
10. П. Рачко, Проблемы кибернетики, М., Наука, 1979, 52, 73–110.
11. М. Д. Корзухин, Ф. Н. Семевский, Синэкология леса, С.-П., Гидрометеиздат, 1992.
12. G. K. Zipf, Human Behavior and the Principle of Least Effort, Cambridge, MA, Addison-Vesley, 1949.
13. B. B. Mandelbrot, The Fractal Geometry of Nature, N., Y., Freedman & Co, 1977.
14. А. И. Гурцев, Ю. Л. Цельникер, Фрактальная структура ветви (в печати).
15. F. S. Berezovskaya, G. Karev, O. Kisliuk et al., IC/92 /267. Internal, report I.C.T.P., Trieste, 1993.
16. V. Zeide, P. Preifer, *Forest Science*, 1991, **37**, 1253–1265.
17. Г. В. Кофман, Рост и форма деревьев, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1986.
18. Н. Н. Shugart, A Theory of Forest Dynamics, N. Y. Springer, 1984.
19. Г. П. Карев, Гэп-парадигма и моделирование лесных экосистем (наст. выпуск).
20. А. Н. Четвериков, Моделирование изреживания древостоев, Препринт, Петрозаводск, 1989.
21. И. А. Терсков, М. И. Терскова, Рост одновозрастных древостоев, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1980.
22. R. Leemans, L. Prentice, *Medd. Vaxtbl. Inst.*, 1989, **2**, 1–26.
23. А. И. Бузыкин, В. Л. Гавриков, О. П. Секретенко, Р. Г. Хлебопрос, Анализ структуры древесных ценозов, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1985.
24. Г. П. Карев, Проблемы мониторинга и моделирование лесных экосистем, М., АО "Журнал Экос-информ", 1995, 228–243.
25. Дж. Торнли, Математические модели в физиологии растений, Киев, Наук. думка, 1982.
26. Ю. К. Росс, Радиационный режим и архитектура растительного покрова, Л., Гидрометеиздат, 1975.
27. Т. Нильсон, Пропускание солнечной радиации растительным покровом, Тарту, ИАФА АН ЭССР, 1977, 5–70.
28. С. В. Гусаков, А. И. Фрадкин, Моделирование на ЭВМ пространственной структуры лесных фитоценозов, Минск, Наука и техника, 1990.
29. Итоги экспериментальных работ в опытной лесной даче ТСХА за 1862–1962 годы, Труды ТСХА, 1964.
30. В. И. Рубцов, А. И. Новосельцева, В. К. Попов, В. В. Рубцов, Биологическая продуктивность сосны в лесостепной зоне, М., Наука, 1976.
31. В. В. Загребев, А. Ф. Баранов, Н. Н. Гусев и др. Общесоюзные нормативы для таксации лесов (справочник), М., Колос, 1992.

Simulation of the Time Course of the State of One-Species Tree Stands

G. P. KAREV, YU. I. SKOMOROVSKY

*Center for Problems of Ecology and Productivity
of Forest the Russian Acad. Sci.*

A mathematical model of the time course of the state of one-species tree stands is constructed. The model has an ecological-physiological substantiation, contains a small number of input parameters, has a blockwise structure and is convenient enough for identification. With the help of the model, the basic taxation indices of tree stands – numbers, mean height, tree diameter and volume, reserve and fall – can be calculated. A high degree of coincidence of calculated and tabulated data for tree stands of various species and bonitets is obtained .