

Структурные модели лесных экосистем

Г. П. КАРЕВ

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

АННОТАЦИЯ

Работа посвящена проблемам математического моделирования динамики лесных экосистем. Обсуждаются различные концепции и подходы к построению моделей (ярусно-мозаичная концепция, гэп-моделирование и др.) и показывается, что все эти направления в моделировании являются частями единой теории. Также рассматриваются аналитические модели динамики древесных популяций и сообществ.

Современное математическое моделирование лесных экосистем состоит из трех научных направлений. В теоретической экологии сформировалась ярусно-мозаичная концепция пространственно-возрастного строения лесных экосистем. В математической биологии развита теория структурных моделей популяций, связывающая поведение популяции в целом с динамикой и взаимодействием составляющих ее особей; на основе этой теории построены и исследованы аналитические модели древесных популяций и сообществ. В компьютерном моделировании лесных экосистем разработаны и получили широкое распространение имитационные гэп-модели.

Цель настоящей работы – показать, что эти направления являются составными частями единой теории, которая формируется на основе математической теории структурных моделей популяций.

ЯРУСНО-МОЗАИЧНАЯ КОНЦЕПЦИЯ

Ярусно-мозаичная концепция (или "гэп-парадигма") является альтернативой традиционным представлениям о лесном ценозе как однородном образовании.

Исходная идея концепции, известная с начала века, состоит в том, что "элементарной единицей" леса является не отдельное дерево, а ассоциация деревьев. Лесной ценоз рассматривается как система пространственных мозаик, состоящих из асинхронно развивающихся "пятен", которые находятся на разных стадиях развития и изменяются во времени в результате внутренних динамических процессов. В цикле возобновления леса выделяются три основные стадии: 1) стадия окна (ар), образующегося в результате вывала одного дерева или группы деревьев; 2) стадия построения, на которой доминирует молодое поколение; 3) стадия зрелости, образованная взрослыми деревьями. Устойчивое существование ценоза возможно лишь при закономерном сочетании элементов ярусно-мозаичной структуры, находящихся на разных стадиях развития.

Ярусно-мозаичная концепция оформилась, по-видимому, после работ [1–3] и интенсивно развивается в последние годы. Подробное изложение концепции дано в работах [4, 5] и в монографии [6], где на основе фактических данных проанализированы основные положения концепции в применении к широколиственным лесам, состоящим из одно- и многовидовых древесных ассоциаций – локусов, характеризующихся в каждый момент времени определен-

ным видовым и породным составом, густотой, возрастностью, размерами и т. п.; исследованы особенности развития и процессы формирования локусов как ячеек в "географическом" пространстве. Сформулирована вербальная модель, реализованная затем в виде подробной имитационной компьютерной модели [7], которая основана на следующих положениях:

- 1) все пространство расчленяется на трехмерные ячейки конечного размера;
- 2) биологические свойства отдельных деревьев изменяются дискретно во времени, в соответствии с периодизацией онтогенеза;
- 3) временная последовательность состояний каждой ячейки замкнута в цикл;
- 4) переход каждой ячейки из одного состояния в другое определяется ее состоянием и состоянием смежных с ней ячеек.

Другая (менее детальная) вербальная модель предложена в работе [8], посвященной исследованию одного из основных вопросов, возникающих при изучении биологических сообществ и их моделей – вопросу о виде и характеристиках предельного режима (стационарного, колебательного, хаотического), который устанавливается в сообществе, в данном случае – в лесном ценозе, при отсутствии дестабилизирующих факторов. Решение этого вопроса на основе натурных наблюдений и экспериментов затрудняется вследствие длительности характерных времен динамики популяций деревьев.

В. А. Сукачевым [9] предложены две теоретически возможные схемы эндогенной динамики древостоев. Одна из них приводит к устойчивому стационарному возрастному распределению, другая – к эндогенным циклическим колебаниям. Существуют модели, в которых реализована либо та, либо другая теоретическая возможность. Следовательно, решение вопроса требует более тщательного анализа исходных теоретических предпосылок.

В работе [8] введено понятие ценона как элементарной структурной единицы древесного сообщества. Ценон – это часть сообщества древесных растений, характеризующаяся единством занимаемой территории и единством стадии смены поколений. В работе выявлена ценонная (ячейчатая) структура древесных популяций на примере пихты сибирской и описана схема ее эндогенной динамики.

Основные положения "ценонной концепции" можно суммировать в виде следующей вербальной модели:

1. Лесное сообщество представляет собой метапопуляцию ценонов (локусов, гэпов).
2. Каждый ценон является субпопуляцией деревьев одного поколения, которая занимает фиксированную территорию, возникает, развивается и гибнет как целостное образование.
3. Рождение нового ценона на данной территории происходит лишь после гибели старого, занимавшего эту территорию.
4. Рост каждого дерева зависит от взаимодействия с другими деревьями, составляющими данный ценон, и не зависит от деревьев, принадлежащих другим ценонам.

Логический анализ предложенной вербальной модели привел авторов к следующим выводам:

- 1) изменения численности деревьев на взаимодальнейших частях площади не могут быть синхронизированы по внутренним причинам, следовательно, наблюдаемые в ряде случаев незатухающие колебания численности в некоторых возрастных интервалах, происходящие на больших площадях и отличные от стохастического шума, нельзя объяснить целиком внутриценонными причинами;
- 2) существует стабильное возрастное распределение, возникающее в пределе эндогенного развития древесного ценоза (распределение климаксного типа);
- 3) эндогенное развитие и смена поколений преобразуют разновозрастный древостой в разновозрастный, в пределе – абсолютно разновозрастный со стабильным возрастным распределением, являющимся монотонно убывающей функцией возраста.

Соответствующие математические модели развиты и исследованы в работах [10, 11], где теоретические выводы работы [8] приобрели характер точных математических утверждений.

ГЭП-МОДЕЛИ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Гэп-модели эффективно используются для кратко- и среднесрочных прогнозов динамики конкретных лесных экосистем, находящихся в определенных внешних условиях на относи-

тельно небольших (1–1000 га) территориях [12, 13].

Основой всех гэп-моделей является модель отдельного гэпа, описывающая динамику деревьев на участках фиксированной площади (обычно 10 × 10 м). В каждый момент времени каждое дерево заданной породы характеризуется определенным набором переменных: высота, диаметр и т. п. Уравнение роста зависит от светового режима, температуры и других параметров среды; может учитываться также конкуренция деревьев за ресурсы. Влияние соседних гэпов в подавляющем большинстве моделей не учитывается. Возобновление и гибель деревьев на участке задаются каким-либо случайным процессом; случайным является также начальное распределение. Поскольку модель является стохастической, прогнозируемое состояние гэпа вычисляется как среднее по достаточно большому (80–100) числу независимых реализаций.

Первой гэп-моделью была модель JABOWA [14], создававшаяся как большая имитационная компьютерная система, в которой декларировалось намерение "вести минимальное число предположений и найти простейшее математическое выражение для каждого фактора, которое совпадало бы с наблюдениями". Модель строилась, начиная с роста отдельного дерева в оптимальных условиях, с последующим учетом влияния на рост и численность деревьев уменьшения количества света и питательных веществ вследствие конкуренции.

Модель JABOWA послужила прообразом для построения в дальнейшем различных гэп-моделей (Foret, Forska, Zelig, Worfor и др.), предназначенных для прогноза динамики лесных экосистем в различных условиях произрастания. Все эти модели имеют общую методологическую основу; их программная реализация и проведение расчетов требуют достаточно мощных современных компьютеров и значительных затрат времени.

Несмотря на значительную близость рассмотренных понятий "элементарных единиц" лесного покрова ("гэп-локус-ценон"), между ними имеются качественные отличия; отметим некоторые из них.

Гэп является условной "географической" ячейкой – участком фиксированной площади,

на котором имитируются рождение, рост и гибель каждого отдельного дерева.

Локус – реальная структурная единица леса, выделение которой в "географическом" пространстве отражает происходящие в действительности сложные процессы возобновления и развития лесного покрова на освободившихся участках.

Ценон – это ячейка не только в "географическом", но и в "фазовом" пространстве лесного покрова в том смысле, что составляющие ценон деревья образуют сравнительно однородную субпопуляцию, причем степень однородности увеличивается с возрастом, а взаимодействия между деревьями внутри ценона значительно выше взаимодействий между деревьями, принадлежащими различным ценонам.

Механизм образования ценонов в "географическом" пространстве тот же, что и для локусов (и в этом смысле понятие ценона практически совпадает с однопородным одновозрастным локусом). Выделение ценона как ячейки в фазовом пространстве обусловлено действием дискриминационного отпада, состоящего в резком увеличении интенсивности гибели деревьев, отставших в росте (по диаметру) от среднего дерева в субпопуляции. Это явление, приводящее к образованию однородной субпопуляции – ценону – обнаружено в работе [15] на натурном материале; соответствующие математические модели образования ценона построены в работе [16].

Вербальные модели, использующие разные "элементарные единицы", существенно различаются в вопросе учета параметров окон, прежде всего их пространственных размеров.

Очень большое внимание этому вопросу уделяется в работах, развивающих ярусно-мозаичную концепцию (см. [6], гл. 2, 6 и соответствующие ссылки). Различные виды требуют для нормального возобновления окон с собственными минимальными размерами. Размеры окон могут изменяться как по завершению цикла внутренней динамики (большое окно может разбиться на несколько средних или маленьких), так и внутри цикла, когда соседние маленькие окна сливаются в одно большое, что может привести к смене видов. На формирование окон, их размеры и видовой состав существенно влияют внешние факторы – пожары,

вспышки численности фитофагов, жизнедеятельность бобров, копытных и т. д.

Последовательная реализация положений ярусно-мозаичной концепции требует создания детальных имитационных моделей, существенно более подробных, чем обычные гэп-модели. Одна из таких моделей [7] рассматривает объемную структуру биоценоза и оперирует с пространственными ячейками размерами $5 \times 5 \times 10$ м и менее.

В гэп-моделях размер гэта достаточно произволен и обычно выбирается равным 10×10 м (но иногда [17] вынужденно увеличивается вплоть до 120×120 м, что диктуется размерами моделируемой экосистемы и возможностями компьютера). По-видимому, размер гэта в $0,01$ га, приблизительно равный площади окна, образующегося на месте вывала крупного дерева, соответствует "главному звену" в реальной мозаике разномасштабных пятен лесного ценоза. Отмеченная зависимость "видового состава окна" от его размеров отчасти моделируется тем, что видовая принадлежность "новорожденных" деревьев выбирается случайно из списка возможных видов, определяемого заданными внешними условиями.

В случае однородной популяции деревьев размеры окна, вероятно, не имеют решающего значения, поэтому в "ценонной модели" параметры окон (достаточно больших в случае, например, пихты сибирской) фактически не учитываются.

От размеров окна зависит степень влияния окружающих его деревьев. Поэтому решение вопроса об учете в модели размеров окон существенно определяет ответ на другой важный вопрос – о включении в модель взаимодействия между локусами. Некоторые гэп-модели (например, Zelig), а также упомянутая подробная модель ([7]) учитывают процессы взаимодействия (конкуренции за свет) деревьев, находящихся в соседних ячейках.

В менее детальных моделях с большими ячейками предположение об отсутствии существенного взаимодействия между деревьями из разных ячеек представляется оправданным, что подтверждают результаты расчетов по моделям, в которых принято это предположение, а именно: 1) с помощью гэп-моделей, не учитывающих взаимодействия между гэпами, по-

лучены удовлетворительные прогнозы динамики различных лесных экосистем, от бореальных до влажных тропических лесов; 2) отсутствие взаимодействий влечет быструю сходимость распределения ансамбля ячеек к стабильному распределению, что наблюдается в компьютерных экспериментах с моделями, учитывающими явно процессы взаимодействия, и может быть доказано в аналитических моделях (см. далее). С другой стороны, при "достаточно сильном" взаимодействии между ячейками, очевидно, может произойти синхронизация их развития, в результате чего система в целом выйдет на колебательный режим, который не наблюдается в ненарушенных лесах, не подвергаемых широкомасштабным одновременным воздействиям.

Таким образом, предположение об отсутствии значимого взаимодействия между ячейками может рассматриваться как приемлемое первое (а во многих случаях и достаточное) приближение.

ПРОБЛЕМА РАСШИРЕНИЯ ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННЫХ МАСШТАБОВ И ПОСТРОЕНИЯ МАТЕМАТИЧЕСКОЙ ТЕОРИИ ГЭП-МОДЕЛЕЙ

Первоначальной целью гэп-моделей являлось прогнозирование локальной динамики лесной экосистемы в масштабах одного гэта (как "типичного представителя" экосистемы). Попытки расширения пространственных и временных масштабов и построения моделей ландшафтного уровня на основе гэп-моделей предпринимались достаточно давно. Обзор соответствующих результатов дан в работе [12, гл. 6, 7, 9], см. также [13, 18–20].

Успехи, несколько неожиданно достигнутые в применении гэп-моделей – обычно достаточно простых и даже примитивных в части моделирования процессов роста, размножения и гибели – связаны не только с возможностями, предоставляемыми современными компьютерами в использовании больших имитационных моделей. По-видимому, основные методологические предположения, заложенные в конструкцию гэп-моделей и продиктованные первоначально соображениями возможностей и удобства компьютерной реализации, соответствуют,

хотя и в "карикатурном виде" [12, гл. 4], реальной структуре древесных сообществ. Современные представления об этой структуре отражает ярусно-мозаичная концепция. В свою очередь, гЭП-моделирование оказало существенное влияние на формирование концепции в ее современном виде и может рассматриваться как широко-масштабный компьютерный эксперимент по проверке основных положений и следствий ярусно-мозаичной концепции.

Исследование влияния глобальных климатических изменений, а также долговременных последствий антропогенных воздействий на состояние лесной растительности требует перехода к большим временным масштабам и должно включать в себя изучение асимптотического поведения модели при различных "сценариях" состояния окружающей среды. Поэтому в настоящее время основной целью гЭП-моделирования является создание больших имитационных моделей "ландшафтного уровня", позволяющих на срок до 500 лет описывать динамику конкретных лесных экосистем на площадях в несколько тысяч гектаров.

Однако расширение пространственно-временных масштабов вступает в противоречие с "индивидуальной ориентированностью" гЭП-модели, отслеживающей динамику каждого отдельного гЭПа (и даже каждого отдельного дерева в гЭПе), вследствие чего пространственный масштаб модели ограничен возможностями компьютера.

При увеличении временных масштабов и учете смены достаточно большого числа поколений к вычислительным трудностям добавляется следующая проблема принципиального характера. Результатом работы ландшафтной гЭП-модели является "карта" лесной экосистемы, представляющая собой мозаику гЭПов, имеющих определенные географические координаты и находящихся в различных состояниях. Стохастический характер процессов рождения и гибели деревьев и их начального распределения, учитываемый в модели, приводит к тому, что для каждого отдельного гЭПа достаточная близость вычисленного состояния (как одной из реализаций случайного процесса либо среднего по нескольким реализациям) с тем, которое будет наблюдаться, оказывается маловероятной (тем более это справедливо для "карты"). Напротив, статистические характеристики

"карты" в целом, (например, возрастное распределение, средняя высота и диаметр деревьев, запас и т. п.) могут приближаться к реальным значениям соответствующих величин, при этом вопрос о степени приближения к предельному состоянию (существование которого также не гарантировано) решается "экспериментально" (дальнейший счет не дает значимого изменения результата по выбранному критерию).

Таким образом, важнейшее преимущество гЭП-моделей – "индивидуальная ориентированность" – превращается в главный тормоз на пути расширения их пространственно-временных масштабов, без чего гЭП-моделирование, оставаясь полезным инструментом локального краткосрочного прогнозирования, не может превратиться в аппарат математического исследования основных, качественных закономерностей динамики лесных экосистем.

Выход подсказывает статистическая динамика, которая, отказавшись "отслеживать" траекторию каждого отдельного объекта, перешла к изучению ансамблей. Этот подход лежит в основе структурного моделирования лесных экосистем, которое можно рассматривать как математическую теорию гЭП-моделей.

СТРУКТУРНЫЕ МОДЕЛИ ПОПУЛЯЦИЙ

Цель и конструкция структурных моделей популяций. Простейшее описание состояния популяции или сообщества состоит в задании ее численности или численности каждого вида, входящего в сообщество, при этом предполагается, что составляющие популяцию (вид) особи тождественны и не изменяются со временем. Соответствующие математические модели динамики численности представляют собой обыкновенные дифференциальные уравнения (и их системы) либо простые случайные процессы; классические примеры – модель Вольтерра и процесс Гальтона-Ватсона.

Как правило, такое описание является совершенно недостаточным. Основные характеристики, влияющие на динамику численности популяции – вероятности рождения и гибели – существенно зависят от "состояния" особи, т. е. от возраста и других характеристик, например, для *dafnia magna* – от биомассы и содержания липидов [21]; использование "средних по попу-

ляции" интенсивностей рождения и гибели вступает в противоречие с реальными данными. Основные механизмы, управляющие поведением популяции, могут быть прямо связаны с дифференциацией особей. С другой стороны, при моделировании, например, динамики древостоев наибольший интерес представляет не столько численность, сколько запас, возрастная структура, средняя высота и диаметр (и их дисперсии) и т. п. Стратегия управления или эксплуатации популяции должна принимать во внимание не только ее общий размер, но и "структуру", например разбиение древостоя на возрастные классы с учетом запаса в каждом. Таким образом, как для построения реалистических моделей, так и для получения требуемой информации о состоянии моделируемого сообщества необходимо перейти от аморфных моделей численности к моделям, "структурированным" внутренними переменными, которые описывают состояния отдельных особей. Теоретическая цель таких моделей – описание поведения популяции в терминах поведения индивидуумов.

Исторически первой структурной моделью была модель Лотки возрастной динамики популяции, в которой отдельная особь характеризовалась единственной переменной – возрастом. Эта классическая модель многократно описывалась и использовалась в литературе [22]. Интерес к моделям возрастной динамики резко возрос после появления работы [23], вызвавшей поток публикаций по исследованию и применению нелинейных моделей возрастной структуры (см. [24]). Обобщение этих моделей на случай, когда отдельная особь описывается не единственной переменной – возрастом, а многими переменными (биомасса, размеры и т. п.), которыми "структурируется" популяция, привело к формированию теории структурных моделей популяций ("individual-based models"), являющейся одной из наиболее интенсивно развивающихся за последние 20 лет ветвей математической биологии.

Структурная модель популяции имеет два уровня описания – индивидуальный и популяционный. На индивидуальном уровне прежде всего определяется набор фазовых "структурных" переменных (x_1, \dots, x_n) ; в каждый момент времени индивидуум характеризуется возрастом a и "состоянием" $X = (x_1, \dots, x_n)$. Затем

необходимо задать: а) пространство состояний индивидуума (обычно это область в R_n); б) динамику состояния индивидуума (как правило, это система обыкновенных дифференциальных уравнений); в) интенсивность гибели индивидуумов; г) интенсивность рождения (от одной особи) и распределение новорожденных в пространстве состояний; д) влияние внешней среды и состояния популяции в целом на скорость роста индивидуума и интенсивности рождения и гибели.

Популяционный уровень задается: а) начальным распределением $l_0(a, X)$ индивидуумов; б) уравнением на текущее распределение $l(t, a, X)$ популяции; в) общим количеством новорожденных в единицу времени, вычисляемым по интенсивности рождения и текущему распределению популяции.

В математической форме структурная модель состоит из трех связанных блоков: динамическая система, описывающая развитие особи в популяции (с учетом процессов взаимодействия), уравнение неразрывности (либо прямое уравнение Колмогорова) на плотность популяции и интегральное граничное условие, описывающее процесс возобновления. Первые два блока образуют обычную систему статистической динамики; добавление третьего превращает структурную модель в самостоятельный математический объект со своими методами исследования (теория полугрупп операторов, теория марковского восстановления [25–27]). Прекрасное введение в теорию с многочисленными примерами содержится в работе [28].

Нелинейные и автономные модели. Влияние общего состояния популяции и процессов взаимодействия между особями на скорости роста, интенсивности рождения и гибели формально описываются в структурных моделях так называемыми "регулирующими функционалами" – некоторыми средними по распределению популяции (см. [29]). Примерами являются общая численность или биомасса популяции, от которых может зависеть количество внешних ресурсов, приходящихся на одну особь. Структурная модель называется нелинейной (не вполне удачный термин, предложенный в основополагающей работе [30]), если ее уравнения зависят от регулирующих функционалов, и автономной (линейной) в противном случае.

Нелинейным структурным моделям посвящено большое количество работ (см. [24]), однако общих результатов получено сравнительно немного даже для моделей возрастной структуры. Практически единственным общим результатом является теорема существования и единственности, а общим методом для изучения нелинейных моделей – теория полугрупп операторов [27, 29].

Иначе обстоит дело с автономными моделями, которые являются прямым обобщением модели Лотки на случай многих структурных переменных, описывающих отдельную особь. Отсутствие взаимодействий между особями в модели Лотки может привести к неограниченному росту объема популяции, так что в этом случае модель может быть использована для описания лишь начальной стадии развития популяций, когда взаимовлияние особей пренебрежимо мало (что и послужило причиной создания нелинейных обобщений модели Лотки). Тем не менее на основе автономных моделей с внутренней структурой, не ограничивающейся возрастом, могут быть построены содержательные модели метапопуляций (см. ниже). Кроме того, автономные модели являются необходимым звеном для исследования широкого класса нелинейных отделимых моделей [31].

Основным результатом относительно модели Лотки является теорема Лотки–Шарпа об асимптотическом поведении популяционной плотности. Ее строгое доказательство дано Феллером [32] на основе теории восстановления. Современная формулировка этой теоремы и "полугрупповое" доказательство содержатся в работе [33].

По-видимому, наиболее прямой подход для обобщения теоремы Лотки–Шарпа на случай автономных структурных моделей дают методы марковской теории восстановления. Их применение позволило полностью исследовать асимптотическое поведение автономных моделей. Доказано [11, 34], что существует постоянная скорость роста популяции λ такая, что "нормированная" плотность распределения популяции $l(t, a, X) \exp(-\lambda t)$ сходится (при $t \rightarrow \infty$) к плотности единственного стабильного распределения, при этом скорость сходимости при любом начальном распределении экспоненциально велика. Найден точный вид плотности

предельного распределения, предложен удобный метод вычисления распределения структурно-возрастных когорт. Исследованы "переходные эффекты", возникающие при рассмотрении не одной, а некоторого множества структурных моделей (различающихся, например, только интенсивностями рождения и гибели), когда скорость роста $\lambda \rightarrow 0$. Основные результаты переносятся на случай моделей с пространственной структурой. Отметим, что оценка величины λ во многих случаях, например в моделях распространения эпидемий, является наиболее важным и достаточно трудным вопросом.

МОДЕЛИРОВАНИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ

Моделирование процессов взаимодействия является самостоятельной задачей. В фитоценозах основными типами взаимодействия являются конкуренция, комплементарность (пространственно-временное разделение ресурсов) и средообразование. В существующих математических моделях прежде всего учитываются процессы конкуренции за внешние ресурсы. Для их описания применяются несколько подходов [35]. В относительно простых моделях широко используются индексы конкуренции: меру недостатка ресурса выражают либо через соотношение между доступной и требуемой "площадью питания", либо через степень перекрытия зон влияния на карте древостоя [4].

Наиболее полно процессы конкуренции, по-видимому, могут быть описаны в терминах потенциалов взаимодействия с последующим использованием в моделях типа маркированных марковских полей [36].

Столь же общим, хотя и использующим совершенно другой математический аппарат, является интегральный подход, развиваемый в работе [25] (и последующих того же автора). Как и в марковских моделях, предполагается, что деревья могут взаимодействовать с интенсивностью, зависящей от их размеров и расстояния между ними, а также от состояния ценоза в некоторой окрестности дерева. К сожалению, оба последних подхода, несмотря на теоретическую привлекательность, связаны с большими математическими трудностями, не всегда адекватными рассматриваемой задаче.

Разумным компромиссом является функциональный подход: описание процессов взаимодействия сводится к подсчету доли внешнего ресурса, которая приходится на отдельное дерево; результат выражается через некоторые средние от локального (на единице площади) распределения популяции. Именно такой вид имеют многие модели конкуренции за свет и за площадь роста (см. [35]), что позволяет включить модели динамики древостоев в общие рамки структурных моделей популяций.

Рассмотрим пример модели конкуренции за свет. Растительный полог представляется в виде "мутного слоя" переменной плотности, который создается кронами всех деревьев, расположенных на единичном участке. Поэтому, согласно закону Ламберта-Бэра, световой поток J_z на уровне z равен

$$J_z = J_0 \exp(-kL_z), \quad (1)$$

где L_z – суммарная листовая поверхность (на единицу площади) древостоя выше уровня z , k – коэффициент экстинкции (это модель Монси-Саеки).

Пусть $\Phi(t)$ – суммарная листовая поверхность деревьев на единичной площади. Из формулы (1) легко следует, что средняя освещенность единицы листовой поверхности равна

$$J(t) = (1 - \exp(-k\Phi(t))) / (k\Phi(t)).$$

Пусть индивидуальное дерево характеризуется единственной структурной переменной – высотой H , $l(t, H)$ – плотность популяции, т. е. количество деревьев на единичной площади, имеющих в момент t высоту H . Если $S(H)$ – листовая поверхность дерева, то очевидно

$$\Phi(t) = \int_{\Omega} S(X) l(t, X) dX. \quad (2)$$

Для определения интенсивности фотосинтеза в зависимости от светового потока J используются различные формулы, например:

$$f(J) = \min(c_1 J, f_{\max});$$

$$f(J) = (J + c_2) / (J + c_3 - c_2),$$

где c_1, c_2, c_3 – постоянные.

Интенсивность фотосинтеза для отдельного дерева высотой H равна

$$P(H, J) = S(H) f(J(t)).$$

Таким образом, интенсивность фотосинтеза для отдельного дерева с учетом конкуренции за свет с другими деревьями вычисляется с по-

мощью величины $\Phi(t)$, имеющей вид среднего по распределению популяции.

СТРУКТУРНЫЕ МОДЕЛИ МЕТАПОПУЛЯЦИЙ

В терминах структурных моделей очень естественно формулируются многие задачи динамики популяций и сообществ; многочисленные примеры приведены в работах [24, 28]. Однако нелинейные структурные модели весьма трудны для исследования, вследствие чего многие авторы ограничиваются формальным описанием моделируемого сообщества в виде структурной модели с последующим компьютерным счетом.

Дальнейшим развитием теории стало построение и исследование структурных моделей метапопуляций [10, 37, 38], т. е. моделей, в которых "индивидуум" является субпопуляцией, состоящей из более простых объектов. Стимулом для этого обобщения послужило желание построить модели популяций со сложным жизненным циклом, а также сообществ, состоящих из почти изолированных популяций со слабой диффузией между ними; с другой стороны, оказалось, что агрегирование особей в крупную "квазичастицу" (например, ценон) позволяет существенно упростить нелинейные модели.

В описании структурной модели метапопуляции вместо популяционного уровня возникают два новых: субпопуляционный и метапопуляционный. Субпопуляция характеризуется текущей численностью и распределением в пространстве состояний составляющих ее особей. Кроме того, необходимо определить взаимодействие особей внутри субпопуляции, вероятность гибели субпопуляции в целом, интенсивность возникновения новых субпопуляций и их начальные численности и распределения, влияние внешней среды и состояния метапопуляции на вероятности рождения и гибели субпопуляций и на динамику составляющих ее особей. Описание метапопуляционного уровня совпадает с описанием популяционного уровня в структурной модели популяции, если заменить "индивидуум" на "субпопуляцию".

Структурные модели популяций деревьев, где индивидуальным объектом является отдельное дерево, неоднократно предлагались;

сложные конкурентные взаимодействия между деревьями приводят к существенной нелинейности таких моделей, которые поэтому не допускают качественного исследования и трудны даже для компьютерной реализации.

Положение принципиально меняется при переходе, в соответствии с ярусно-мозаичной (либо "ценонной") концепцией, к новому индивидуальному объекту – субпопуляции деревьев (локусу, ценону, гэпу) и рассмотрению популяции деревьев как метапопуляции ценонов или гэпов.

Все взаимодействия между деревьями оказываются "внутри" ценона, модель которого может быть поэтому довольно сложной. Однако структурная модель метапопуляции ценонов в предположении, достаточно обоснованном выше, что взаимодействием между ценонами можно пренебречь, оказывается автономной. Это обстоятельство принципиально важно, поскольку, как уже отмечалось, асимптотическое поведение всех автономных структурных моделей и некоторых их обобщений может быть (в отличие от нелинейных моделей) полностью описано. Именно поэтому оказывается возможным конструктивный синтез упомянутых во введении направлений моделирования лесных экосистем на основе структурных моделей метапопуляции.

Такие модели создаются следующим образом. На первом этапе строится модель локальной динамики древесной популяции. Типичными примерами являются модели отдельного гэпа. Основной трудностью при построении моделей локальной динамики является учет процессов взаимодействия деревьев, т. е. зависимости уравнений роста от регулирующих функционалов. Для моделей субпопуляций одного поколения эту трудность помогает преодолеть выбор начального распределения либо некоторые предположения о характере текущего распределения деревьев. Простейшим предположением, фактически принимаемым в большинстве математических моделей, является предположение о том, что все деревья в субпопуляции одинаковы (обычная интерпретация: модель описывает рост среднего дерева). Более реалистичными являются модели неоднородных популяций следующих классов: а) начальное распределение является ступенчатым (это модель многоярусного древостоя);

б) начальное распределение является равномерным в некоторой области – это предположение принято во многих компьютерных гэп-моделях; в) начальное (либо текущее) распределение имеет пренебрежимо малые моменты порядков $> k$, где обычно $k = 2$ ("приближение массы"). Модели этих классов удается свести (точно или приближенно) к системам обыкновенных дифференциальных уравнений [16, 39].

Переход от модели древесной субпопуляции (гэпа), состоящей из одинаковых деревьев, к той или иной модели неоднородной субпопуляции является первым этапом расширения пространственных масштабов гэп-модели. Следующий этап связан с рассмотрением лесной экосистемы как метапопуляции, состоящей из большого числа гэпов. Для этого необходимо, во-первых, найти интенсивности гибели индивидуальных гэпов как целостных образований. Решение этой задачи существенно зависит от выбора модели гэпа. При этом оказывается, в частности [37], что такие фундаментальные характеристики, как вероятность гибели и продолжительность жизни гэпа, а также продолжительность жизни метапопуляции в целом, зависят от начального размера гэпа и других характеристик распределения деревьев (например, дисперсии). Эти результаты еще раз указывают на критическую важность размеров гэпов (локусов), которая отмечалась как в теоретических работах [7], так и в экспериментах с компьютерными гэп-моделями [12, 13].

Далее теми же методами, что и при построении моделей субпопуляций а) – в), с заменой "дерева" на "гэп", строятся различные классы моделей метапопуляции [37]. Среди них наибольший интерес представляют модели неоднородных метапопуляций. Новым и важным элементом является появление в модели двух распределений (вместо одного в субпопуляционных моделях) – "внутреннего", по которому распределены деревья внутри субпопуляции, и "внешнего", которому подчинены субпопуляции как целостные элементы метапопуляции. При этом не предполагается, что "внутренние" распределения одинаковы для всех субпопуляций. Эти модели позволяют изучать динамику пространственно неоднородных древесных популяций, оставаясь в рамках аппарата обыкновенных дифференциальных уравнений (хотя

обычно для подобных задач используются уравнения в частных производных).

На третьем этапе можно перейти к исследованию поведения модели на больших промежутках времени. Соответствующая структурная модель метапопуляции, учитывающая процессы гибели и воспроизводства гэпов как целостных образований, оказывается автономной, причем скорость ее роста $\lambda = 0$. Поэтому из общих результатов об автономных структурных моделях следует, что независимо от степени детальности описания динамики отдельного дерева, процессов конкуренции и взаимодействия деревьев внутри субпопуляций для метапопуляции в целом существует единственное стабильное распределение, скорость сходимости к которому экспоненциально велика из любого начального состояния. Предельное распределение, а также значения регулирующих функционалов в стабильном состоянии находятся в явном виде.

Предельное распределение описывает единственное устойчивое состояние "динамического равновесия", представляющего собой мозаику находящихся в различных состояниях и возрастах гэпов, каждый из которых возникает, развивается и гибнет по внутренним законам, однако распределение всей совокупности гэпов является стационарным. Очевидно, это утверждение не входит в противоречие с результатами, где установлена возможность колебательного режима в древесной популяции (см., например, [40, гл. 6]), если интерпретировать последний как режим, устанавливающийся локально, внутри субпопуляции, являющейся элементом более широкой метапопуляции.

Описанные результаты позволяют на новом уровне подойти к применению гэп-моделей на больших промежутках времени и исследованию с их помощью влияния различных внешних условий, в том числе глобальных климатических изменений, на лесные экосистемы. Выделяя в компьютерной гэп-модели ее аналитическое ядро (модель локальной динамики гэпа, правила гибели и рождения гэпов и их начальное распределение), можно, минуя стадию расчетов переходного режима, непосредственно исследовать асимптотическое поведение соответствующей модели метапопуляции гэпов при различных значениях входящих в модель пара-

метров, что соответствует анализу климаксных состояний лесной экосистемы при вариации климатических "сценариев". Зависимость предельного распределения (которое может быть найдено из соответствующего дифференциального уравнения, решаемого совместно с моделью локальной динамики гэпов – см. следствие теоремы 1) от внешних параметров можно изучать с помощью известных программных средств (типа TRAX), без прогонки громоздкой имитационной модели до получения стабильного режима для каждого набора внешних параметров.

Точные формулировки некоторых результатов приведены ниже.

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ ПРИЛОЖЕНИЕ

Модели динамики популяций деревьев одного поколения

Пусть набор фазовых переменных, называемый далее "состоянием" отдельного дерева (высота, диаметр, биомасса и т. п.), $l(t, X)$ – плотность популяции деревьев, т. е. количество деревьев, имеющих в момент t состояние X .

Структурная модель динамики одновозрастного древостоя (или одного поколения древесной популяции) описывается системой

$$\begin{cases} dX/dt = f(t, X, Q_1(t)) \\ \partial l / \partial t + \text{div}(lF) = -\mu(t, X, Q_2(t))l \\ l(0, X) = l_0(X); \end{cases} \quad (3)$$

$$\text{где } Q_i(t) = \int_{\Omega} q_i(X) l(t, X) dX. \quad (4)$$

Здесь первое уравнение системы задает динамику состояния отдельного дерева, второе – динамику плотности популяции; $\mu(t, X, Q_2(t))$ – интенсивность смертности деревьев, $l_0(X)$ – начальное распределение. Регулирующие функционалы Q_i описывают влияние популяции "в целом" на процессы роста и гибели отдельного дерева, в частности, могут описывать результаты процессов конкуренции за внешние ресурсы (свет, воду и т. п.).

Явная зависимость функций F и μ от регулирующих функционалов существенно затрудняет исследование системы (3). Для преодоления этих трудностей при построении конкрет-

ных классов моделей динамики одного поколения оказывается полезным следующее

Предложение. Пусть $X(t, Y)$, $n(t, Y)$ удовлетворяют системе уравнений

$$\begin{aligned} dX(t, Y)/dt &= F(t, X(t, Y), Q_1(t)), \\ dn(t, Y)/dt &= -n(t, Y) \mu(t, X(t, Y), Q_2(t)), \quad (5) \\ Q_i(t) &= \int_{\Omega} q_i(X(t, Y)) n_i(t, Y) l_0(Y) dY. \end{aligned}$$

с начальными условиями $X(0, Y) = Y$, $n(0, Y) = 1$, где функции F, μ, l_0, q_i та же, что в системе (3).

Тогда функция $l(t, X)$, удовлетворяющая системе (3), может быть определена как обобщенная функция из равенства

$$\begin{aligned} \int_{\Omega} f(X) l(t, X) dX &= \\ &= \int_{\Omega} f(X(t, Y)) n(t, Y) l_0(Y) dY, \quad (6) \end{aligned}$$

справедливого для любой пробной функции $f(X)$. При этом функция $X(t, Y)$ из (5) удовлетворяет первому уравнению системы (3) при $X(t, 0) = Y$, и обратно.

Иными словами, задачи (3), (4) и (5), (6) эквивалентны.

Существенно, что уравнения задачи (5), (6) уже не зависят от текущего значения популяционной плотности.

Функция $n(t, Y)$ является условной функцией выживания, т. е. вероятностью дожить до возраста t при условии, что в начальный момент времени особь находилась в состоянии Y .

Некоторые классы моделей гэпов

Индивидуальный гэп как целостное образование ("квазичастица") описывается той или иной моделью динамики популяции деревьев одного поколения. Можно выделить следующие теоретически и практически интересные случаи таких моделей.

1) Однопородный одновозрастный древостой.

Модель задается начальным распределением с плотностью

$$l_0(y) = l^0 \delta(y - y^0),$$

где δ – функция Дирака, l^0 – начальная численность, y^0 – начальное состояние древостоя. Это простейший случай, отвечающий однородной (и, следовательно, имеющей малые пространственные размеры) субпопуляции.

Для расширения пространственных масштабов необходимо рассматривать модели неоднородных (по размерам и породному составу деревьев) популяций. Простейший вариант – разбиение популяции на конечное число групп, внутри которых все деревья одинаковы.

2) Многоярусный древостой.

Эта модель задается начальным распределением с плотностью

$$l_0(y) = \sum_{i=1}^m k_i \delta(y - y_i^0),$$

где m – число ярусов, y_i^0, k_i – начальные состояния и численности ярусов.

3) Многопородный древостой.

Эта модель (для равномасштабных по пространству и времени возобновления пород) практически совпадает с моделью многоярусного древостоя, различие в том, что уравнения, описывающие динамику i -й породы, могут зависеть от ее номера.

Записывая модель многоярусного (многопородного) древостоя в виде системы (3), (4), получим систему m одинаковых пар уравнений на X_i и l_i (либо n_i), $i = 1, \dots, m$, где X_i и l_i – текущее состояние и численность i -го яруса; уравнения отличаются лишь начальными данными и связаны между собой регулирующими функциями в форме

$$Q(t) = \sum_{i=1}^m l_i(t) q(X_i(t)).$$

Интересен предельный случай этой модели при $m \rightarrow \infty$ ("группа" состоит из отдельного дерева), описывающий динамику каждого дерева в зависимости от "среднего дерева и усредненного взаимодействия" [39].

Модели 1)–3) используются в случаях, когда начальное распределение может быть аппроксимировано ступенчатым. Другой, особенно полезный для моделирования динамики гэпов случай возникает, когда распределение популяции может быть аппроксимировано рас-

пределением, у которого все высшие моменты порядков больше k равны 0. Ограничимся случаем $k = 2$ ("сосредоточенное распределение"); соответствующие модели разбиваются на два класса.

4) Древостой с сосредоточенным текущим распределением.

5) Древостой с сосредоточенным начальным распределением.

Логика построения моделей 4) и 5) одинакова и состоит в "расщеплении" исходных моделей (4), (5) или (6), (7) на две части. Вначале строится модель, позволяющая вычислять регулирующие функционалы. Результат используется далее в уравнениях, описывающих динамику отдельного гэта. Поскольку основные общепопуляционные характеристики (средние значения фазовых переменных и их дисперсии, численность, запас и т. п.) могут быть записаны в том же формальном виде (4) при соответствующем выборе функций q , то на первом этапе в сущности строится (приближенная) модель общепопуляционных характеристик, очевидно, имеющая самостоятельную ценность.

Переменными модели 4) являются текущая численность, средние значения и вторые моменты структурных переменных X ; через эти переменные приближенно выражаются регулирующие функционалы и, следовательно, модель оказывается замкнутой.

Будем считать, что модель популяции задана системой вида (3). Введем новые переменные:

текущая численность популяции

$$l(t) = \int_{\Omega} l(t, X) dX;$$

среднее значение фазовой переменной

$$EX(t) = \int_{\Omega} Xl(t, X)/l(t) dX;$$

дисперсия текущего распределения вероятностей $l(t, X)/l(t)$

$$\sigma^2(t) = \int_{\Omega} (X-EX)^2 l(t, X) dX/l(t).$$

Можно доказать [11, 16], что эти величины удовлетворяют приближенной системе

$$\begin{cases} d\mu/dt = -l [\mu(t, EX, Q_2) + (\sigma^2/2) d^2\mu(t, EX, Q_2)/dX^2]; \\ dEX/dt = F(t, EX, Q_1) + \sigma^2/2 [d^2 F(t, EX, Q_1)/dX^2 - 2d\mu(t, EX, Q_2)/dX] \\ d\sigma^2/dt = \sigma^2 [2dF(t, EX, Q_1)/dX + \sigma^2/2 d^2\mu(t, EX, Q_1)/dX^2]. \end{cases} \quad (7)$$

Значение Q_i , в этой системе вычисляется по формуле

$$Q(t) = \int_{\Omega} q(X) l(t, X) dX = l(t) (EX) + (\sigma^2/2) d^2 q(EX)/dX^2, \quad (8)$$

следовательно, полученная система является замкнутой.

Построенная модель является весьма удобной вследствие своей простоты, однако обладает определенным недостатком: основное предположение о малости моментов высших порядков текущего распределения является трудно проверяемым и требует дополнительного обоснования, иначе модель может оказаться некорректной.

Эта трудность не возникает в модели 5), где предполагается, что высшие моменты малы по сравнению с первыми двумя лишь для начального распределения.

Будем считать, что модель популяции задана системой (5), (6). Обозначим

$$x_0 = \int_{\Omega} Xl_0(X) dX,$$

$$\sigma_0^2 = \int_{\Omega} (X-x_0)^2 l_0(X) dX,$$

где x_0 и σ_0 соответственно среднее и дисперсия начального распределения (при условии (4)).

Введем новые переменные – медианные значения структурной переменной и функции выживаемости, равные соответственно

$$\begin{cases} x(t) = X(t; x_0), \\ n(t) = n(t, x_0), \end{cases} \quad (9)$$

где $X(t, x_0)$, $n(t, x_0)$ – решение системы (5) при начальных условиях $X(0) = x_0$, $n(0) = 1$, и их производные по начальному значению x_0

$$\begin{aligned}
x_1(t) &= dX(t, x_0)/dx_0; \\
n_1(t) &= dn(t, x_0)/dx_0; \\
x_2(t) &= d^2 X(t, x_0)/dx_0^2; \\
n_2(t) &= d^2 n(t, x_0)/dx_0^2.
\end{aligned} \tag{10}$$

Как известно, эти функции удовлетворяют соответствующей системе уравнений в вариациях. С их помощью могут быть вычислены регулирующие функционалы:

$$\begin{aligned}
G(t) &= \int_{\Omega} g(X) l(t, X) dX = \\
&= \int_{\Omega} g(X(t, Y)) n(t, Y) l_0(Y) dY = \\
&= g(x) n + \sigma_0^2/2 [nx_1^2 d^2 g(x)/dx^2 + \\
&+ (nx_2 + 2n_1x_1) dg(x)/dx + gn_2]. \tag{11}
\end{aligned}$$

Система уравнений (5) при $Y = x_0, n(0) = 1$ вместе с системой уравнений в вариациях для вычисления величин (9, 10) и значениями регулирующих функционалов, вычисляемыми по формуле (11), является искомой моделью. Можно показать, что в обозначениях этой модели текущая численность популяции $l(t)$, среднее значение структурной переменной $EX(t)$ и текущая дисперсия $\sigma^2(t)$ равны соответственно

$$l(t) = l(0) [n(t) + (\sigma_0^2/2)n_2(t)]. \tag{12}$$

$$EX = x + \sigma_0^2(nx_2 + 2n_1x_1)/(2n + \sigma_0^2 n_2), \tag{13}$$

$$\begin{aligned}
\sigma^2(t) &= \sigma_0^2/(2n + \sigma_0^2 n_2)[2nx_1^2 - \\
&- \sigma_0^2(nx_2 + 2n_1x_1)^2/(2n + \sigma_0^2 n_2)]. \tag{14}
\end{aligned}$$

Модели одного поколения метапопуляций с сосредоточенными распределениями представляют собой, с математической точки зрения, обобщения рассмотренных в этом разделе моделей на случай многих переменных [37].

Структурные модели метапопуляций

В достаточно общем виде модель (древесной) метапопуляции описывается системой

$$\begin{aligned}
dX/dt &= F(a, X, P_1(t)) \\
\partial \rho / \partial t + \partial \rho / \partial a + \operatorname{div}(\rho F) &= -v(a, X, P_2(t)) \tag{15}
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
\rho(t, 0, X) &= \\
&= \gamma(X) \int_0^\infty \int_{\Omega} v(a, Y, P_2) \rho(t, a, Y) da dY
\end{aligned}$$

$$\rho(0, a, X) = \rho_0(a, X)$$

Здесь $X = (x_1, \dots, x_n)$ – набор фазовых переменных, называемый далее "состоянием" отдельной субпопуляции (гэпа); компонентами вектора состояния X могут быть, например, запас, численность деревьев в субпопуляции, среднее значение высоты и диаметра деревьев и т. п.; Ω – множество допустимых значений состояний X . Первое уравнение определяет динамику отдельного гэпа. Метапопуляция описывается распределением $\rho(t, a, Y)$ числа гэпов, имеющих в момент t возраст a и состояние Y , $v(a, Y, P_2)$ – интенсивность гибели гэпов, $\gamma(X)$ – вероятностное распределение по начальным состояниям "новорожденных" гэпов. Динамика гэпов, интенсивности их рождения и гибели могут зависеть от регулирующих функционалов $P_i(t)$

$$P_i(t) = \int_0^\infty \int_{\Omega} \rho_i(a, X) l(t, a, X) dX. \tag{16}$$

Модель (15) называется автономной, если не зависит от регулирующих функционалов. Отметим, что модели индивидуального гэпа согласованы с общей моделью (15) в том смысле, что модель (3) получается из (15) элиминированием возрастной переменной и процесса возобновления.

Асимптотическое поведение моделей древесных метапопуляций

Рассмотрим автономную модель (15) и предположим, что вектор-функция F непрерывна и ограничена вместе со всеми первыми производными, функции ρ_0, v , неотрицательны, непрерывны и ограничены. Пусть $X(a, y)$ – решение задачи Коши $dX/da = F(a, X), X(0) = Y$.

Обозначим

$$N(a, Y) = \exp\left(-\int_0^a v(u, X(u, Y)) du\right)$$

$$m = \int_0^\infty \int_{\Omega} \gamma(X) N(t, X) dt dX$$

– среднюю продолжительность жизни гэпа в метапопуляции,

$$V = \int_0^\infty \int_{\Omega} \rho_0(a, X) da dX$$

– начальный размер метапопуляции,

$$J(a, Y) = \exp\left(-\int_0^a \sum_{i=1}^n \right.$$

$$\left. (\partial F_i / \partial X_i (u, X(u, Y))) du \right.$$

Теорема 1. Предположим, что $V < \infty$, $m < \infty$ и $v(a, \cdot) > \text{const} > 0$ при всех достаточно больших a . Тогда для модели метапопуляции гэпов существует единственное предельное распределение

$$\rho_\infty(a, X) = \lim_{t \rightarrow \infty} \rho(t, a, X) = V/m \mathfrak{R}(a, X),$$

$$\text{где } \mathfrak{R}(a, X(a, Y)) = \gamma(Y) N(a, Y) J(a, Y) \quad (17)$$

Распределение \mathfrak{R} является "стабильным" в следующем смысле: при любом начальном распределении ρ_0 распределение метапопуляции сходится к $V/m \mathfrak{R}$, а если начальное распределение равно \mathfrak{R} , то $\rho(t, a, X) = \mathfrak{R}(a, X)$ при всех t .

Функция $\mathfrak{R}(a, X(a, Y))$ описывает структурно-возрастное распределение метапопуляции в предельном состоянии. Обозначим $R(a) = \mathfrak{R}(a, X(a, Y))$ при фиксированном начальном значении Y . Из формулы (17) вытекает

Следствие. Функция $R(a)$ может быть найдена из следующей системы $(n+1)$ -уравнений:

$$dX/da = F(a, X),$$

$$dR/da = -R[v(a, X) +$$

$$+ \sum_{i=1}^n \partial F_i / \partial X_i(a, X)], \quad (18)$$

$$X(0) = Y, R(0) = \gamma(Y).$$

Из равенства (17) следует важная формула для вычисления средних по предельному распределению:

$$G(a) = \int_{\Omega} g(X) \rho_\infty(a, X) dX = V/m \int_{\Omega} g(X(a, Y)) \gamma(Y) N(a, Y) dY. \quad (19)$$

Эту формулу можно рассматривать в качестве определения предельного распределения $\rho_\infty(a, X)$ как обобщенной функции от X .

Во многих случаях не требуется точных выражений для предельного распределения, важны лишь значения основных таксационных показателей (таких, например, как запас), имею-

щих вид средних по предельному распределению (т. е. регулирующих функционалов). Эти величины находятся по формуле (19).

Можно доказать, что сходимость к предельному распределению в модели метапопуляции происходит с экспоненциальной скоростью. Точнее, справедлива следующая

Теорема 2. В условиях теоремы 1 существуют постоянные c_1, c_2 такие, что при всех t

$$\begin{aligned} | \rho(t, a, X) - V/m \mathfrak{R}(a, X) | < c_1 \exp(-c_2 t) \mathfrak{R}(a, X). \end{aligned}$$

Более того, для любого регулирующего функционала $P(t)$

$$| P(t) - P | < c_1 \exp(-c_2 t) P,$$

$$\text{где } P = V/m \int_{\Omega} \int_{\Omega} \rho(a, X(a, Y))$$

$$\gamma(Y) N(a, Y) d a d Y.$$

Из формулы (19) вытекает, что предельное возрастное распределение $A(a)$ метапопуляции равно

$$A(a) = \int_{\Omega} \rho_\infty(a, X) dX =$$

$$V/m \int_{\Omega} \gamma(Y) N(a, Y) dY,$$

откуда

$$dA/da = -V/m \int_{\Omega} \gamma(Y) v(a, X(a, Y)) \cdot$$

$$N(a, Y) dY.$$

Таким образом, предельное возрастное распределение является, в соответствии с общепризнанными принципами [41] и с выводами из вербальной ценной модели [8], убывающей функцией возраста. Однако предельное распределение $R(a)$ для структурно-возрастной когорты уже не обязательно монотонно по возрасту, что легко следует из уравнений (19).

ЛИТЕРАТУРА

1. Н. В. Дылис, Структура лесного биогеоценоза, М., Наука, 1969.
2. A. Aubreville, World Vegetation Types, N. Y., Columbia Univ. Press, 1971, 41-55.
3. A. S. Watt, *J. Ecol.*, 1947, 35, 1-22.
4. В. Н. Коротков, *Биол. науки*, 1991, 8, 7-19.
5. О. В. Смирнова, А. А. Чистякова, Р. В. Попадюк и др., Популяционная организация покрова лесных территорий на примере широколиственных лесов европейской части СССР. Информационный материал, Пушчино, НЦБИ АН СССР, 1990.
6. Р. В. Попадюк, А. А. Чистякова и др., Восточноевропейские широколиственные леса, М., Наука, 1994.

7. Р. В. Попадюк, С. И. Чумаченко, *Биол. науки*, 1991, 8, 67–77.
8. А. И. Бузыкин, В. Л. Гавриков, Р. Г. Хлебопрос, Чтения памяти академика В. И. Сукачева, М., Наука, 1987, вып. 5, 64–91.
9. В. Н. Сукачев, Проблемы фитоценологии, Л., Наука, Ленингр. отд-ние, 1975.
10. Ф. С. Березовская, Г. П. Карев, Международный симпозиум "Северные леса: состояние, динамика, антропогенное воздействие", М., Наука, 1990, ч. 3, 3–11.
11. Г. П. Карев, Структурные модели и динамика древесных популяций. Автореф. дис. д-ра наук, Красноярск, ИБФ СО РАН, 1994.
12. Н. Н. Shugart, *Theory of Forest Dynamics*, N. Y., Springer, 1984.
13. Н. Н. Shugart, *System Analysis of the Boreal Forests*, N. Y., Springer, 1992.
14. D. B. Botkin, J. K. Janak, J. R. Wallis, *J. Ecol.*, 1972, 60, 849–873.
15. А. И. Бузыкин, В. Л. Гавриков, О. П. Секретенко, Р. Г. Хлебопрос, Анализ структуры древесных ценозов, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1985.
16. Г. П. Карев, Проблемы мониторинга и моделирование лесных экосистем, М., АО "Журнал Экос-информ", 1995, 228–243.
17. M. F. Acevedo, D. L. Urban, M. Ablan, *GIS WORLD*, 1994.
18. A. Solomon, Н. Н. Shugart, *State and Change of Forest Ecosystems*, G. I. Agreen, (ed.), Uppsala, Sweden, 1984, 333–357.
19. A. Solomon, T. Webb, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1985, 16, 63–84.
20. D. L. Urban, G. B. Bonan, T. M. Smith, Н. Н. Shugart, *Forest Ecology and Management*, 1991, 42, 95–110.
21. O. Deikmann, J. A. J. Metz, S. A. L. M. Kooijman, Н. J. A. M. Heijmans, *NIEUW Archief Voor Wiskunde* (4), v. 2, 1084, 82–109.
22. Р. А. Полуэктов (ред.), *Динамическая теория биологических популяций*, М., Наука, 1974.
23. M. Gurtin, R. MacCamy, *Nonlinear Anal. and Mech.*, 1977, 3, 1–35.
24. *Computer and Mathematics with Applications*, special issue, 1983, 9: 3.
25. В. М. Шуренков, Эргодические процессы Маркова, М., Наука, 1989.
26. O. Deikmann, On Semigroups and Populations, F. Fusco, I. Ianelli, L. Salvatori (eds), *Advanced Topics in the Theory of Dynamical Systems*, Acad. Press, 1989, 125–135.
27. G. Webb, *Theory of Non-Linear Age-Dependent Population Dynamics. Monographs and Text Books in Pure and Appl. Math. Ser.*, 89, Dekker, 1985.
28. J. A. J. Metz, O. Deikmann (eds), *The Dynamics of Physiologically Structured Populations*, *Lecture Notes in Biomath.*, 68, Springer, 1986.
29. S. L. Tucker, S. O. Zimmerman, *SIAM J. Appl. Math.*, 1988, 3549–3551.
30. F. R. Sharp, A. J. Lotka, A Problem in Age Distribution, *Phil. Mag.*, 1911, 21, 435–438.
31. G. P. Karev, *Ecol. Modeling.*, 1993, 70, 277–288.
32. W. Feller, *Ann. Math. Stat.*, 12, 243–267.
33. G. Webb, *Lect. Notes Math.*, 1984, 1076, 254–268.
34. Г. П. Карев, Моделирование процессов экологического развития. Сб. трудов ВНИИСИ, М., Наука, 1987, 12, 82–94.
35. Ф. С. Березовская, Г. П. Карев, А. З. Швиденко, Моделирование динамики древостоев: эколого-физиологический подход, М., ВНИИЦЛесресурс, 1991.
36. П. Я. Грабарник, Математическое моделирование популяций растений и фитоценозов, М., Наука, 1992, 85–90.
37. Г. П. Карев, Проблемы мониторинга и моделирование лесных экосистем, М., АО "Журнал Экос-информ", 1995, 201–219.
38. M. E. Gulpin, I. Hanski (eds). *Metapopulation Dynamics*, London, Acad. Press, 1991.
39. Г. П. Карев, Математическая биофизика, Красноярск, 1985, 161–167.
40. М. Д. Корзухин, Ф. Н. Семеvский, *Синэкология леса*, С.-П., Гидрометеоиздат, 1992.
41. Ю. Одум, *Основы экологии*, М., Мир, 1975.

Structural Models of Forest Ecosystems

G. P. KAREV

*Center for Problems of Ecology and Productivity of Forests,
Russian Acad. Sci.*

The study concerns the problem of mathematical simulation of the time course of the state of forest ecosystems. Various conceptions and approaches to construction of models (storey mosaic conception, gap modelling etc.) are discussed, and it is demonstrated that all these trends in modelling are parts of a unified theory. Considered are also analytical models of the time course of the state of tree populations and communities.