Математические структуры и моделирование
2020. № 4(56). С. 49–63

УДК 004.9:631.4
DOI 10.24147/2222-8772.2020.4.49-63

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ МОЗАИЧНОСТИ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Л.А. Володченкова
к.б.н., доцент, e-mail: volodchenkova2007@yandex.ru
А.К. Гуц
д.ф.-м.н., профессор, e-mail: guts@omsu.ru

Омский государственный университет им. Ф.М. Достоевского, Омск, Россия

Аннотация. В статье предложен небольшой обзор основных математических моделей, описывающих мозаичную динамику лесных сообществ: катастрофическая модель, модель Тузинкевича, модель Кахъямы и gap-модели.

Ключевые слова: мозаичность, лесные экосистемы, gap-модель.

Введение

Лесные биоценозы, как правило, обладают более или менее выраженной пространственной структурированностью и сильной неоднородностью. Другими словами, леса имеют мозаичную структуру[1]: в лесных массивах большинство видов растений заполняют свои места обитания весьма неравномерно, образуя скопления (пятна) и пустоты, «которые далеко не всегда удаётся убедительно объяснить неоднородностью условий внешней среды на соответствующих ареалах» [4]. Лесной биоценоз представляет собой пространственную мозаику, состоящую из разрозненных в пространстве групп растений. «Элементом леса», его фундаментальной единицей является не отдельное дерево, а ассоциация деревьев, находящихся на определённом участке. Развитие «элементов леса» идёт независимо и асинхронно [1]. Гибель этой единицы леса, отдельной группы деревьев образует прогалину (окно, gap).

Каким образом математически, а точнее, аналитически моделируется в современной экологии лесных сообществ мозаичная структура леса? Статья представляет небольшой обзор соответствующих математико-компьютерных моделей.

1. Сложность экосистем и простота их моделей

Прежде всего попытаемся понять, что можно ожидать от таких моделей лесных экосистем.

[1]Мозаика — нечто, состоящее из разнородных частей (пятен).

Лесные экосистемы (геобиоценозы) крайне сложны, если рассматривать их разносторонне с учётом всех факторов: географических, биологических, гидрологических, климатических и пр. Поэтому естественен вопрос: должны ли столь сложными быть сами модели?

Станислав Лем как-то написал, что лучшей моделью яблока является само яблоко. Иначе говоря, при построении модели следует быть рациональным — она должна давать предсказания по тем проблемам, которые в данный момент для исследователя представляются первоочередными.

Австралийский лесовед-эколог Ландсберг так описывал ситуацию с моделированием: «Это аксиома, что любая модель, задуманная как инструмент управления, должна быть максимально простой. Количество параметров должно быть сокращено до минимума, соизмеримого с существенными особенностями проблемы и реалистичными ответами на анализируемые переменные. Сложные, многопараметрические модели, как правило, остаются в качестве инструментов исследования в научном сообществе, и даже там они, чаще всего, используются только их создателями и, возможно, небольшим кругом коллег. Также важно, чтобы модели были сбалансированы; например, не представляется оправданным рассчитывать фотосинтез на уровне листа с точки зрения концентраций ферментов в моделях, предназначенных для применения в региональном или даже глобальном масштабе» [2], т. е. не следуют всё доводить до чрезмерной детализации.

Конечно, упрощения и допущения не способствуют уверенности в правильности модели. Но очень часто оказывается, что другой модели-то и нет. При этом следует бережно относиться к аналитическим моделям. Вся классическая наука построена на таких моделях.

По этому поводу Лансберг обнадёживающе заверяет нас: «Учёные, как правило, хорошо осведомлены о недостатках своих моделей, поэтому иногда не хотят выпускать их для практического использования. Очевидно, что важно знать о проблемных областях, которые могут привести к ошибкам, но многие несовершенные модели будут лучше, чем догадки или практические правила, поэтому позвольте нам их использовать. Улучшения последуют» [2],

2. Мозаично-ярусная модель лесного фитоценоза, основанная на дифференциальном уравнении

В работе [3] предложена *модель роста биомассы лесного биогеоценоза*, учитывающая пространственно неоднородную структуру состояния лесной экосистемы, но не описывающую её явно:

$$\frac{dx}{dt} = -\frac{\partial}{\partial x} V(x, k, m, a, w), \tag{1}$$

где

$$V(x, k, m, a, w) = \frac{\alpha}{p+2} x^{p+2} + kx^4 + mx^3 + ax^2 + wx \tag{2}$$

где $\alpha = \alpha_1 ... \alpha_p$ — фактор, учитывающий p ярусов, k — фактор, учитывающий конкуренцию, m — фактор мозаичности (оконная динамика, gap), a — антропогенный фактор, w — влажность почвы:

$$k = -c_k(CI - CI_{\text{гр}}), \quad m = c_m\left(\frac{s^2}{\mu} - 1\right),$$

$$a = -c_a(\text{УАН} - \text{УАН}_{\text{гр}}), \quad w = c_w(W - W_{\text{гр}}),$$

где $CI_{\text{гр}}$, $(s^2/\mu)_{\text{гр}} = 1$, $\text{УАН}_{\text{гр}}$, $W_{\text{гр}}$ — критические значения факторов, обозначающие границы экологической устойчивости фитоценоза.

Отметим, что доброкачественность характеризуется неравенством $x > 0$; наличие конкуренции — неравенством $k < 0$, действенность оконной динамики — неравенством $m > 0$; вырубка лесов, пожары — неравенством $a < 0$, недостаток влаги — неравенством $w < 0$.

Функция $V(x, k, m, a, w)$, заданная выражением (2), описывает при изменении параметров k, m, a, w самые различные бифуркации, называемые в математической теории катастроф катастрофами типа «бабочка» [3]. Данная модель не рассчитана на исследование образования мозаичности (окон), а создана для прогнозирования лесных экологических катастроф, которые по-разному могут протекать в зависимости от степени пространственного распределения деревьев в лесу.

Нас интересует, прежде всего, влияет ли учёт мозаичности на продукцию биомассы? Если да, то можно говорить об определённой действенности предлагаемой модели.

Степень мозаичности отражена на рис. 1. Для того чтобы понять, как может влиять фактор мозаичности m на продукцию биомассы, мы приводим графики (см. рис. 2) для решений модельного уравнения вида:

$$\frac{dx}{dt} = -6x^5 + x^3 + mx^2, \quad a = w = 0,$$

$$x(0) = 1, \quad t \in [0, 20],$$

учитывающего только наличие конкуренции и степень мозаичности.

Известно, что в образовавшемся окне (gap) происходит восстановление растительности, идёт сукцессия. Серийные (временно существующие) растительные сообщества, характеризующие этапы сукцессии, — это равновесные состояния, т. е. для них биомасса не меняется со временем, или

$$\frac{dx}{dt} = 0.$$

Это состояния, к которым последовательно скачкообразно (катастрофически) переходит лесная экосистема в ходе сукцессии.

Модель (1)–(2) позволяет проследить эти равновесные ситуации, уточнить вид соответствующего потенциала V. На рис. 3 изображён вид потенциала при

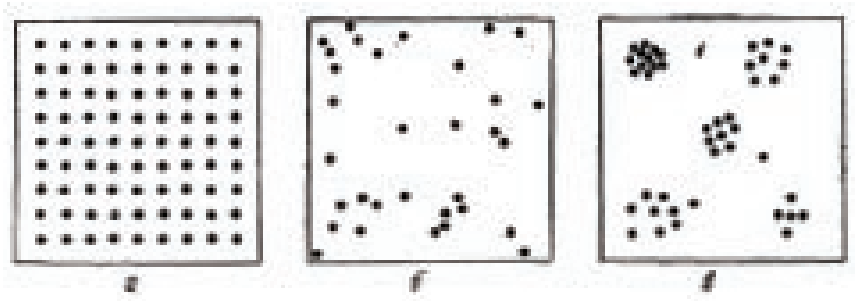

Рис. 1. Способы размещения деревьев в лесу: а) регулярное распределение ($m < 0$), б) случайное (равномерное) распределение ($m = 0$), в) контагиозное (пятнистое, мозаичное) распределение ($m > 0$)

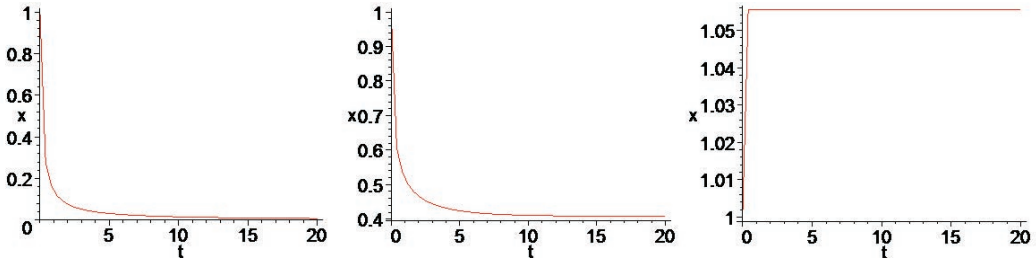

Рис. 2. Продукция биомассы в зависимости от типа пространственного распределения деревьев в лесу: а) регулярное распределение ($m = -6 < 0$), б) случайное (равномерное) распределение ($m = 0$), в) контагиозное (пятнистое, мозаичное) распределение ($m = 6 > 0$)

разных значениях фактора мозаичности m в паре с антропогенным воздействием (пожар, вырубка).

Мы видим из графиков рис. 2, 3, что модель (1)–(2) способна учитывать значения фактора мозаичности лесной экосистемы при определении биомассы.

Но хотелось бы иметь модель, которая, основываясь на ярусно-мозаичной парадигме, в своих предсказаниях не просто учитывает значения фактор мозаичности, но и показывала бы, как происходит возникновение пространственно неоднородного (пятнистого) распределения деревьев в лесном сообществе. Такую аналитическую модель предложили, например, А.В. Тузинкевич и другие [4].

3. Аналитические модели, использующие уравнения в частных производных

В этом параграфе рассмотрим модели А.В. Тузинкевич [4] и Кахъямы [6], описывающие динамику мозаичного леса, динамику образования окон (gap'ов) и восстановление растительности в них, т. е. сукцессию.

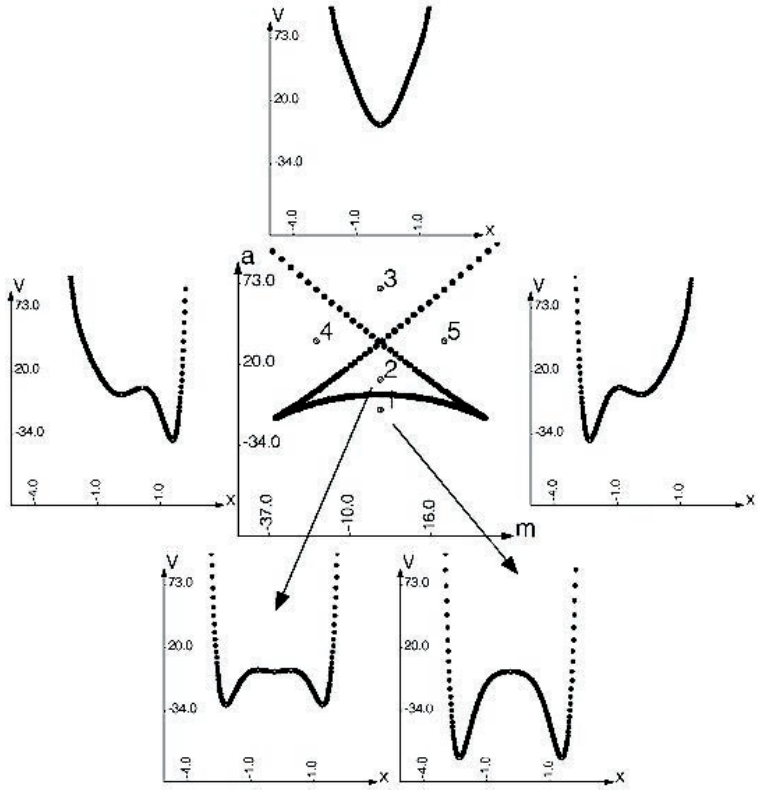

Рис. 3. Графики потенциала V и равновесные состояния при сукцессии (ямки на графике потенциала) для 6-ярусного леса в плоскости «мозаичность m – пожары (вырубка) a» в случае $w = 0$, $k = -20$ [3]

3.1. Модель возникновения мозаичных растительных сообществ, основанная на системе интегро-дифференциальных уравнений

При построении данной модели учитывалось взаимодействие растений, расположенных рядом и оказывающих влияние как на увеличение биомассы (например новая поросль), так и на ограничение её роста, вызванное конкуренцией за ресурсы, необходимые для жизнедеятельности (в первую очередь за свет) [4].

Предлагаемая модель имеет вид

$$\frac{\partial u_i}{\partial t}(x,t) = \int\limits_M \alpha_i(x,y)u_i(y,t)dy - [u_i(x,t)]^{\gamma_i} \sum_j \int\limits_M \gamma_{ij}(x,y)[u_j(y,t)]^{\rho_j} dy, \qquad (3)$$

где $u_i(x,t)$ — плотность биомассы i-го вида в точке x в момент времени t, M — физическое пространство, ареал обитания сообщества. Параметр γ_i характеризует чувствительность подавляемой биомассы к конкурентному воздействию, параметр ρ_j отражает нелинейность зависимости степени конкурентного лимитирования от плотности подавляющей биомассы. Ядра $\alpha_i(x,y)$ характеризуют «прорастание» биомассы i-го вида из точки y в точку x, ядра $\beta_{ij}(x,y)$ характеризуют интенсивность конкурентного подавления биомассы i-го вида в точке

x биомассой j-го вида, расположенного в точке y. Эти ядра (α_i, β_{ij}) зависят только от расстояния между точками x и y.

Для одновидового леса имеем уравнение

$$\frac{\partial u}{\partial t}(x,t) = \int\limits_M \alpha(x,y)u(y,t)dy - [u(x,t)]^\gamma \int\limits_M \gamma(x,y)[u(y,t)]^\rho dy. \qquad (4)$$

Для этого уравнения неоднородное пространственное распределение получаем из начального однородного $u(x,0) = 0,3$ для всех x. Для того чтобы получить неоднородное пространственное распределение, параметр γ был взят достаточно малым ($\gamma = 0,1$), а параметр ρ больше 1 ($\rho = 3,9$), радиус ядра конкурентного воздействия больше радиуса ядра прорастания, $r_\beta > r_\alpha$: $r_\alpha = 1, r_\beta = 5,9$.

Как результат получено неоднородное распределение (рис. 3 а).

Если увеличивать значение параметра r_α, то неоднородность распределения будет увеличиваться: сначала число пиков уменьшится, между ними появятся точки, в которых биомасса равна нулю, амплитуда пиков возрастёт (в этих точках биомасса $r_\alpha = 3,9$ будет почти в три раза больше начальной), при $r_\alpha = 3,9$ их число станет равным 4 по каждой координате (рис. 3 б). Затем, если взять $r_\alpha > r_\beta$, то распределение станет крайне неоднородным (рис. 3 в), с большим числом пиков и большой их амплитудой ($\max u(x,t)$ больше $u(x,0)$ в 10 раз). Между пиками останутся точки с нулевой плотностью, но их станет значительно меньше по сравнению с предыдущими результатами.

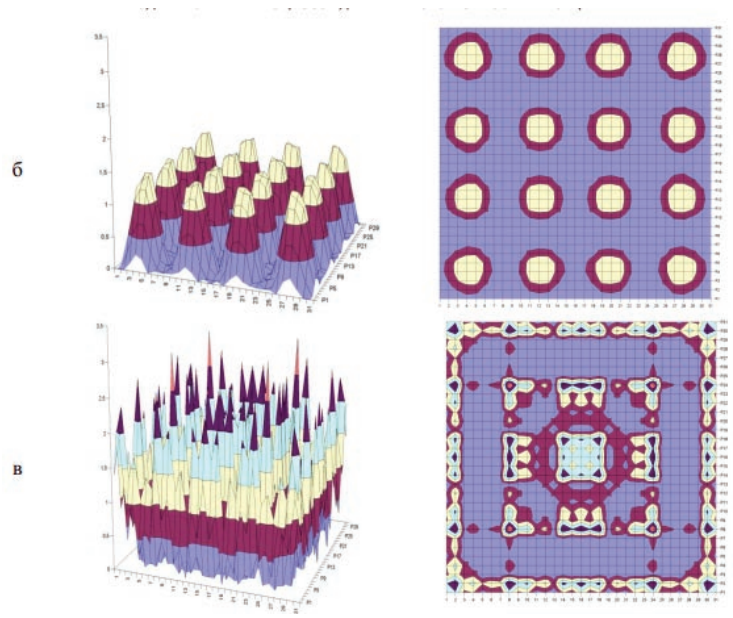

Рис. 4. Мозаика одновидового леса. Слева — вид сбоку, справа — сверху [4]

Таким образом, мы получаем возникновение мозаики.

3.2. Модель Кахъямы

Пусть $f(t, a, x)$ — плотность деревьев на единицу площади леса размером x (диаметр D ствола на уровне груди, рост H или любой другой размер) с возрастом a древостоя участка в момент времени t.

Плотность деревьев $f(t, a, x)$ определяется для каждого участка леса.

Зависящее от времени изменение $f(t, a, x)$ описывается демографическими процессами, а именно ростом размера дерева, гибелью и воспроизводством деревьев, старением участков леса и образованием окон (gap), а также перемещением по различным географическим местоположениям посредством разноса семян.

Определим $G(t, a, x)$ как скорость роста деревьев размера x; $\gamma(a)$ — как скорость образования окна (gap) (или уровень смертности участка возраста a, который возрождается на участке с исходным возрастом 0), $\mu(t, a, x)$ — как смертность деревьев размера x в древостое возраста a вне зависимости от событий образования прогалин (окон, gap), а $R(t, l)$ — скорость производства зрелых семян материнскими деревьями в меняющемся ландшафте участков леса в момент t.

Динамика популяций деревьев со структурой мозаики моделируется уравнением [5]:

$$\frac{\partial f(t,a,x)}{\partial t} = -\frac{\partial G(t,a,x) f(t,a,x)}{\partial x} -$$

$$-\frac{\partial f(t,a,x)}{\partial a} - \gamma(a) f(t,a,x) - \mu(t,a,x) f(t,a,x). \qquad (5)$$

Зависимость распределения f от времени t позволяет описывать перемещение окон (shifting-gap mosaic) в лесной экосистеме.

При определённых уточнениях модели касательно входящих в неё функций и краевых условий получается стационарное распределение, изображённое на рис. 5.

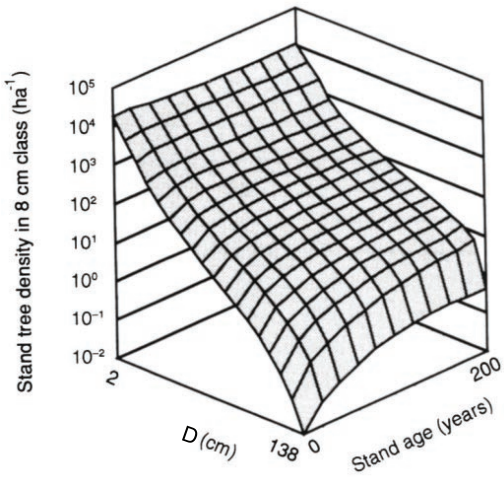

Рис. 5. Стационарное распределение деревьев (в log масштабе) [5]

На рис. 6 сравниваются наблюдаемое распределение деревьев в окнах и закрытых насаждениях с таковым же в модели (5). Соответствие наблюдаемых и смоделированных распределений на рис. 6 замечательно, поскольку в модели не использовались данные о наблюдаемом распределении.

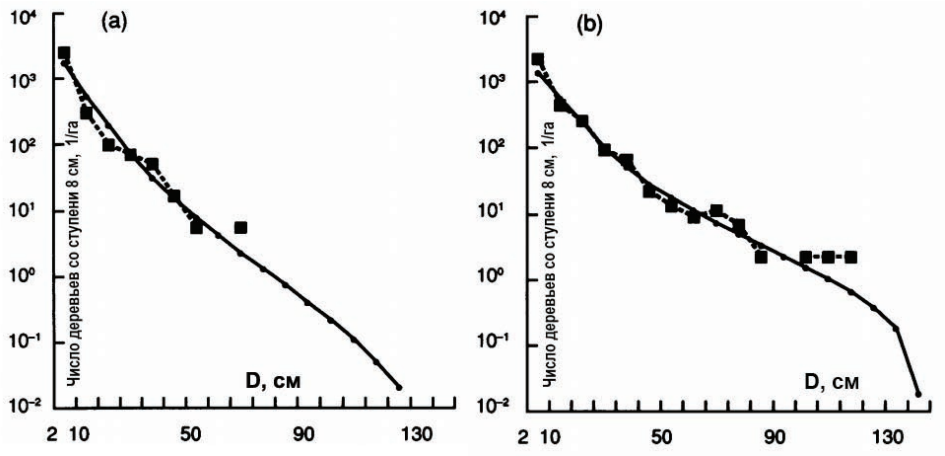

Рис. 6. Сравнение наблюдаемого и смоделированного распределения размеров деревьев в окнах и закрытых насаждениях. Наблюдаемые распределения в лесу Сегире на острове Якусима обозначены квадратами с пунктирными линиями; смоделированные — сплошными линиями с точками: (a) наблюдаемое распределение в окнах, смоделированное для древостоев от 0 до 20 лет; (b) наблюдаемое распределение в закрытых насаждениях, смоделированное для древостоев старше 20 лет (в log масштабе) [5]

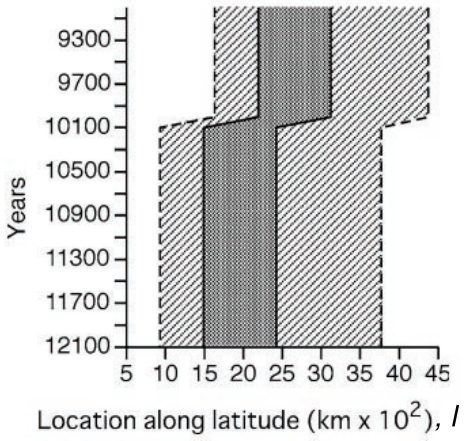

Рис. 7. Фундаментальная (потенциальная ниша) и реализованная ниша для видов, представляющих умеренно-тёплый тропический лес при сценарии глобального потепления между $t = 10000$ и $t = 10100$. Потенциальная ниша — полосатая зона внутри пунктирных линий; реализованная ниша — это заштрихованная зона внутри сплошных линий (темнее) [6]

Полученные результаты говорят в пользу предложенной аналитической модели. В статье [6] эта модель используется для предсказания перемещения экологических ниш трёх видов лесов по географическим широтам (latitude) l при глобальном потеплении (рис. 7).

4. Gap-модели

Альтернативой описанию лесных экосистем с помощью моделей в форме дифференциальных уравнений в частных производных являются gap-модели. Эти модели успешно описывают долгосрочную динамику биомассы, включающую процессы физиологии и демографии деревьев в лесных экосистемах [6].

Эти модели представляют мозаику перемещающихся участков лесных ландшафтов в соответствии с возрастным распределением участков с разной структурой размеров деревьев, при этом создание прогалин (окон) при падении деревьев соответствует «смерти» участка определённого возраста и одновременное «рождение» gap'a, обнуляющего возраст участка-окна [6], на котором запускается процесс сукцессии.

Gap-модели изучают динамику восстановления леса в окне (gap), которое образовалось в результате гибели леса на данном участке. Размер окна 10 м $\times$ 10 м (до 20 м $\times$ 20 м). Рассматриваются отдельные деревья с такими параметрами, как диаметр, высота и т. д.

Иначе говоря, gap-модели исходят из парадигмы ярусно-мозачной структуры леса (оконной динамики) и созданы для исследования динамики лесной биомассы в окне.

4.1. JABOWA и другие

Первой такой моделью была компьютерная модель JABOWA, предложенная Боткиным и др. [7]–[9], с уравнением для диаметра D деревьев

$$\frac{\Delta D}{\Delta t} = gD\phi(D)\frac{1}{b(D)}f(e), \tag{6}$$

где D — диаметр на высоте груди деревьев, параметр H — высота дерева, g — скорость роста, функция $b(D)$ — это величина, заключающая в себе данную аллометрическую взаимосвязь, $f(e)$ — величина, влияющая на абиотическую и биотическую среду при росте дерева.

$$\phi(D) = \left(1 - \frac{DH}{D_{max}H_{max}}\right).$$

Рассматривается также иное соотношение высота-диаметр, дифференциальная форма уравнения роста в модели JABOWA которого имеет вид

$$\frac{dD}{dt} = gD\phi(D), \tag{7}$$

$$\phi(D) = \frac{1 - H/H_{max}}{2H_{max} - b(-sD/b + 2)e^{-Ds/b}},$$

где s — параметр, обозначающий начальный рост высоты по отношению к росту диаметра, то есть «тонкость» дерева [10].

Используя эти уравнения, имитируют на компьютере в различных случайных условиях возобновление (рождение и рост) и гибель деревьев на участке

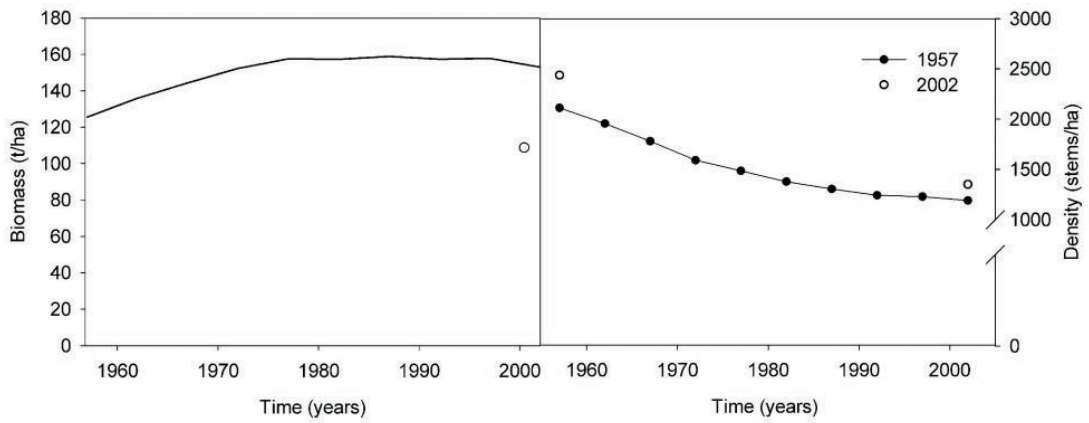

Рис. 8. Смоделировано развитие древостоя типа «горная сосна» в период с 1957 по 2001/2002‘гг. С использованием gap-модели ForClim V2.9.3. Слева: смоделированная совокупная биомасса (деревья/га). Белый кружок указывает на эмпирические значения, оценённые для этого типа насаждений в 2001/2002 г. (биомасса 106 деревьев/га). Справа: смоделированное общее количество стеблей на гектар (закрашенные кружки). Два открытых круга указывают на эмпирическое количество стеблей/га [10]

окна. Начальное распределение также берётся случайным. Состояние gap (окна) берётся усреднением по достаточно большому числу реализаций (имитаций).

Таким образом, gap-модель изучает динамику отдельного пятна мозаики леса, в котором каждое такое пятно развивается несинхронно и достаточно независимо.

Сегодня существуют различные gap-модели JABOVA, FORSKA, ForClim и другие.

Имеются различные формулы для связи диаметра дерева и его высоты. Для gap-модели FORSKA используется формула [11]

$$H = 1,3 + (H_{maz} - 1,3)(1 - \exp[-sD/(H_{max} - 1,3)]).$$

Формула для объёма [12]

$$\frac{dV}{dt} = RL_a\left(1 - \frac{DH}{D_{max}H_{max}}\right),$$

где V и L_a представляют объём и площадь листьев дерева, а R — константа, которую можно интерпретировать как регулирующую скорость ассимиляции дерева.

Таким образом, мы можем вычислять биомассу gap и число стеблей (см. рис. 8).

На рис. 9 приводятся различные симуляции (прогоны) в gap-модели ForClim V2.9.3.

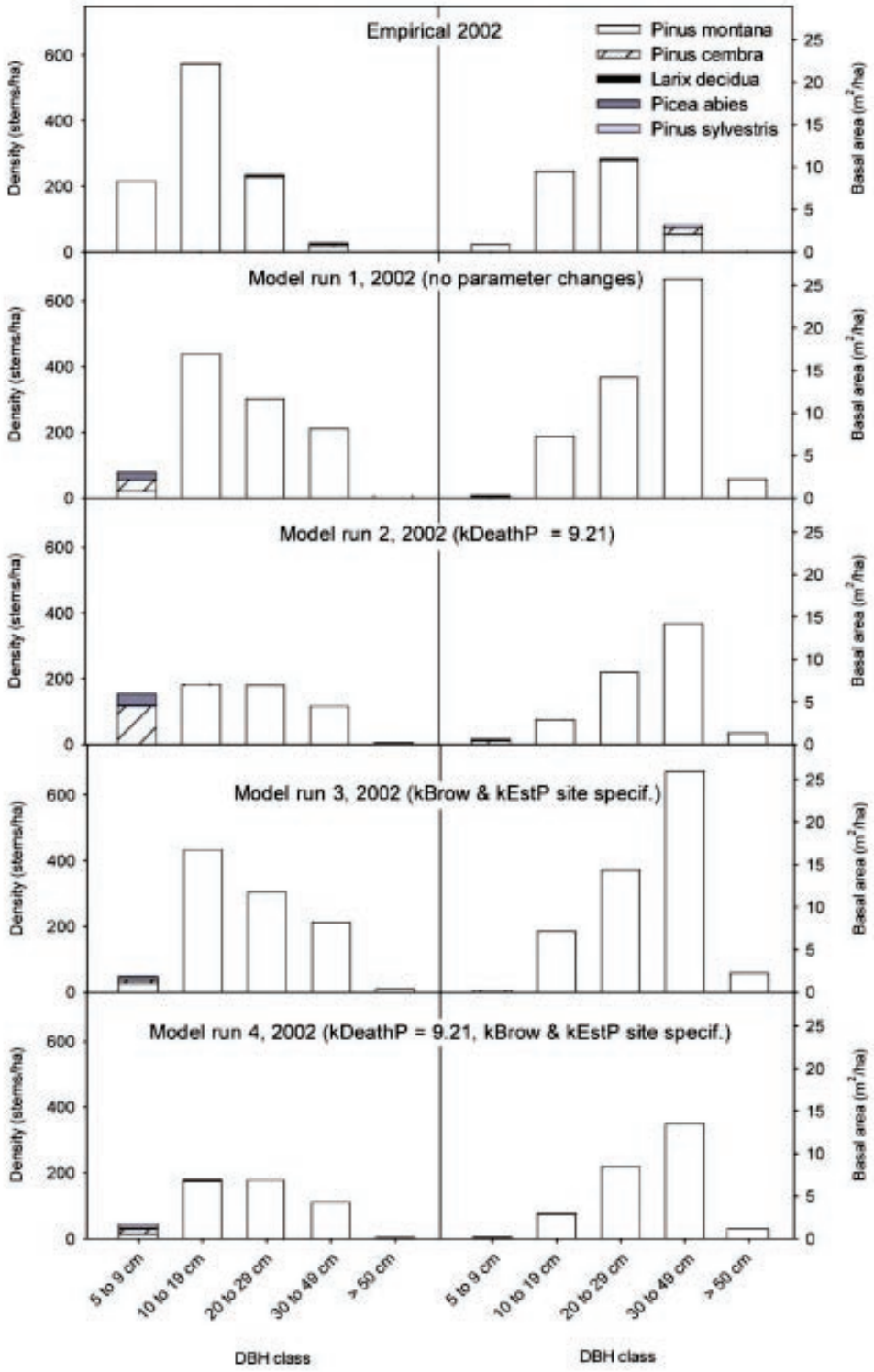

Рис. 9. Эмпирическое и смоделированное количество стеблей/га в древостое типа «сосна горная» в 2001/2002 гг. Моделирование было проведено с четырьмя различными моделями (model run 1,2,3,4) настройки gap-модели ForClim V2.9.3 [10]

4.2. Российская gap-модель

В статье [4] представлена имитационная российская gap-модель появления пространственнонеоднородной (мозаичной) структуры леса. Эта модель представляет сукцессию леса в окне.

Модель основана на уравнениях

$$\begin{cases} \dfrac{dV}{dt} = EbV - cVH, \\ \dfrac{dH}{dt} = aH(H_{max} - H), \\ D = \sqrt{\dfrac{4V}{\pi H f}}. \end{cases} \tag{8}$$

Источником роста деревьев является фотосинтез. Гибель рассматривается в ходе конкуренции и старения. Естественная смертность наступает в результате старения дерева.

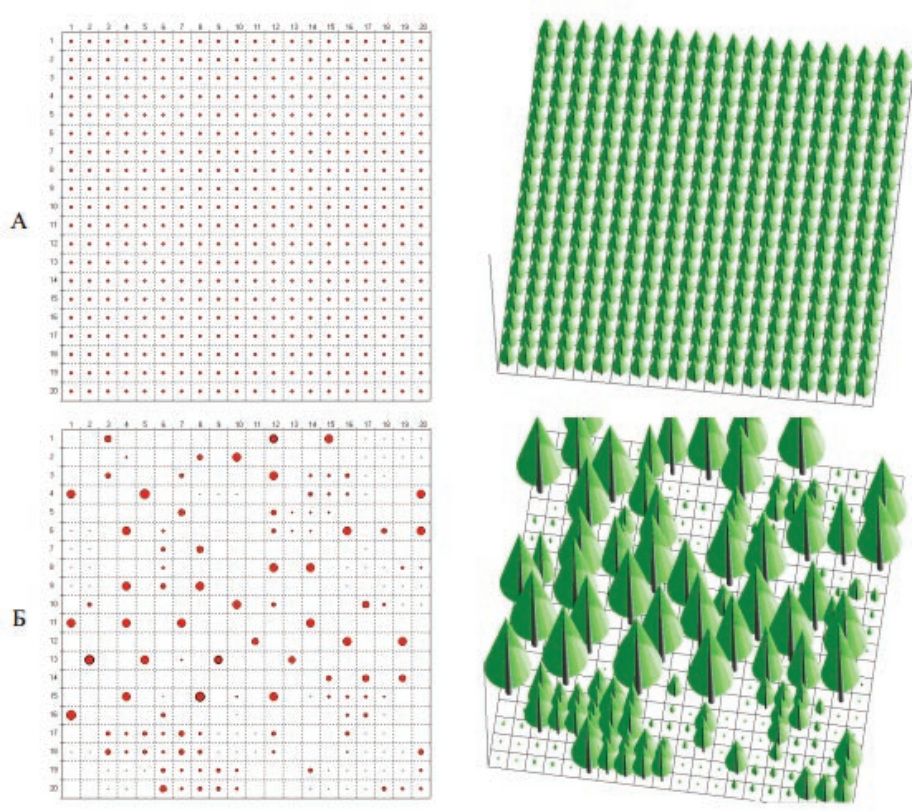

Рис. 10. Образования мозаичного распределения деревьев в результате внутренних взаимодействий (слева — двумерный вид, справа — трёхмерный): А) начало моделирования; Б) конец моделирования [4]

Прирост биомассы B дерева записываем как разность между доходами, за

счёт фотосинтетической продукции, и расходами на дыхание, транспорт:

$$\frac{dB}{dt} = P(B) - R(B).$$

Интенсивность фотосинтеза зависит от количества падающего света. В результате затенения интенсивность фотосинтеза снижается. Возможно наступление такого момента, когда затраты энергии на дыхание превысят доходы, тогда начнётся процесс отмирания биомассы, в итоге дерево погибает. Таким образом в модели учитывается затенённость деревьев в силу их ярусности.

Один из результатов компьютерных экспериментов представлен на рис. 10.

5. Заключение

Наш обзор демонстрирует заметные успехи аналитических моделей. Они способны описывать рождение мозаики и перемещение окон леса.

С другой стороны, gap-модели могут, в силу того, что они являются компьютерными и основываются на огромных данных самого различного содержания, детально прослеживать динамику возрождения леса в окне (и его гибель).

Внимательный анализ gap-моделей лесных экосистем показывает, что часто исследователи изучают изолированные «элементы леса» (по 100-200 деревьев) в силу ограниченных возможностей вычислительной техники, учитывая при этом взаимодействие деревьев. Скорее всего, основной целью является получение пространственной неоднородности деревьев (или «элементов леса»). Но и то, и другое либо основывается на ярусно-мозаичной парадигме, либо подтверждает её.

Литература

1. Карев Г.П. Структурные модели лесных экосистем // Экологический журнал. 1999. № 4. С. 381–396.
2. Landsberg J. Modelling forest ecosystems: state of the art, challenges, and future directions // Can. J. Forest Research. 2003. V. 33, Iss. 3. P. 385–397.
3. Володченкова Л.А., Гуц А.К. Кибернетика катастроф лесных экосистем. Омск : Изд-во КАН, 2012. 220 с.
4. Колобов А.Н., Фрисман Е.Я. Моделирование процессов динамической самоорганизации в пространственно распределённых растительных сообществах // Математическая биология и биоинформатика. 2008. Т. 3, № 2. С. 85–102. URL: `http://www.matbio.org/downloads/Kolobov2008(3_85).pdf` (дата обращения: 07.10.2020).
5. Kohyama T. Size-Structured Tree Populations in Gap-Dynamic Forest–The Forest Architecture Hypothesis for the Stable Coexistence of Species // Journal of Ecology. 1993. V. 81, No. 1. P. 131–143.
6. Kohyama T. Scaling up from shifting-gap mosaic to geographic distribution in the modeling of forest dynamics // Ecol. Research. 2005. V. 20. P. 305–312.
7. Botkin D.B., Janak J.F., Wallis J.R. Rationale, limitations, and assumptions of a northeastern forest growth simulator // IBM Journal of Research and Development. 1972. V. 16, No. 2. P. 101–116.

8. Botkin D.B., Janak J.F., Wallis J.R. Some ecological consequences of a computer model of forest growth // Th Journal of Ecology. 1972. V. 60, No. 3. P. 849–872.
9. Botkin D.B. Forest Dynamics: An Ecological Model. Oxford University Press, 1993.
10. Risch A.C., Heiri C., Bugmann H. Simulating structural forest patterns with a forest gap model: a model evaluation // Ecological Modelling. 2005. V. 181, No. 2–3. P. 161–172.
11. Lindner M., Siev'ken R., Pretzsch H. Improving the simulation of stand structure in a forest gap model // Forest Ecology and Management. 1997. V. 95. P. 183–195.
12. Moore A.D. On the maximum growth equation used in forest gap simulation models // Ecological Modelling. 1989. V. 45. P. 63–67.

MATHEMATICAL MODELING OF THE MOSAIC OF FOREST SYSTEMS

L.A. Volodchenkova
Ph.D.(Biology), Associate Professor, e-mail: volodchenkova2007@yandex.ru
A.K. Guts
Dr.Sc.(Phys.-Math.), Professor, e-mail: guts@omsu.ru

Dostoevsky Omsk State University, Omsk, Russia

Abstract. In the article a small review of the main mathematical models describing the mosaic dynamics of forest communities is given: catastrophic model, the Tuzinkevich model, the Hahyama model and gap-models.

Keywords: mosaic structure, forest ecosystems, gap-model.

References

1. Karev G.P. Strukturnye modeli lesnykh ekosistem. Ekologicheskii zhurnal, 1999, no. 4, pp. 381–396. (in Russian)
2. Landsberg J. Modelling forest ecosystems: state of the art, challenges, and future directions. Can. J. Forest Research, 2003, vol. 33, iss. 3, pp. 385–397.
3. Volodchenkova L.A. and Guts A.K. Kibernetika katastrof lesnykh ekosistem. Omsk, Izd-vo KAN, 2012, 220 p. (in Russian)
4. Kolobov A.N. and Frisman E.Ya. Modelirovanie protsessov dinamicheskoi samoorganizatsii v prostranstvenno raspredelennykh rastitel'nykh soobshchestvakh. Matematicheskaya biologiya i bioinformatika, 2008, vol. 3, no. 2, pp. 85–102. URL: `http://www.matbio.org/downloads/Kolobov2008(3_85).pdf` (07.10.2020). (in Russian)
5. Kohyama T. Size-Structured Tree Populations in Gap-Dynamic Forest–The Forest Architecture Hypothesis for the Stable Coexistence of Species. Journal of Ecology, 1993, vol. 81, no. 1, pp. 131–143.
6. Kohyama T. Scaling up from shifting-gap mosaic to geographic distribution in the modeling of forest dynamics. Ecol. Research, 2005, vol. 20, pp. 305–312.
7. Botkin D.B., Janak J.F., and Wallis J.R. Rationale, limitations, and assumptions of a northeastern forest growth simulator. IBM Journal of Research and Development, 1972, vol. 16, no. 2, pp. 101–116.

8. Botkin D.B., Janak J.F., and Wallis J.R. Some ecological consequences of a computer model of forest growth. Th Journal of Ecology, 1972, vol. 60, nNo. 3, pp. 849–872.
9. Botkin D.B. Forest Dynamics: An Ecological Model. Oxford University Press, 1993.
10. Risch A.C., Heiri C., and Bugmann H. Simulating structural forest patterns with a forest gap model: a model evaluation. Ecological Modelling, 2005, vol. 181, no. 2–3, pp. 161–172.
11. Lindner M., Siev'ken R., and Pretzsch H. Improving the simulation of stand structure in a forest gap model. Forest Ecology and Management, 1997, vol. 95, pp. 183–195.
12. Moore A.D. On the maximum growth equation used in forest gap simulation models. Ecological Modelling, 1989, vol. 45, pp. 63–67.

Дата поступления в редакцию: 08.10.2020