

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ КОМИТЕТ СССР
ПО ГИДРОМЕТЕОРОЛОГИИ
И КОНТРОЛЮ ПРИРОДНОЙ СРЕДЫ

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЛАБОРАТОРИЯ МОНИТОРИНГА ПРИРОДНОЙ СРЕДЫ И КЛИМАТА

ПРОБЛЕМЫ
ЭКОЛОГИЧЕСКОГО
МОНИТОРИНГА
И МОДЕЛИРОВАНИЯ
ЭКОСИСТЕМ

Том X

ЛЕНИНГРАД ГИДРОМЕТОИЗДАТ 1987

USSR STATE COMMITTEE
FOR HYDROMETEOROLOGY
AND CONTROL OF NATURAL ENVIRONMENT

USSR ACADEMY
OF SCIENCES

NATURAL ENVIRONMENT AND CLIMATE MONITORING LABORATORY

PROBLEMS
OF ECOLOGICAL
MONITORING
AND ECOSYSTEM
MODELLING

Volume X

УДК 551.510.42

Редколлегия: чл.-корр. АН СССР Ю. А. Израэль (председатель), д-р физ.-мат. наук С. М. Семенов, канд. биол. наук [Л. М. Филиппова], д-р биол. наук Ф. Н. Семевский, Э. Л. Полякова (секретарь)

Editorial Board: Corresponding Member of the USSR Academy of Sciences Yu. A. Izrael (Chairman), Prof. S. M. Semenov, Dr. [L. M. Filippova], Prof. F. N. Semevsky, Mrs. E. L. Polyakova (Secretary).

Рассматриваются актуальные биологические, физико-математические, экономические и некоторые другие проблемы охраны окружающей среды и рационального использования природных ресурсов. Изучается опыт экологического мониторинга и вопросы математического моделирования реакции биологических объектов различных уровней организации на антропогенное воздействие.

Представляет интерес для биологов, геофизиков, специалистов в области экологического мониторинга, для экологов широкого профиля.

The papers presented in this collection deal with vital biological, physico-mathematical, economic and some other problems of environmental protection and natural resource management, summarize the experience gained in ecological monitoring and mathematical modelling of the response of biological objects of various levels of evolution to man-made impact.

The book is of interest for biologists, geophysicists, specialists in the sphere of ecological monitoring, environmentalists.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	8
-----------------------	---

НАУЧНОЕ ОБОСНОВАНИЕ И ОПЫТ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА

Ю. А. Израэль, Л. М. Филиппова, Г. Э. Инсаров, Ф. Н. Семевский, С. М. Семенов. Экологические эффекты за- грязнения природной среды глобального масштаба	10
В. А. Абакумов. Антропогенные изменения природной среды и некоторые вопросы эволюции	22
А. Д. Арманд. Ландшафтная граница как объект мониторинга	36
В. Н. Большаков, О. Ф. Садыков, И. Е. Бененсон, Н. С. Корытин, Ф. В. Кряжимский. Актуальные проблемы по- пulationsного мониторинга	47
В. А. Борисов. Надежность информации в прогнозах состояния биосфера	64
Т. П. Горидченко, В. А. Семин. Особенности временной структурь перифитонных сообществ в условиях антропогенных воздей- ствий	76
Т. В. Замараева, А. А. Рудкова. Опыт применения периоди- ческого культивирования водорослей для обнаружения эффектов низких концентраций кадмия	82
И. Д. Инсаров. Анализ роста лишайников	87
И. М. Кунина. Оценка влияния озона на фитомассу и урожай растений	115
Ю. В. Курилова. Внутригодовые изменения уровней закисления водоемов в связи с сезонными изменениями гидрометеорологических процессов	128
Л. М. Филиппова, С. М. Семенов, А. В. Пчелкин, А. Б. Шимкус, Р. А. Юкнис. Результаты лихенометрического об- следования резерватной зоны национального парка Литовской ССР . .	139
Р. А. Юкнис, М. И. Лекене. Рост и продуктивность древесного яруса лесных экосистем в условиях загрязнения природной среды	145

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭКОСИСТЕМ

И. А. Аджабян. Экологическая стабильность системы хищник— жертва	162
Н. И. Базилевич, А. А. Тишков, Тран Ти. Концептуально- балансовое моделирование экосистем лугово-степных логов-пастищ и их заповедных аналогов	172
А. Н. Горбань, В. Т. Манчук, Е. В. Петушкова. Динамика корреляций между физиологическими параметрами при адаптации и эко- лого-эволюционный принцип полифакториальности	187
А. Б. Горстко, М. В. Медалье, Г. А. Угольницкий, И. П. Коваль, Г. К. Солнцев, Н. А. Битюков. Моделирование влияния хозяйственной деятельности на состояние горных лесов Север- ного Кавказа	199
А. С. Исаев, В. В. Киселев. Прогнозирование массового раз- множения черного пихтового усача	214
П. А. Колосов, А. А. Лисеев. Метод оценки параметров кри- вой распределения вероятностей по коротким рядам климатических наб- людений	225
И. М. Кунина, С. М. Семенов. Об одном методе математиче- ской обработки экотоксикологических данных	238
М. Д. Корзухин, М. Т. Тер-Микаэлян. Оптимальный онто- генез растения с учетом защиты и конкуренции	244

В. В. Корников, Л. М. Мачевариани, И. Б. Токин, Н. В. Хованов. Математическая модель реакции популяции на сто- хастические воздействия среды	257
А. П. Левич, А. Б. Лебедь. Потребности биологических видов в компонентах питания и потребление экологическим сообществом фак- торов среды	268
М. Я. Антоновский, У. Кларк, Ю. А. Кузнецов. Влияние вредителя на возрастную динамику леса: простейшие математические мо- дели	284

CONTENTS

SCIENTIFIC SUBSTANTIATION OF AND EXPERIENCE GAINED IN ECOLOGICAL MONITORING

Yu. A. Izrael, [L. M. Filippova], G. E. Insarov, F. N. Semenov, S. M. Semenov. Ecological effects of global scale environmental pollution	21
V. A. Abakumov. Man-induced environmental changes and some questions of evolution	35
A. D. Armand. Landscape margin as a monitoring object	45
V. N. Bolshakov, O. F. Sadzikov, I. E. Benenson, N. S. Korytin, F. V. Kryazhimsky. Vital problems of population monitoring	62
V. A. Borisov. Information reliability in biosphere state forecasting	75
T. P. Goridchenko, V. A. Semin. Peculiarities of temporal structure of periphytic communities under man-made impacts	81
T. V. Zamarayeva, A. A. Rudkova. The experience of applying periodic algae cultivation to detecting biological effects of low cadmium concentrations	86
I. D. Insarova, G. E. Insarov. Lichen growth analysis	114
I. M. Kunina. Assessment of ozone effect on plant yield and phytomass production	127
J. V. Kurilova. Intra-annual changes in the levels of water reservoir acidification related to seasonal variations of hydrometeorological processes	138
[L. M. Filippova], S. M. Semenov, A. V. Pchiolkin, A. B. Shimkus, R. A. Juknis. Results of the lichenometric survey in the reserve zone of the Lithuanian National Park	144
R. A. Juknis, M. I. Lekene. The growth and production of the tree layer of forest ecosystems under environmental pollution	161
MATHEMATICAL ECOSYSTEM MODELLING	
N. A. Adzhabyan. Ecological stability of the prey-predator system	171
N. I. Bazilevich, A. A. Tishkov, Tran Ti. Concept-balance simulation of the ecosystems of meadow-steppe valley-pastures and of their reserve analogues	186
A. N. Gorbani, V. T. Manchuk, E. V. Petushkova. Dynamic correlations between physiological adaptation parameters and ecological-evolutionary polyfactorial principle	198
A. B. Gorstko, M. B. Medalye, G. A. Ugolintsky, I. P. Kovval, G. K. Solntsev, N. A. Bituikov. Simulation of economic activity effect on the state of highland forests in the Northern Caucasus	213
A. S. Isaev, V. V. Kiselev. Prediction of capricorn fir beetle mass increase	224
P. A. Kolossov, A. A. Lissejiev. Assessment method for probability distribution curve by short-period climatic observations	237
I. M. Kunina, S. M. Semenov. On a method of mathematical processing of ecotoxicological data	243
M. D. Korzukhin, M. T. Ter-Mikaelian. Optimum plant ontogenesis with due regard for resistance and competition	256
V. V. Kornikov, L. M. Machavariani, I. B. Tokin, N. V. Khovanov. Mathematical model of a population response to stochastic environmental impact	266
A. P. Levich, A. V. Lebed. Biological species demand in nutrient components and consumption of environmental factors by ecological communities	283
M. Ya. Antonovsky, W. Clark, Yu. A. Kuznetsov. The influence of pests on forest age structure dynamics: the simplest mathematical models	300

ПРЕДИСЛОВИЕ

Серьезные проблемы, связанные с оптимизацией взаимодействия человеческого общества и природы, обострившиеся в последние десятилетия, привели к интенсификации фундаментальных и прикладных исследований в области охраны окружающей среды и рационального использования природных ресурсов. Это область наук о Земле, занимающаяся развитием теоретических и прикладных исследований и разработкой технических средств для обеспечения оценки, контроля и прогноза антропогенных изменений состояния природной среды, для установления ограничений антропогенной нагрузки на природную среду и для создания рациональных схем природопользования с учетом закономерностей взаимодействия общества и природы.

Это многоаспектная синтетическая по своей сути область науки, имеющая много точек соприкосновения с такими традиционными областями знаний, как экология, геофизика, биогеохимия и ряд других. В настоящее время поток исследований в области охраны окружающей среды столь мощный и неоднородный, что, по нашему мнению, следует явно указать на некоторые разграничительные межи.

Исследования в рамках обсуждаемой области науки должны отвечать сформулированным выше целям и, кроме того, развивая соответствующие аспекты проблемы — физико-математические, географические, биологические, технические и др.— должны быть ориентированы на повышение эффективности получения и использования информации о состоянии природной среды в рамках существующих и проектируемых систем контроля и прогноза и регулирования ее состояния. В области приложений их нужно направлять на методическое обеспечение и техническую реализацию систем контроля природной среды, прогноза антропогенных изменений и регулирования ее состояния, включая схемы рационального природопользования.

Физико-математический аспект исследований состоит в разработке физических основ и математических методов описания, анализа и прогноза процессов и явлений в живой и косной природе, обусловленных изменением уровня антропогенных нагрузок на природную среду в различных географических масштабах — локальном, региональном, континентальном, глобальном,— а также для научного обоснования систем мониторинга природной среды.

К числу этих физико-математических проблем относятся в том числе:

- создание принципов и методов количественных оценок состояния природной среды по приоритетным абиотическим и биотическим показателям и их антропогенных изменений;

- создание теоретических основ и реализация конкретных разработок в области количественного анализа и математического моделирования откликов природных биогеоценозов и их элементов.

на фактические и прогнозируемые уровни антропогенной нагрузки;
— разработка принципов и методов оценок и расчетов чувствительности элементов живой и косной природы, ориентированных на проведение экологического нормирования.

Биологический аспект исследований состоит в разработке биологических основ и соответствующих методов для описания и анализа антропогенных изменений в биологических системах различного уровня организации и получения необходимой биологической информации, для осуществления прогнозов антропогенных изменений состояния природной среды, научного обоснования систем мониторинга и рационального регулирования уровня антропогенной нагрузки на природную среду.

К числу этих биологических проблем относятся в том числе:

— разработка теории, методологии и проведение исследований состояния и антропогенных изменений пространственно-распределенных биологических систем различных масштабов на фоне конкретных географических условий;

— создание научных основ, экспериментальных методов и проведение экспериментальных исследований по определению реакции биологических объектов различного уровня организации на антропогенное воздействие (в том числе на загрязнение окружающей среды), ориентированных на получение оценок и прогноза последствий антропогенной активности;

— разработка теоретико-биологических основ и биологическое обоснование мероприятий в области ограничения уровня антропогенного воздействия на природные комплексы, по созданию рациональных схем природопользования.

Настоящий сборник содержит работы, отражающие в основном физико-математический и биологический аспекты исследований в области охраны окружающей среды. Он является итогом работы научного семинара «Мониторинг состояния биосфера и математические методы в экологии», который продолжил свою работу в Лаборатории мониторинга природной среды и климата Госкомгидромета и АН СССР (ЛАМ) в 1985—1986 гг. В его работе принимали участие специалисты институтов АН СССР и ведомств, научных подразделений вузов страны, ведущих в области охраны окружающей среды. Книга является продолжением одноименных публикаций 1978—1986 гг.

НАУЧНОЕ ОБОСНОВАНИЕ И ОПЫТ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ПРИРОДНОЙ СРЕДЫ ГЛОБАЛЬНОГО МАСШТАБА

**Ю. А. Израэль, Л. М. Филиппова, Г. Э. Инсаров,
Ф. Н. Семевский, С. М. Семенов**

*Лаборатория мониторинга природной среды
и климата Госкомгидромета и АН СССР*

В последнее время с загрязнением окружающей среды связываются экологические изменения все более крупного масштаба. Если раньше внимание специалистов в основном концентрировалось на локальных проблемах загрязнения окрестностей городов и промышленных предприятий, то сейчас положение существенно изменилось. Уже не только специалисты-экологи, но и общественные организации и правительственные органы обсуждают в практическом плане проблемы регионального масштаба, например влияние дальнего переноса загрязнения на пресноводные экосистемы скандинавских стран, на состояние лесов европейского региона.

Некоторые из возникших вопросов сейчас подвергнуты научному анализу, и ответы на них достаточно ясны, например негативная роль кислотных осадков в деградации пресноводных водоемов Скандинавии. В других случаях, например при диагностике причин угнетения лесов в Центральной и Западной Европе, указать главный фактор пока невозможно. Современная прикладная экология еще не располагает соответствующими методами и может дать лишь заключения общего качественного характера [11].

Однако серьезность и масштабы наблюдаемого явления, единодушно констатированные на третьей сессии Исполнительного органа Конвенции о трансграничном загрязнении воздуха на большие расстояния в июле 1985 г., обусловливают необходимость скорейшего формирования программ необходимых экологических исследований и их реализации, а также дальнейших уже практических шагов в этой области.

Необходимо в сжатые сроки разработать надежную методологию оценки влияния суммы антропогенных глобальных и региональных факторов, включая закисление среды, на состояние континентальных экосистем. Надо научиться вычленять эффект действия каждого из факторов из суммарного эффекта, достоверно отделять антропогенные изменения от естественных колебаний состояния экосистем. Решив эти проблемы, можно сделать обоснованные рекомендации в области мониторинга эффектов, норми-

рования загрязнения и рационального ограничения объемов выбросов загрязняющих веществ.

Таковы, по нашему мнению, в общих чертах перспективные направления исследований в области прикладной экологии сегодня. Ниже мы попытаемся более конкретно обрисовать содержание этих направлений и их важнейшие цели, возможные методологические подходы, выходы на некоторые практические вопросы экологического нормирования.

Настоящая статья подготовлена по материалам доклада на международной конференции «Подкисление и мероприятия по ликвидации его последствий» (Амстердам, 1986 г.).

ОКИСЛЫ СЕРЫ И АЗОТА

Антropогенная активность приводит к эмиссии сотен и тысяч различных загрязняющих веществ в окружающую среду. Однако в силу ряда причин — различных объемов выбросов, устойчивости, способности к распространению, токсичности и т. д. — лишь некоторые из них могут оказывать заметное постоянное воздействие на экосистемы в значительном пространственном масштабе порядка 1000 км. С точки зрения влияния на растительность такими первичными приоритетными для исследования веществами являются прежде всего составляющие атмосферного загрязнения — окислы серы и азота. Подчеркнем, что они являются главными первичными факторами. Именно первичными, поскольку в ходе их распространения и циркуляции в геофизических природных средах они, кроме прямого собственного негативного эффекта, оказывают косвенное воздействие, индуцируя появление вторичных негативных факторов, к чему мы вернемся ниже.

Прямое воздействие окислов серы и азота происходит прежде всего в результате проникновения их из атмосферы в зеленые ассимилирующие органы растений. Сернистый газ является сильным ассимиляционным ядом. В работе [13]дается ориентировочный перечень эффектов на высшие растения для различных диапазонов концентрации SO_2 в атмосфере.

При концентрациях $\leq 30 \text{ мкг}/\text{м}^3$ изменения, вызываемые SO_2 , как правило, не определяются инструментальными методами, хотя их возможно оценить с помощью математической модели. В диапазоне концентраций от 30 до 250—280 $\text{мкг}/\text{м}^3$ снижается интенсивность фотосинтеза, содержание и скорость синтеза галактолипидов в фотосинтезирующих клетках; в диапазоне от 250—280 до 500 $\text{мкг}/\text{м}^3$ происходят ультраструктурные изменения в хлоропластах, фиксируемые при электронной микроскопии; в диапазоне 500—1000 $\text{мкг}/\text{м}^3$ снижаются выделение кислорода, содержание хлорофилла, инактивируется хлорофиллаза, дезорганизуются тилакоиды и мембранные системы; в диапазоне 1000—1400 $\text{мкг}/\text{м}^3$ продолжается деградация органелл, резко нарушается белковый и липидный синтез, в несколько раз падает ассимиляция CO_2 . При дальнейшем повышении концентрации возникают острые

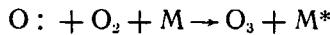
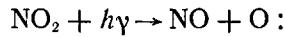
поражения — хлорозы, некрозы. Все эти изменения сопровождаются морфологическими изменениями — нарушением пропорций растения и продукционного процесса. Последние показатели прямо влияют на такие экологически и экономически важные характеристики состояния растительности, как прирост древостоя и урожай агроценозов. Наиболее чувствительными видами деревьев являются хвойные — сосна и ель.

Наиболее чувствительными к SO_2 растениями являются, по-видимому, эпифитные лишайники. Так, концентрации до 100 мкг/м³ не вызывают гибель особей высших растений, но приводят к гибели многих видов эпифитных лишайников. Примерами особо чувствительных групп эпифитных лишайников являются роды *Usnea*, *Lobaria*, *Sticta*, *Ramalina*, *Cladonia*, у которых уже при концентрации SO_2 30 мкг/м³ резко падает интенсивность фотосинтеза [6]. Обзор влияния сернистого газа и ряда других загрязняющих веществ на лишайники можно найти в работах [3, 4].

Отметим, что надежных экспериментальных данных об эффектах действия SO_2 на растительность в диапазоне концентраций 0—100 мкг/м³ сейчас явно недостаточно. Данные натурных наблюдений сильно варьируют из-за влияния других факторов и естественной пространственно-временной изменчивости биологических объектов. А ведь именно этот диапазон концентраций характерен для Европы в целом. Авторы работы [2] оценили, что в 1974 г. области Западной Европы с характерными средними концентрациями <10, 10—25 и >25 мкг/м³ составляли соответственно ~69, 30 и 1 % всей территории. Думается, что сейчас пропорции изменились, но не радикально.

Действие окислов азота на растения проявляется предположительно сходным образом, хотя соответствующих исследований проведено явно недостаточно. В связи с этим их необходимо безотлагательно развертывать. Всестороннему изучению выбросов и распространения окислов азота в атмосфере следует уделять особое внимание еще и потому, что они обладают косвенным негативным действием на растительность, истинные масштабы которого пока оценить трудно. Речь идет о возникновении антропогенного озона. Остановимся кратко на этой проблеме; достаточно полная сводка фактов приведена в работе [7].

Как известно, вследствие фотохимических и термических реакций



в атмосфере образуется озон. Здесь M — любая молекула, которая абсорбирует энергию реакции. Кинетика этих реакций сложна, зависит от спектрального состава света, уровня радиации, от наличия в атмосфере металлов, углеводородов, частиц. Таким образом, антропогенный выброс окислов азота индуцирует образование антропогенного озона. Считается, что в атмосфере континенталь-

ных фоновых районов содержится $0,01$ — $0,02$ млн^{-1} O_3 ; региональный фон для Западной Европы — $0,02$ — $0,04$ млн^{-1} , а характерные импактные уровни (города и их окрестности) — $0,1$ млн^{-1} .

Озон обладает сильнейшим фитотоксичным действием. Считается, например, что потери урожая в США, связанные с влиянием озона, составляют 90 % всех потерь, обусловленных воздействием атмосферных загрязняющих веществ. Конкретные механизмы фитотоксического действия O_3 определены пока неоднозначно. Озон и образуемые вследствие его проникновения в зеленые ассимилирующие органы растений радикалы поражают, в частности, полиненасыщенные жирные кислоты и тиоловые группы. Озон вызывает также нарушения фотосинтетических процессов в хлоропластах, предположительно за счет проникновения в хлоропласти и/или индукции там радикалообразования.

Экспериментальные данные показывают, что ущерб, который возникает при концентрациях O_3 , характерных для Западной Европы, значителен (табл. 1).

Таблица 1

Действие O_3 на показатели продуктивности растений (по [7] с изменениями)

Вид	Концентрация O_3 , млн^{-1}	Доза	Эффект, % контроля	Измеряемый параметр
<i>Trifolium incarnatum</i>	0,03	8 ч \times 6 недель	92,3	Сырая масса растения
<i>Zea mays</i> , культура <i>Golden Midget</i>	0,05	6 ч \times 74 сут	93,8	Количество зерен
<i>Raphanus sativus</i> , культура <i>Cherry Bell</i>	0,05	8 ч \times 5 раз в неделю \times 5 недель	68,9	Сырая масса растения
<i>Glycine max</i> , культура <i>Dare</i>	0,05	6 ч \times 43 сут	75,4	То же
<i>Pinus taeda</i> (сосна ладанная, дикий тип)	0,05	6 ч \times 28 сут	86	"
<i>Fraxinus pennsylvanica</i> (ясень пенсильванский)	0,05	6 ч \times 28 сут	86	"

При концентрациях $0,1$ млн^{-1} и более эффекты уменьшения биомассы могут достигать 50 % контроля, что демонстрирует высокую фитотоксичность озона. Заметим, что судя по работе [8] обычная диагностика поражения растений O_3 по видимым признакам начинает давать удовлетворительные результаты при концентрациях, близких к $0,1$ млн^{-1} .

Мы считаем, что имеющиеся сейчас в мировой экотоксикологической литературе данные «доза—эффект» для воздействия озона на растения суши после надлежащей обработки с помощью математических моделей позволяют оценить и прогнозировать влияние антропогенного озона на растительность в Европе. Правда, для этого необходимо выполнить геофизическую оценку поля антропогенного O_3 над территорией Европы, а также научиться прогнозировать его изменения в зависимости от антропогенных факторов, в частности выбросов окислов азота.

Наличие в атмосфере в подоблачном слое ряда составляющих, в том числе окислов серы и азота, а также сульфатов, обуславливает определенную естественную кислотность осадков $pH \sim 5,6$. Повышение содержания упомянутых составляющих в атмосфере вследствие антропогенной деятельности, промышленных выбросов и продуктов сгорания приводит к дополнительному закислению осадков, в ряде случаев до $pH \sim 4,5$. Такого рода кислотные дожди являются мощным фактором антропогенного влияния на экосистемы суши [6].

Если в локальных масштабах вблизи городов и промышленных предприятий кислотные осадки могут вызывать прямые эффекты, в частности острое поражение растительности, то на региональном уровне выявить влияние кислотных осадков на растительность сложнее [14]. В рамках норвежского проекта SNSF был проведен эксперимент с целью обнаружить полевыми методами не в импактных условиях влияние кислотных осадков на прирост хвойных пород деревьев — ели и сосны. Статистический анализ годичных колец норвежской ели и шотландской сосны на 6150 пробных площадях не обнаружил связи с закислением почвы. Расчетное снижение прироста оценивалось как 0,5 %-ное, а разрешающая способность эксперимента, обусловленная маскирующим действием других, в том числе антропогенных, факторов, оказалась более 1 % [12]. Необходимо также отметить, что кислотные осадки могут вызывать и стимуляцию роста на щелочных почвах с дефицитом N и S [6].

Поступление в почву кислотных осадков с $pH < 5,6$ влияет на процессы обмена катионов: Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ , Na^+ замещаются на H^+ . Вымывание их в подземные воды обедняет почву. С другой стороны, внесение с теми же кислотными осадками сульфатов и нитратов вначале стимулирует рост растений, но затем приводит к дефициту K, Mo, P, а также к несбалансированности состава почв.

В результате закисления почвы в почвенном растворе появляются токсичные тяжелые металлы. На кислых почвах ($pH \sim 5,0$) в растворимую форму переходит алюминий, который стимулирует вымывание кальция, осаждение органических веществ, связывание доступного растениям фосфора, а также оказывает отрицательное влияние на рост клеток корня и состояние растения в целом. Эти процессы подробно рассмотрены в работе [10].

Столь разнообразные последствия попадания кислотных осадков на почву и неясности с интегральным эффектом обусловили необходимость постановки модельных лабораторных экспериментов в контролируемых условиях. В работе [9] предложена схема специального эксперимента — «альго-теста почвы», — который заключается в экстракции почвы раствором определенной кислотности (имитация кислотного дождя), дальнейшем выращивании в экстракте одноклеточных пресноводных водорослей и фиксации скорости их размножения. Использование одноклеточных водорослей, а не высших растений вызвано желанием сократить сроки эксперимента, целесообразностью измерять плотность культуры с помощью автоматических средств. В цитируемой работе был использован образец кислой почвы — подзола, который встречается практически на половине территории СССР.

Работа проводилась с бактериально и альгологически чистой культурой водоросли *Chlorella* CO10 из коллекции Института физиологии растений АН СССР. Почву экстрагировали дистиллированной водой, подкисленной серной кислотой. Использовались кислые растворы ($\text{pH}=2,0\dots 4,5$), слабокислые ($\text{pH}=5,0\dots 6,0$) и нейтральные ($\text{pH}\geqslant 6,5$). Продолжительность экстракции — 15, 30 или 60 мин. Статистический анализ результатов позволил обнаружить эффект на высоком уровне достоверности — до 95 % и более.

Отметим, что наблюдаемый здесь эффект — изменение скорости роста тестовой культуры — интегральный; это реакция на сумму изменений свойств почвенного экстракта, возникающих при изменении кислотности экстрагента и времени экстракции.

Подчеркнем еще раз, что индуцируемое закислением почвы выделение в почвенный раствор токсичных тяжелых металлов, в особенности Al, вносит существенный вклад в суммарное воздействие загрязнений на растительность. При этом судя по имеющимся оценкам их поступлением из атмосферы в почву в региональном и глобальном масштабах можно пренебречь — в обозримом будущем потоки этих веществ не смогут существенно изменить общее содержание тяжелых металлов в почве. Это особенно относится к алюминию, запасы которого в почве значительны — порядка процентов.

ПЕСТИЦИДЫ

Мировое производство пестицидов уже превысило 5 млн. т в год и продолжает увеличиваться. Известно, что эти вещества, циркулируя в окружающей среде, распространяются на значительные расстояния, плохо разлагаются и наносят значительный ущерб биоте природных экосистем и в некоторых случаях здоровью населения. В то же время масштабы их применения в лесном и сельском хозяйстве продолжают расширяться. Например, в США с 1946 по 1976 г. ежегодное производство пестицидов возросло с 90 до 900 тыс. т.

Несмотря на это, потери урожая, вызываемые вредными насекомыми и клещами, не только не уменьшились, но и немного возросли [15]:

	1904	1910—1935	1942—1951	1951—1960	1974
Потери урожая, %	9,8	10,5	7,1	12,9	13,0

Заметим, что это явление обычно маскируется видимой рентабельностью применения пестицидов с точки зрения локальных критерии чисто экономического характера.

По предварительным оценкам [15], упомянутое выше явление объясняется тем, что применяемые пестициды (мы прежде всего имеем в виду инсектициды) зачастую являются более токсичными для естественных врагов вредителей растений, чем для самих вредителей. Применяемые на какой-либо площади инсектициды разносятся в атмосфере и выпадают на значительно больших площадях, где оказывают подавляющее влияние на энтомофагов — естественных регуляторов насекомых-фитофагов. Это вызывает в следующих генерациях увеличение численности популяций последних, что соответственно требует дальнейшего расширения масштабов химической борьбы. Таким образом, химическая борьба как бы самовоспроизводится. При этом мы в большой степени оплачиваем ту смертность, которую раньше вызывали энтомофаги «бесплатно».

Эта проблема не является острой для Европы, но становится все более актуальной для обширных регионов США, Азии, Африки, Латинской Америки. Мы считаем, таким образом, пестициды одной из первоочередных приоритетных проблем для научного анализа и разработки обоснованных стратегий их применения, хотя в основном они оказывают не прямое, токсическое действие на растительность, а косвенное — через дестабилизацию трофической цепи первичный производитель — консумент — консумент второго порядка. Эта научная проблема находится сейчас в СССР на стадии разработки [5].

ВОПРОСЫ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО НОРМИРОВАНИЯ

Итак, по нашему мнению, в региональном и глобальном масштабах действие остальных распространенных фитотоксичных веществ [8] — пероксиацетилнитратов, фторидов, аммиака, бора, хлора, хлористого водорода, этилена, пропилена, соляной кислоты — является менее существенным, чем названных выше — окислов серы и азота, озона в атмосфере, тяжелых металлов в почве. При этом особое место занимают инсектициды (см. выше).

Подчеркнем еще раз, что в региональном и глобальном масштабах и тяжелые металлы, и озон являются вторичными антропогенными факторами воздействия на растения. Появление антропогенного озона в атмосфере индуцируется выбросами и распро-

странением в атмосфере окислов азота, а появление тяжелых металлов в растворенной — токсичной для растений — форме индуцируется закислением почвы или водоемов вследствие увеличения

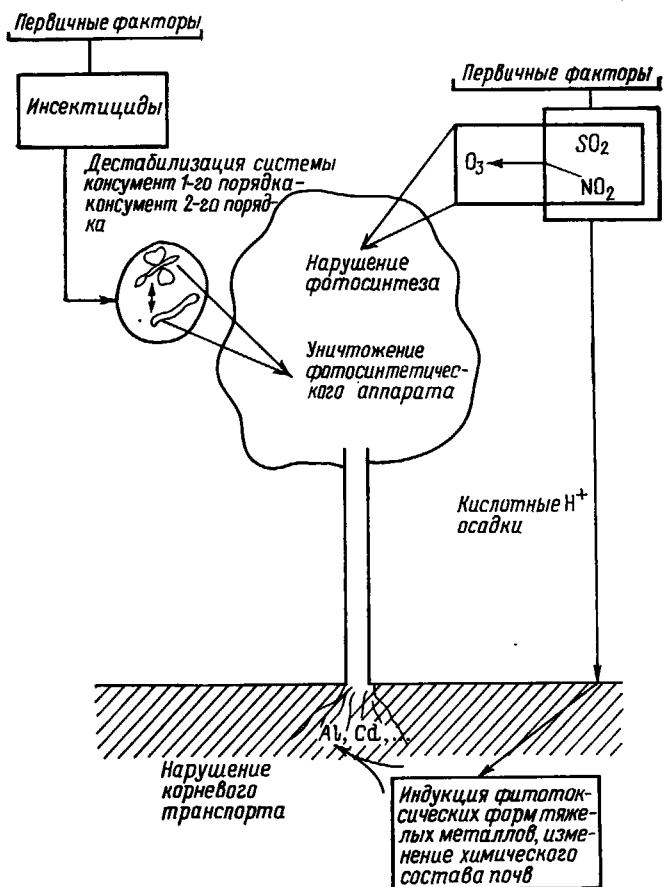


Рис. 1. Приоритетные факторы глобального загрязнения, воздействующие на фитоценозы.

ния содержания в атмосфере окислов серы и азота за счет антропогенных факторов.

Таким образом, на природные фитоценозы и агроценозы действует целая сумма негативных факторов (рис. 1), которая вызывает, вообще говоря, различные эффекты на конкретном экологическом естественном фоне. Кроме того, в реальных экосистемах условия среды всегда нестационарны, также как и пространственно-временные характеристики растительности. В частности, концентрации фитотоксичных веществ c_1, \dots, c_n непостоянны во времени. Чувствительность растений к их воздействию зависит от

вида растения, типа местообитания, других естественных факторов.

Эти особенности реальных экологических процессов необходимо учитывать при попытках проведения экологического нормирования. Рассмотрим следующую довольно общую ситуацию. Пусть для некоторой территории S в качестве критерия состояния ее экосистем мы принимаем значение первичной продуктивности — фитомассу, образующуюся за всесторонний период в расчете на единицу площади. Будем считать, например, что состояние экосистемы является приемлемым, если первичная продукция P составляет не менее $(100 - N) \%$ значения этого показателя при отсутствии давления факторов загрязнения. Анализируя специальную экотоксикологическую литературу и проводя специальные исследования, можно представить себе среднесезонную концентрацию SO_2 в атмосфере $c_{\text{кр}}$, при которой будет достигаться как раз $N \%$ -ное снижение продуктивности растений. Но ведь эта величина всегда будет в значительной степени неоднозначной, т. е. будет варьировать в зависимости от типа местообитания, видового состава фитоценоза, климатических факторов, других антропогенных факторов. Таким образом, правильнее будет говорить о распределенной величине критической нагрузки для данной территории S . Предположим, что она логнормально распределена, и обозначим через $\ln c_{\text{кр}}$ среднее ее логарифма, а через $D_{c_{\text{кр}}}$ — его дисперсию. Какую же среднесезонную концентрацию SO_2 в атмосфере можно рекомендовать как допустимую $c_{\text{доп}}$? Здесь нужно иметь в виду, что какую бы систему ограничений выбросов ни употреблять, реализовавшиеся концентрации, в частности среднесезонные, будут изменчивы. Таким образом, целесообразно оять говорить о распределенной величине с средним $\ln c_{\text{доп}}$ и дисперсией $D_{c_{\text{доп}}}$.

Вопрос о допустимости соотношений величин $\ln c_{\text{кр}}$, $\ln c_{\text{доп}}$, $D_{c_{\text{кр}}}$, $D_{c_{\text{доп}}}$ связан с концепцией допустимого риска возникновения нежелательного экологического эффекта, в нашем примере снижения первичной продуктивности более чем на $N \%$. Если через p обозначить допустимый уровень риска, то можно получить соотношение

$$\frac{\ln c_{\text{кр}} - \ln c_{\text{доп}}}{\sqrt{D_{c_{\text{кр}}} + D_{c_{\text{доп}}}}} = \kappa; \quad c_{\text{доп}} = c_{\text{кр}} e^{-\kappa \sqrt{D_{c_{\text{кр}}} + D_{c_{\text{доп}}}}}$$

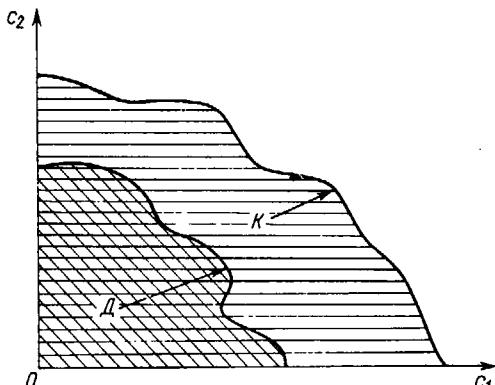
где κ определяется условием

$$\frac{1}{\sqrt{2\pi}} \int_{-\kappa}^{+\infty} e^{-u^2/2} du = p.$$

Экспоненциальный множитель в правой части этого равенства — коэффициент запаса, определяющий, во сколько раз допустимая концентрация загрязняющего вещества должна быть

меньше критической [1] при заданном допустимом уровне экологического риска p .

При наличии информации о совместном действии нескольких факторов загрязнения c_1, \dots, c_n можно аналогично определить критическую (K) и допустимую (D) границы состояния общего загрязнения при заданном уровне риска p (рис. 2).



ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящее время приоритетными первичными загрязняющими веществами в региональном и глобальном масштабах с точки зрения влияния на наземные экосистемы являются окислы серы и азота, а также пестициды. Закисление осадков вследствие выбросов в атмосферу упомянутых окислов приводит к изменению состава почв и появлению в них фитотоксичных форм металлов — Al, Cd и ряда других. Окислы серы и азота оказывают и прямое фитотоксическое воздействие, проникая в зеленые ассимилирующие органы растений. Кроме того, троосферный озон, образующийся из окислов азота и углеводородов в ходе термических и фотохимических реакций, проникает в фотосинтетические клетки и индуцирует там радикалообразование.

Особое место среди загрязняющих атмосферу веществ занимают инсектициды. Вследствие принятой в настоящее время стратегии их практического применения, а также их значительной токсичности для энтомофагов по сравнению с фитофагами применение инсектицидов оказывает негативное дестабилизирующее воздействие на системы хозяев — паразит в континентальном масштабе. При этом мероприятия по применению химических методов борьбы с вредными насекомыми кажутся экономически целесообразными с точки зрения локальных критериев.

В части научных проблем, связанных с выбросами окислов серы и азота, первоочередными являются следующие направления прикладной экологии:

— разработка методов прогноза региональных и глобальных уровней SO_2 и NO_2 в атмосфере при заданном распределении мощностей выбросов в пространстве;

— оценка приоритетных биологических эффектов SO_2 и NO_2 с учетом их прямого действия на фотосинтезирующие клетки, а также последствий вызываемого SO_2 и NO_2 закисления осадков и, следовательно, индукции фитотоксичных форм металлов в почвах, действующих на корневой транспорт; оценка действия на фотосинтезирующие клетки индуцированного NO_2 озона;

— разработка методов расчета критических и допустимых содержаний в природной среде упомянутых выше приоритетных веществ и их соединений исходя из заданных предельных уровней проявления экологического эффекта и риска нарушения последних; при этом различия между критическими и допустимыми воздействиями обусловлены предельным уровнем допустимого риска.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Израэль Ю. А. Экология и контроль состояния природной среды. 2-е изд.—Л.: Гидрометеоиздат, 1984.—375 с.
2. Инсаров Г., Филиппова Л. Методология оценки и прогноза влияния загрязнения атмосферы на растительность.—В кн.: Проблемы фонового мониторинга состояния природной среды. Вып. 3.—Л.: Гидрометеоиздат, 1985, с. 63—68.
3. Инсарова И. Д. Влияние сернистого газа на лишайники.—В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем.—Л.: Гидрометеоиздат, 1982, т. 5, с. 33—48.
4. Инсарова И. Д. Влияние тяжелых металлов на лишайники.—В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем.—Л.: Гидрометеоиздат, 1983, т. 6, с. 101—113.
5. К проблеме экологических последствий загрязнения природной среды инсектицидами/Ю. А. Израэль, Л. М. Филиппова, Г. Э. Инсаров, Ф. Н. Семеский, С. М. Семенов.—В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем.—Л.: Гидрометеоиздат, 1985, т. 8, с. 7—21.
6. Кислотные дожди/Ю. А. Израэль, И. М. Назаров, А. Я. Прессман, Ф. Я. Ровинский, А. Г. Рябошапко, Л. М. Филиппова.—Л.: Гидрометеоиздат, 1983, с. 79.
7. Кунина И. М. Влияние озона на растения.—В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем.—Л.: Гидрометеоиздат, 1986, т. 9, с. 44—86.
8. Мэннинг У. Дж., Федер У. А. Биомониторинг загрязнения атмосферы с помощью растений.—Л.: Гидрометеоиздат, 1985.
9. Рудкова А. А. Использование одноклеточных водорослей для оценки экологических последствий воздействия кислотных дождей на почву.—В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем.—Л.: Гидрометеоиздат, 1985, т. 7, с. 112—121.
10. Рудкова А. А., Семенов С. М. Модельная оценка влияния алюминия на продуктивность высших растений в связи с закислением почв.—В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем.—Л.: Гидрометеоиздат, 1985, т. 8, с. 220—239.
11. Acidification today and tomorrow.—Swedish Ministry of Agriculture. Environment' 82 Committee, 1982.
12. Dahl E., Skre O. En underskelse over virkningen av sur nedbør på produktiviteten i skogbruket.—NORDFORSK Publ., 1971, N 1, S. 27—40.
13. Effects of SO_2 on plants.—Moscow, Gidrometeoizdat, 1984.

14. Jacobson J. S. The influence of rainfall composition on the yield and quality of agricultural crops.— In: Ecological Impact of Acid Precipitation.— Proc. Intern. Conf., Oslo, 1980, p. 41—46.
15. Quelques effets écologique globaux de la pollution de fond de l'environnement/Yu. A. Izrael, L. M. Filippova, G. E. Insarov, F. N. Sémevsky, S. M. Sémenov. Fondements scientifiques de la surveillance de l'environnement.— Leningrad: Gidrometeoizdat, 1985, p. 7—20.

ECOLOGICAL EFFECTS OF CLOBAL SCALE ENVIRONMENTAL POLLUTION

*Yu. A. Izrael, [L. M. Filippova], G. E. Insarov,
F. N. Semevsky, S. M. Semenov*

*Natural Environment and Climate Monitoring Laboratory,
USSR State Committee for Hydrometeorology and Control
of Natural Environment/USSR Academy of Sciences*

Priority factors of environmental pollution, affecting land biota on the global scale, and relevant ecological consequences are analysed proceeding from the scientific substantiation of priority allocation with due regard for ecological criteria. The approach proposed for ecological standardization of pollution impact on biota is based on the concepts of a critical loading and permissible risk of an adverse effect occurrence.

АНТРОПОГЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПРИРОДНОЙ СРЕДЫ И НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ЭВОЛЮЦИИ

В. А. Абакумов

*Лаборатория мониторинга природной среды
и климата Госкомгидромета и АН СССР*

Эволюция органического мира есть эволюция приспособлений, и совершенствуется она под влиянием изменений окружающей среды и в соответствии с ними [31]. Элементарной единицей эволюционного процесса большинством специалистов в настоящее время признается популяция [40, 42]. Согласно Ю. И. Полянскому [27], «с эволюцией жизни менялись и формы существования вида в конкретных условиях среды, а именно популяции». Приспособительные возможности популяции, обладающей собственной эволюционной судьбой, несомненно выше, чем приспособительные потенции слагающих ее индивидов [34, 41]. В результате процесса отбора мутаций и их сложных комплексов популяции непрерывно приспособливаются к изменениям природной среды. Темп изменений среды, к которым приходится приспособливаться популяциям, бывает весьма различным. Изменения, происходящие под воздействием антропогенных факторов в ряде элементов биосфера за последние несколько десятков лет, как справедливо отмечает Ю. А. Израэль [17], сравнимы с некоторыми естественными изменениями, происходившими за тысячи и даже миллионы лет. «В этих условиях эволюция совершается на наших глазах, совершается быстро и в громадном большинстве случаев против человека» ([35], с. 109). И не только популяции бактерий, насекомых, клещей и других быстро размножающихся организмов, но и медленно размножающихся организмов, в том числе млекопитающих, приобретают в условиях антропогенных воздействий новые свойства [34].

Техногенные процессы, необходимые для современной цивилизации, достигли масштабов, при которых скорость изменения природной среды часто превышает скорость приспособительных изменений многих популяций, что в ряде случаев оказывается причиной биологически регressiveвой эволюции, приводящей в конечном итоге к вымиранию отдельных видов [7], к уменьшению на Земле «суммы жизни», под которой Ч. Дарвин понимал разнообразие видов и форм живого. Вымирание отдельных видов организмов — это не только безвозвратная потеря еще неизвестных полезностей и возможных путей развития, но и реальная угроза существованию биосферы, поскольку уменьшение «суммы жизни» на Земле на определенном этапе антропогенного давления на биосферу может привести к необратимому нарушению экологического равновесия [43].

Первым признаком биологически регressiveвой эволюции вида является незначительное само по себе, но продолжающееся умень-

шение в течение длительного времени числа особей, образующих данный вид [30]. При этом вымирание отдельных видов растений и животных в условиях антропогенных воздействий происходит, как отмечал С. С. Шварц [35], не в результате непосредственной гибели организмов, а вследствие необратимого разрушения популяционной структуры. Следовательно, наблюдения за изменением структуры популяций представляют собой важнейшую задачу биомониторинга. Однако осуществление таких наблюдений и интерпретация получаемых результатов крайне осложнены недостаточной изученностью видовых особенностей структуры популяций. Видовые особенности структуры популяций сложились в результате длительного эволюционного процесса, основные направления которого представляют особый интерес в свете рассматриваемой проблемы. Поэтому анализ основных направлений эволюции структуры популяций является необходимым элементом разработки научных основ биомониторинга и основной темой нашего сообщения, в котором рассматриваются некоторые направления изменения в процессе эволюции временной структуры популяций *Metazoa*.

В изменениях временной структуры популяций многоклеточных в процессе эволюции особый интерес для нас представляют процессы наиболее общего значения. К таковым, по-видимому, могут быть отнесены следующие: общее увеличение числа лохосов¹ в популяции, функциональная дифференциация лохосов, переход младших лохосов к существованию в более стабильной среде, относительное сокращение числа лохосов экологически активных особей, концентрация экологических функций у доминирующих лохосов, увеличение коадаптации лохосов и их взаимозависимости² [6].

Общее увеличение числа лохосов в популяции легко устанавливается при сравнении временной структуры популяций низших и высших представителей любого крупного таксона. В основе этого явления лежит удлинение процесса развития за счет прибавления новых этапов развития. Как отмечал И. И. Шмальгаузен [37], «...процесс индивидуального развития (считая именно морфогенез, а не простой рост) является у высших форм гораздо более длительным...». Так, у гребневиков (*Ctenophora*) наименьшее число лохосов присуще популяциям примитивных гребневиков из отряда *Cydippida* (*Tentaculata*). В популяциях других отрядов гребневиков, произошедших от общего цидиппoidного предка и испытавших дальнейшие эволюционные изменения, появились наряду с общими, для всех них лохосами цидиппoidных личинок

¹ Лохос — элементарная единица временной структуры популяции — представляет собой совокупность особей в популяции, находящихся на одном и том же этапе развития. Каждый лохос обладает присущей только ему системой связей с окружающей средой, специфичными для него ведущими экологическими и генеалогическими отношениями [2].

² На примере популяции *Protozoa* нами было показано, что одним из основных направлений эволюции временной структуры популяций является возникновение и увеличение роли лохосов диплонтов [4].

личиночные лохосы, морфогенетические функции которых обусловлены переходом к ползающему (*Coeloplana*) или прикрепленному (*Lyrocteis*, *Tjalfiella*) образу жизни и другими вторичными эволюционными изменениями (отряды *Lobaidae*, *Cestidae*, *Beroidae*).

Исходя из известных представлений И. И. Ежикова [14] и И. И. Шмальгаузена [37] о происхождении личиночных форм и метаморфоза многоклеточных естественно предположить, что популяции наиболее примитивных многоклеточных состояли из лохосов особей, ведших свободный образ жизни и поддерживавших свое существование путем самостоятельного питания. Согласно этим представлениям, не должны были составлять исключения и лохосы яйцеклеток. Последние, вероятно, должны были жить в той же среде, что и особи других лохосов их популяций (например, в морской воде), самостоятельно питаться и, не имея оболочек, обладать амебоидным движением. Популяции современных низших беспозвоночных не имеют столь примитивной организации. Разделение функций между лохосами у них зашло весьма далеко. В их популяциях разные лохосы выполняют функции полового размножения, оплодотворения, перераспределения генетического материала, энергетического обеспечения популяции, расселения, сохранения популяции в экстремальных условиях, а также различные морфогенетические функции.

Так, в популяциях губок (*Spongia*) функцию извлечения превратимой энергии из окружающей среды выполняют только лохосы постличиночных форм. Затем энергия перераспределяется между всеми другими лохосами, обеспечивая существование популяции в целом. При этом особенности термодинамической структуры популяций губок указывают на то, что утрата младшими лохосами функции извлечения энергии и вещества из окружающей среды является вторичной [5]. Лохосы личинок (лохосы целобластул, амфибластул и паренхимул) выполняют расселительные и морфогенетические функции, а лохосы эмбрионов выполняют только морфогенетические функции.

Не менее далеко зашло разделение функций между лохосами в популяциях кишечнополостных (*Coelenterata*). Функция извлечения из окружающей среды превратимой энергии утрачена личиночными лохосами подавляющего большинства видов кишечнополостных. Исключение составляют личиночные лохосы актиний (*Actinaria*) [50, 51]. Видерстен [55], подробно исследовавший планктотрофные личинки актиний, предположил, что эти личинки представляют собой наиболее древний тип. В популяциях всех *Metazoa* функции полового размножения, оплодотворения, перераспределения генетического материала родителей в потомстве, приводящего к наследственной комбинативной изменчивости, выполняют лохосы половых клеток. Однако их функции этим не исчерпываются. Как справедливо отмечал Б. Л. Астауров [11], оогенез — не прелюдия развития, а само развитие, та ответственная его часть, когда закладывается фундамент проморфологической организации яйца, архитектурный план будущей особи.

В отличие от самостоятельно питающихся яйцеклеток гипотетических паиболее примитивных многоклеточных животных, у которых еще не произошла соответствующая дифференциация лохосов [14], яйцеклетки современных животных утратили эту способность. В связи с этим весьма примечательно, что у губок и некоторых кишечнополостных ооциты долго сохраняют амебоидную подвижность и способны захватывать и фагоцитировать другие клетки [15]. Механизмы снабжения ооцитов различных видов кишечнополостных питательными веществами существенно различны, и мы остановимся на них несколько подробнее, поскольку это позволит составить некоторое представление о возможных путях дифференциации энергетических функций лохосов и совершенствования системы энергетических отношений между лохосами некоторых половых клеток и лохосами дифинитивных форм.

Популяции кишечнополостных очень существенно различаются между собой как степенью и характером специализации лохосов, так и уровнем организации особей, составляющих одноименные лохосы популяций различных видов. Последнее в полной мере относится к половым клеткам. Примитивными чертами (способностью к амебоидному движению и поглощению окружающих их клеток) обладают, например, ооциты гидры *Hydra oligactis* (*Hydrida*) и *Tubularia crocea* (*Leptolida*). Ооциты гидры выделяют в межклеточное пространство вещества, вызывающие изменения поверхностных свойств и последующую деградацию соседних половых клеток. При этом они сначала включают в состав своей цитоплазмы цитоплазму, утраченную дегенерирующими клетками, а затем поглощают их полностью и переваривают. Образующиеся при переваривании фагоцитированных структур мономеры поступают в общий метаболический пул клетки. Типичный желток в ооцитах гидры отсутствует [8, 9].

Для популяций большинства видов кишечнополостных характерно образование лохосов половых клеток с более развитыми, чем у гидры, формами, не проявляющими фагоцитарной активности. Не обладают способностью к фагоцитозу ооциты *Scyphozoa*, *Anthozoa* и некоторых *Hydrozoa*. Примером последних могут служить ооциты гидроидных полипов *Obelia flexuosa* и *Obelia loveni* (*Leptolida*), достигающие значительных размеров благодаря накоплению желточных гранул и рибосом. Завершившие рост ооциты *Obelia* содержат желточные гранулы типичного для большинства животных строения. Их желточные белки строго эндогенного происхождения. Низкомолекулярные соединения, необходимые для макромолекулярного синтеза, поступают в ооциты *Obelia* из гастродермальных клеток, в апикальных отделах которых идет активный эндоцитоз [10, 24]. В отличие от *Obelia*, в снабжении ооцитов низкомолекулярными веществами у гидроидной медузы *Eleutheria dichotoma* (*Leptolida*) участвуют ооциты, прекратившие свой рост [52]. Питание ооцитов *Scyphozoa* происходит путем передачи веществ от 2—3 энтодермальных клеток прямо в зародышевый пузырек растущего ооцита [54]. За счет контактирующих с ооцитом

энтодермальных клеток осуществляется питание ооцитов и некоторых видов *Anthozoa*, например одиночных бесскелетных полипов *Cerianthus* (*Ceriantharia*) [49] и яйцекладущей актинии *Metridium Senile* [10, 20]. У живородящих актиний *Bunodactis stella* и *Tealia crassicornis* в питании ооцитов основную роль играют контактирующие с поверхностью ооцита энтодермальные клетки, формирующие своеобразную структуру, названную Л. М. Лоссовой [18] энтодермальной связкой. Таким образом, по крайней мере у некоторых видов кишечнополостных лохосы половых клеток и лохосы дефинитивных форм обладают более сложной системой отношений, чем у губок [5]. На это, в частности, указывает отчетливо проявляющаяся корреляция развития половых клеток с поведением некоторых связанных с ними соматических клеток [28].

Приведенные примеры, по-видимому, позволяют составить, хотя бы в первом приближении, представление о различных этапах и путях совершенствования системы энергетических отношений между лохосами некоторых половых клеток и лохосами дефинитивных форм.

Наряду с дифференциацией энергетических функций наиболее общим и прогрессивным направлением в эволюции временной структуры популяций *Metazoa* следует признать дифференциацию лохосов, выполняющих исключительно морфогенетические функции, что тесно связано с определенной тенденцией в эволюции младших лохосов в отношении закона необходимого разнообразия¹.

Одним из основных условий биологического прогресса вида является обязательное его соответствие требованию закона необходимого разнообразия, что подразумевает и обязательное соответствие этому требованию каждого лохоса в характерной для данного вида структуре популяции. «Необходимое разнообразие» вида в рассматриваемом смысле слагается как из разнообразия составляющих его внутривидовых группировок различных рангов, так и из разнообразия каждой отдельной группировки и прежде всего популяции, а также из разнообразия приспособительных реакций отдельных организмов. Таким образом, разнообразие вида в кибернетическом смысле этого понятия иерархически структурировано [1, 3]. У видов, популяции которых принадлежат к различным типам, относительные значения одноименных составляющих их разнообразия, как правило, существенно различаются. Так, для типа популяций облигатно-агамных простейших характерны: простота структуры; относительно слабое развитие популяционных адаптаций; генотипическая однородность клона; многообразие адаптивных модификаций на основе широкой нормы реакций; большой удельный вес эпигеномной изменчивости на основе мультипотенциальных для каждого данного признака генетических си-

¹ Основной кибернетический закон необходимого разнообразия Винера—Шеннона—Эшби [12, 33, 36, 38].

стем с механизмами взаимного исключения альтернативных генотипических потенций [4, 39].

В иерархии структурных уровней разнообразия важное место занимают разнообразие лохосов в популяции, внутреннее разнообразие каждого лохоса, разнообразие приспособительных реакций лохоса и разнообразие приспособительных реакций особей, его слагающих.

Примером приспособительной реакции лохоса может служить его способность изменять диапазон изменчивости размеров составляющих его особей, что обеспечивает расширение спектра питания лохоса, увеличение его кормовой базы в условиях снижения обеспеченности пищей [21, 25, 26]. Этой же цели отвечает увеличение изменчивости признаков, связанных с добыванием и усвоением пищи, у особей лохоса, живущего в условиях низкой обеспеченности пищей, по сравнению с особями одноименного лохоса другой популяции, живущего в условиях высокой обеспеченности пищей [22].

То же самое явление можно наблюдать в разные годы и в одной популяции. В годы с высокой обеспеченностью определенного лохоса пищей свойства и признаки особей, его слагающих, менее изменчивы, чем в годы с низкой обеспеченностью пищей [32]. Конкретным примером приспособительного значения внутреннего разнообразия лохоса может служить явление, детально исследованное Г. В. Никольским и В. А. Пикулевой [23] в популяциях обыкновенного пескаря *Gobio gobio*. В условиях снижения обеспеченности пищей длинноусые особи старших лохосов пескаря переходят на один вид корма, а короткоусые на другой, вследствие чего спектр питания лохоса в целом увеличивается и обеспеченность пищей повышается, тогда как в условиях высокой обеспеченности пищей длинноусые и короткоусые особи питаются сходной пищей.

В эволюционном процессе с точки зрения закона необходимого разнообразия отчетливо обнаруживаются две принципиально различные тенденции изменений старших и младших лохосов популяции. В первом случае преобладает тенденция увеличения иерархически структурированного разнообразия приспособительных реакций, увеличения мощности регуляторных механизмов, а во втором — тенденция перехода к существованию в так или иначе изолированной или измененной среде, характеризующейся меньшим разнообразием ее возмущений, а также перехода к существованию в более стабильной среде. Пути такого перехода могут быть весьма различными, начиная от перехода к развитию под покровом яйцевых оболочек, несвободному личиночному развитию или к развитию в материнском организме до существования во внешней среде, преобразуемой старшим лохосом в результате колективной заботы о потомстве.

Первый из этих путей отчетливо обнаруживается уже у губок [5]. Среди кишечноногих существует тоже немало видов, эмбриональное развитие которых происходит в теле матери. В их

числе есть и представитель наиболее примитивных из *Coeleterata* метагенетических полипов — *Eleutheria dichotoma* [47]. В другой низшей группе *Metazoa* в отряде бескишечных турбеллярий (*Acoela*), которые, как и *Coeleterata* ведут свое начало от фагацителлообразных предков, также известны виды (например, виды *P. Diopisthoporus*) [44], для которых характерно развитие в теле матери. Аналогичным примером могут служить и некоторые прямокишечные ресничные черви (*Rhabdocoela*), у которых в теле матери развиваются летние яйца.

Для многих других турбеллярий характерно развитие в одиночных капсулах или коконах, где в достаточно изолированных от внешней среды условиях находятся несвободные скрытые личинки [46]. Например, из коконов трехветвистой турбеллярии *Dugesia pannophallus* выходят в пресных водах острова Шри-Ланка 5—10 подвижных активнопитающихся планарии [48], образующих первый экологически активный лохос популяции. Лохос несвободных или «скрытых» личинок существует в популяциях некоторых других животных, например у дождевых червей *Bimastus* из семейства *Limbricidae*, зародыши которых, находясь в коконах, имеют характерные личиночные органы и активно питаются [29].

Явление перехода к существованию в изолированной среде может иметь принципиальное значение при освоении лохосом биотопа, нового для него или для всей популяции.

Забота о потомстве (строительство гнезда для откладки яиц и пребывания в нем ранней молоди, насиживание яиц, выкармливание и ухаживание за ранней молодью, защита молоди от различных врагов и т. п.) в конечном итоге также приводит к созданию для младших лохосов популяции условий среды с меньшим разнообразием, существенно уменьшая число критических ситуаций.

Параллельно идущие процессы перехода младших лохосов к существованию в более стабильной среде и увеличение разнообразия приспособительных реакций у старших лохосов приводят к концентрации экологических функций у старших лохосов, которые становятся доминирующими в популяциях. Наибольшего развития это явление достигает у птиц и млекопитающих.

С позиций закона необходимого разнообразия уменьшение в популяциях числа лохосов экологически активных особей может рассматриваться как одно из следствий тенденции перехода младших лохосов к существованию в среде с меньшим разнообразием возмущений, в более стабильной среде, но оно играет и большую самостоятельную роль в эволюции временной структуры популяций и отчетливо прослеживается начиная с популяций низших беспозвоночных.

Так, у большинства *Hydroidea*, которые, несомненно, являются низшими из кишечнополостных, в состав популяций входят лохосы как полипов, так и медуз. Однако времененная структура популяций некоторых *Hydroidea* претерпела вторичное упрощение путем утраты лохосов либо медуз, либо полипов. Последние

полностью отсутствуют, например, в популяциях гидроидов отряда *Trachilida*. У гипогенетических полипов медузы утратили функцию активного расселения популяции, а вместе с ней и значение самостоятельных экологически активных индивидов. В самом многочисленном отряде гидроидных — *Leptolida* достаточно отчетливо прослеживаются различные этапы этого процесса. Полностью отсутствуют лохосы медуз в популяциях отрядов *Chondrophora* и *Hydrida*, которые наряду с отрядом *Trachilida* не могут рассматриваться как примитивные в филогенетическом смысле.

Аналогичное явление наблюдается и в популяциях сцифоидных медуз (*Scyphozoa*), для которых одинаково характерны полипоидные и медузоидные лохосы.

Процесс сокращения числа лохосов экологически активных особей в популяциях гидроидов не исчерпывается рассмотренным выше явлением, но осуществляется также путем уменьшения числа личиночных лохосов. Так, у наиболее примитивных метагенетических гидроидов в популяциях присутствуют пелагические личиночные лохосы жгутиконосных бластул, перенхимул и планул, которые наряду с морфогенетическими функциями активно выполняют и функцию расселения. В популяциях гипогенетических полипов лохос жгутиконосных бластул выпадает. Присущая последнему морфогенетическая функция гаструляции осуществляется соответствующим ему эмбриональным лохосом. Первыми личиночными лохосами экологически активных особей в таких популяциях являются лохосы паренхимул или планул. Дальнейшее уменьшение числа лохосов экологически активных особей произошло в популяциях *Tubularia*, *Hydrida*, *Myriothela*, *Actinogonium* и некоторых других [45]. В пределах этой группы наблюдается несколько ступеней прогрессирующего уменьшения числа лохосов экологически активных особей, завершившегося здесь полным выпадением всех лохосов мерцательных личиночных форм, осуществлявших функции активного расселения.

Рассмотренные здесь процессы с популяционной точки зрения имеют общее значение, хотя связаны с принципиально различными морфогенетическими механизмами: с эмбрионизацией и редукцией самостоятельного индивида до степени отдельного органа целостного организма.

Примеры сокращения числа лохосов экологически активных особей известны и среди популяций генетически связанных с *Hydrozoa* сцифоидных медуз (*Scyphozoa*). Так, из состава популяций *Tesserscyphus* исключен лохос эфир [53], в популяциях *Stephanoscyphus planulophorus* отсутствуют лохосы медуз, а в популяциях *Pelagia* — полипоидные лохосы.

Переходя к примерам из раздела билатеральных (*Bilateria*), следует отметить, что в популяциях подавляющего большинства немертин (*Nemertini*) присутствует лохос свободноплавающих планктонных личинок. Отсутствие лохосов свободноплавающих планктонных личинок в популяциях некоторых голонемертин (например, у *Geonemertes agricola* и *Prosorochmus viviparus*)

и некоторых гетеронемертии (*Lineus desori* и *L. ruber*) представляет собой, несомненно, вторичное явление.

Для популяций большинства свободноживущих круглых червей (*Nematoda*) характерны четыре лохоса экологически активных личинок. Однако в эволюции продвинутых паразитических нематод подкласса *Rhabdiida* происходит сокращение в популяциях числа лохосов экологически активных личинок. Например, у большинства фитогельминтов из отряда *Tylenchida* их только три, а в популяциях рода зоопаразитических нематод из отряда *Strongilida* — всего два [45].

Уменьшение числа лохосов экологически активных особей имело большое значение в эволюции временной структуры популяций кольчатых червей (*Annelida*). Различные этапы этого процесса находят отражение в структуре популяций различных полихет (*Polychaeta*). Так, в популяциях *Podarke* младшим личиночным лохосом является лохос своеобразных бластул, ведущих планктонный образ жизни. В популяциях, например, *Amphitrite* и пескожила — *Arenicola* младшим личиночным лохосом является лохос трохофор, а в популяциях *Neanthes* и ряда других многощипковых червей отсутствует не только лохос планктона бластул, но и лохос трохофор. Еще дальше идет процесс сокращения числа экологически активных лохосов в популяциях *Capitella* и *Platynereis*; здесь отсутствует и лохос метатрохофор. Лохосы личинок отсутствуют также в популяциях байкальской полихеты *Manajunkia baicalensis* [46]. Углубление этого процесса в типе *Annelida* наблюдается за пределами класса *Polychaeta*. У малощипковых червей (*Oligochaeta*) и пиявок (*Hirudinea*), которые произошли от многощипковых, лохосы экологически активных трохофор и метатрохофор исключены из состава популяций.

В популяциях всех членистоногих (*Arthropoda*), включая и наиболее примитивных водных представителей, в отличие от популяций их предков — примитивных многощипковых червей, полностью отсутствуют лохосы ресничных личинок. Наибольшее число экологически активных личиночных лохосов характерно для популяций трилобитов (*Trilobitomorpha*), морских пауков (*Pantopoda*) и низших ракообразных. Вероятно, это было характерно вообще для всех первичных членистоногих. Дальнейшее уменьшение числа лохосов экологически активных особей происходило в популяциях разных филогенетических ветвей членистоногих параллельно и независимо.

Уменьшение в популяции числа лохосов экологически активных особей ярко выражено в филогенетической ветви членистоногих — *Amandibulata* (*Trilobitomorpha-Chelicerata*). В популяциях трилобитов присутствовало большое число личиночных лохосов: несколько лохосов протаспиков, 20—30 лохосов метаспиков и примерно столько же лохосов голаспиков. Первые из них вели планктонный образ жизни, последние — донный, как и лохосы дифинитивных форм. У произошедших от трилобитов хелицеровых в популяциях личиночные лохосы отсутствуют, а выполнявшиеся по-

следними морфогенетические функции осуществляются в сокращенном и преобразованном виде экологически не активными эмбриональными лохосами.

Примером уменьшения числа экологически активных лохосов в популяциях ракообразных (*Crustacea*) могут служить десятиногие раки (*Decapoda*). Популяции наиболее примитивных десятиногих, например популяции некоторых креветок из подотряда *Natantia*, характеризуются наличием личиночных лохосов науплиусов, метанауплиусов, зоэа и мизидных личинок. Однако в популяциях большинства видов десятиногих произошло уменьшение числа лохосов экологически активных особей. Так, в популяциях крабов (отдел *Brachiura*) отсутствуют лохосы науплиусов и метанауплиусов, а в популяциях речного рака (*Potamobius*), как и в популяциях многих других пресноводных высших раков (*Malacostraca*), отсутствуют лохосы мизидных личинок, зоэа, метанауплиусов и науплиусов.

Среди открыточелюстных (*Insecta-Ectognata*) наибольшее число экологически активных личиночных лохосов (лохосов личинок и нимф) имеет место в популяциях низших насекомых, например в популяциях первичноскрылых (*Apterygota*) и в популяциях весьма близких к ним поденок (*Ephemeroptera*), отнесенных А. М. Мартыновым к древнекрытым. У *Pterygota* уменьшение числа экологически активных лохосов происходило различными путями в прямой связи с характером их экологической дифференциации: у *Hemimetabola* — путем выпадения из состава популяций экологически активных лохосов личинок, вероятно, в результате утраты последними экологических функций и перехода их морфогенетических функций к соответствующим эмбриональным лохосам, а у *Holometabola* — путем выпадения активных лохосов нимф, а также в результате утраты экологических функций и концентрации их морфогенетических функций у экологически неактивного лохоса куколок.

У большинства морских моллюсков (*Mollusca*) в популяциях функцию активного расселения выполняют лохосы трохофор, велигеров или личинок типа эндодарв. У многих моллюсков, перешедших к жизни в пресных водоемах и на сушу, планктонные лохосы трохофор, велигеров или эндодарв отсутствуют¹. Отсутствуют они и в популяциях головоногих (*Cerhalopoda*), у которых расселительную функцию выполняют очень подвижные взрослые особи.

Выпадение рабиных личиночных лохосов, вероятно, имело место и в популяциях наиболее древних, беззамковых (*Ecardines*) плеченогих (*Testicardines*). Морфогенетические функции, выполняемые лохосами личинок в популяциях замковых плеченогих (*Testicardines*), в популяциях беззамковых осуществляются

¹ Исключение составляют только популяции недавнего переселенца из моря пластиинчатожаберного моллюска — *Dreissena polymorpha* (*Lamellibranchia*), в состав которых входят лохосы трохофор и велигеров.

соответствующими эмбриональными лохосами. Эмбриологи спрашивают, что в развитии *Eocardines* произошла эмбрионизация [16]. По-видимому, здесь мы встречаемся с явлением, когда в популяциях примитивных представителей класса выработалась более совершенная структура популяций, способствовавшая их выживанию паряду с филогенетически более молодыми и морфологически более совершенными группами того же класса.

Мы не ставили задачи составить сколько-нибудь полный обзор случаев сокращения числа лохосов экологически активных особей в популяциях различных групп организмов. Однако приведенные здесь примеры позволяют заключить, что уменьшение числа лохосов экологически активных особей представляет собой одну из основных тенденций эволюции временной структуры популяции, так как осуществляется в популяциях как родственных, так и не родственных таксонов независимо внутри разных во многих случаях далеко отстоящих друг от друга в филогенетическом отношении группах и притом в разные геологические периоды. Значение сокращения в популяции числа лохосов экологически активных особей в эволюционном процессе нами было показано ранее [2].

Выше также было показано, что в изменении временной структуры популяций многоклеточных в процессе эволюции достаточно отчетливо проявляются тенденции к общему увеличению числа лохосов в популяции, функциональная дифференциация лохосов и переход младших лохосов к существованию в более стабильной среде. В следующем сообщении будут рассмотрены и некоторые другие тенденции: концентрация экологических функций у доминирующих лохосов, увеличение коадаптации лохосов и их взаимозависимости. Под последним понимается развитие «встречных адаптаций» между различными лохосами популяций одного вида. Так, например, адаптация половозрелого лохоса в популяциях осетровых (*Acipenseridae*) к икрометанию на быстром течении и литофильность тесно связаны с такими особенностями лохоса яйцеклеток, как длительная способность к оплодотворению, клейкость, многочисленные микропилы. Способность использования старшими лохосами анадромных осетровых нерестилищ, далеко расположенных от моря, тесно связана с приспособлением к перенесению продолжительного периода «голодного» ската лохосами постэмбрионов и личинок или с приспособлением их к активному питанию в речных условиях и т. п. [13].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абакумов В. А. К проблеме эволюции пространственно-временных отношений биологических систем.—В кн.: Философские проблемы эволюционной теории (Материалы к симпозиуму), Ч. I. М.: Наука, 1971, с. 84—95.
2. Абакумов В. А. Значение особенностей временной организации популяций в эволюционном процессе.—В кн.: Организация и эволюция живого.—Л.: Наука, 1972, с. 37—45.
3. Абакумов В. А. Иерархичность организации биосферы.—В кн.: Методологические аспекты исследования биосферы.—М.: Наука, 1975, с. 159—168.

4. Абакумов В. А. Прокариоты и облигатно-агамные простейшие как индикаторы состояния природной среды и особенности их популяций.— В кн.: Проблемы экологии и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1980, т. 3, с. 24—50.
5. Абакумов В. А. Особенности популяций примитивных многоклеточных животных и их место в биомониторинге.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Госкомгидромет, 1983, т. 6, с. 15—33.
6. Абакумов В. А. Направления эволюции временной структуры популяций гидробионтов.— В кн.: V Съезд Всесоюзного гидробиологического общества (Тольятти, 15—19 сентября 1986 г.). Куйбышев, 1986, с. 127—128.
7. Абакумов В. А. Структура популяций и биологический регресс в условиях антропогенных воздействий.— В кн.: Изучение загрязнения окружающей природной среды и его влияния на биосферу. Материалы III заседания Международной рабочей группы по Проекту № 14 МАБ ЮНЕСКО. Л.: Гидрометеоиздат, 1986, с. 144—150.
8. Айзенштадт Т. Б. Исследование оогенеза и гидры. Ультраструктура интерстициальных клеток на ранних стадиях превращения их в социты.— Онтогенез, 1974, т. 5, с. 13—20.
9. Айзенштадт Т. Б. Современные представления о детерминантах клеток зародышевого пути.— Онтогенез, 1975, т. 6, № 5, с. 427—441.
10. Айзенштадт Т. Б., Полтева Д. Г. Происхождение половых клеток и ранние стадии оогенеза у морского гидроидного полипа *Obelia*.— Онтогенез, 1981, т. 12, № 3, с. 243—250.
11. Астуаров Б. Л. Наследственность и развитие.— М.: Наука, 1974. 107 с.
12. Винер Н. Кибернетика или управление в животном и машине. Изд. 2-е.— М.: Советское радио, 1968. 215 с.
13. Гербильский Н. Л. Теория биологического прогресса осетровых и ее применение в практике осетрового хозяйства.— В кн.: Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол., 1962, вып. 48, № 311, с. 175—189.
14. Ежиков И. И. О типах развития многоклеточных из яйца.— В кн.: Памяти академика А. Н. Северцова. М.—Л.: АН СССР, 1939, т. 1, с. 261—280.
15. Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Простейшие и низшие многоклеточные.— Новосибирск, 1975. 372 с.
16. Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология животных. Трохофорные, щупальцевые, щетинкочелюстные, погонофоры.— М.: Наука, 1977. 312 с.
17. Израэль Ю. А. Экология и контроль состояния природной среды.— Л.: Гидрометеоиздат, 1984. 320 с.
18. Лосева Л. М. Наблюдения над оогенезом у актиний. I. Оогенез *Bunodactis stella* (Wergt).— Вестник ЛГУ, 1970, с. 48—61.
19. Лосева Д. М. Наблюдения над оогенезом актиний. II. Оогенез *Tealia crassicornes* (Meull.) и *Prottanthea simplex* (Carlg.).— Вестник ЛГУ, 1971, № 9, с. 22—29.
20. Лосева Л. М. Новые данные по развитию северных актиний.— Л.: ЛГУ, 1978. 28 с.
21. Никольский Г. В. О закономерностях пищевых отношений у пресноводных рыб.— В кн.: Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.: АН СССР, 1953, с. 32—50.
22. Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов.— М.: Наука, 1965. 382 с.
23. Никольский Г. В., Пикулева В. А. О приспособительном значении амплитуд изменчивости видовых признаков и свойств организмов.— Зоологический журнал, т. 22, вып. 2, 1958, с. 21—28.
24. Полтева Д. Г., Айзенштадт Т. Б. Ультраструктура личинок морского гидроидного полипа *Obelia*. Обособление интерстициальных клеток в раннем личиночном развитии.— Цитология, 1980, т. XXII, № 3, с. 271—276.

25. Поляков Г. Д. О приспособительном значении изменчивости веса сеголетков карпа.—*Зоологический журнал*, 1958, т. 37, вып. 3, с. 47—64.
26. Поляков Г. Д. Приспособительная взаимосвязь изменчивости популяций рыб с условиями питания.—*Труды ИЭМЭЖ*, 1962, вып. 42, с. 39—54.
27. Ноянинский Ю. И. Некоторые генетические аспекты проблемы структуры вида и видеообразования у агамно размножающихся простейших.—В кн.: *Протоциология, кариология и генетика простейших*.—Л.: Наука, 1976, вып. 1, с. 5—18.
28. Рузен-Ранге Э. Сперматогенез у животных.—М.: Мир, 1980. 255 с.
29. Светлов П. Г. Исследование над развитием дождевых червей.—*Труды Особой зоологической лаборатории АН СССР*, 1929, серия 2, 13, с. 95—329.
30. Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции.—М.—Л.: АН СССР, 1939. 539 с.
31. Северцов А. Н. Эволюция и психика.—В кн.: *Сочинения*, М.—Л.: АН СССР, 1945, т. 3, с. 289—297.
32. Спановская В. Д., Савваитова К. А., Потапова Т. Л. Об изменчивости ротана при акклиматизации.—*Вопросы ихтиологии*, 1954, т. 4, вып. 4 (33), с. 15—20.
33. Урсул А. Д. Методологические проблемы применения информации в биологии.—В кн.: *Философские вопросы биокибернетики. Материалы к симпозиуму*. М.: АИ СССР, 1969, с. 114—137.
34. Шварц С. С. Экология и эволюция.—М.: Наука, 1974. 64 с.
35. Шварц С. С. Экологические основы охраны биосферы.—В кн.: *Методологические аспекты исследования биосферы*.—М.: Наука, 1975, с. 100—112.
36. Шеннон К. Работы по теории информации и кибернетике.—М., 1963.—245 с.
37. Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии.—М.: Наука, 1982. 383 с.
38. Эшби У. Р. Введение в кибернетику.—М.: Изд-во Иностр. лит., 1959. 257 с.
39. Юдин А. Л. О возможности генетического исследования агамно размножающихся простейших.—*Карнология и генетика простейших*, 1976, вып. 1, с. 50—55.
40. Яблоков А. В. Материалы к курсу дарвинизма.—М.: Просвещение, 1969. 78 с.
41. Яблоков А. В. Популяционная морфология как новая ветвь эволюционной морфологии.—В кн.: *Морфологические аспекты эволюции*. М.: Наука, 1980, с. 65—73.
42. Яблоков А. В., Познанин Л. П. Особенности современного этапа развития эволюционной теории.—В кн.: *Зоология позвоночных. Итоги науки и техники. ВИНТИ АН СССР*, М., 1975, т. 7, с. 5—28.
43. Яблоков А. В., Остроумов С. А. Охрана живой природы, проблемы и перспективы.—М.: Лесная промышленность, 1983. 269 с.
44. A reit G. Fortpflanzungsbiologie, Entwicklungsszylen und vergleichende Frühentwicklung acoelen Turbellarien.—*Marine biol.*, 1969, v. 4, p. 267—325.
45. Brinckman-Voss A. The life-cycle of *Bythotiora huntsmani* (Fraser, 1911) (*Calyptosidae, Hydrozoa, Cnidaria*).—*Can. J. Zool.*, 1979, v. 57, N 6, p. i226—1231.
46. Hay D. A., Ball R. Contributions to the biology of freshwater planarians (*Turbellaria*) from the Victorian Alps, Australia.—*Hydrobiologia*, 1979, v. 62, N 2, p. 137—164.
47. Kuhn A. Entwicklungsgeschichte und Verwandschaftsbeziehungen der Hydrozoen.- und Fortschz.—Zool., 1913, Bd 4. 287 S.
48. Kumari de Silva P., de Silva M. An ecological study of *Digesia nannophallus* (Ball) (*Turbellaria, Triclada*) in Sri Lanka.—*Archiv für Hydrobiologie*, 1980, v. 88, N 3, p. 367—377.
49. Nyholm K. G. Zur Entwicklung und Entwicklungsbiologie der Ceriantharien und Actiniens.—*Zool. Bidrag, Uppsala*, 1942—1944, Bd 22, S. 87—248.

50. Riemann-Zurneck K. Sagartia troglodytes.—Veroff. Inst. Meeresforsch. Bermerhaven, 1969, Bd 12, S. 169—230.
51. Shick V. M., Hoffmann R. J., Lamb A. N. Asexual reproduction population structure and genotype—environment interaction in sea anemones.—Amer. Zool., 1979, v. 19, N 3, p. 699—713.
52. Weiler-Stolt B. Über die Bedeutung der interstiellen Zellen für die Entwicklung und Fortpflanzung mariner Hydroiden.—Roux Archiv. Entw.-mech., 1960, Bd 152, S. 398—454.
53. Werner B. Stephanoscyphus planulophorus n. spec., ein neuer Scyphopolyp mit einem neuen Entwicklungsmodus.—Helgoland. Wiss. Meeresunters., 1971, Bd 22, S. 120—140.
54. Widersten B. Genital organs and fertilization in some Scyphozoa.—Zool. Bidrag Uppsala, 1965, Bd 37, S. 45—58.
55. Widersten B. Studies on development in Actinaria.—Acta. Univ. Upsal. Abstr. Uppsala Diss. Fac. Sci., 1972, N 217, S. 1—14.

MAN-INDUCED ENVIRONMENTAL CHANGES AND SOME QUESTIONS OF EVOLUTION

V. A. Abakumov

*Natural Environment and Climate Monitoring Laboratory,
USSR State Committee for Hydrometeorology and Control
of Natural Environment/USSR Academy of Sciences*

Analysis of the main directions in the evolution of a population structure is a necessary component for developing scientific foundation of biomonitoring. Changes in the structure of multicellular populations, occurring in the process of evolution, reveal tendencies towards the general increase in the number of lokhos in a population, their functional differentiation, transfer of younger lokhos to the existence in a more stable environment, concentration of ecological functions of dominant lokhos, growth of lokhos co-adaptation and interdependence.

ЛАНДШАФТНАЯ ГРАНИЦА КАК ОБЪЕКТ МОНИТОРИНГА

А. Д. Арманд

Институт географии АН СССР

ВВЕДЕНИЕ

Задача настоящей статьи — рассмотреть ландшафтные границы как возможный объект наблюдений при мониторинге окружающей среды. Попытки использовать границу лесной и степной зон, леса и тундры как показатель динамики климата имеют уже не менее чем вековую историю. Это естественно, поскольку связь географического положения этих природных рубежей с режимом температур и осадков представляется довольно очевидной, а перемещение границы может быть зафиксировано с помощью исторических и палеогеографических методов.

Однако исследование экотонов разного таксономического ранга может быть полезным при решении задач мониторинга еще и в другом отношении. Эти объекты можно рассматривать как пространственные аналоги перехода экосистем через *критическое состояние* (критическую точку), с помощью которых может быть повышен качество экологического прогноза последствий антропогенного пресса на окружающую среду.

Под критическим состоянием здесь понимается переходное состояние систем, в котором их структура подвергается качественному преобразованию. Практически это означает, что состояния систем по одну сторону от критической точки требуют для своего описания одной модели, а по другую — другой. Экосистемы выходят к критическому состоянию, как правило, в результате естественных или антропогенных изменений среды, окружающей систему, или в результате саморазвития. Критическое состояние неустойчиво, так как в это время система рассогласована со своей средой. *Переходный процесс* переводит систему из критического состояния в одно из двух (теоретически возможно и больше) альтернативных *гомеостатических состояний*, в которых восстанавливается согласование с окружающей средой. Под гомеостатическим состоянием здесь понимается стационарное состояние открытой системы при высоком энергетическом потенциале, уровень которого определяется механизмами саморегулирования системы. Оно противопоставляется состоянию термодинамического равновесия, которое достигается при наименьшем запасе свободной энергии в системе.

Обострение взаимоотношений человека с природой поставило проблему углубленного исследования *гомеостатических свойств* (гомеостаза) экосистем — способности восстанавливать нарушенное гомеостатическое состояние,— условий их сохранения и преодоления, условий перехода систем в критическое состояние и за критическое состояние. Однако систематическое исследование критических состояний экосистем часто затруднено из-за того, что

оны быстротечны, а дожидаться их наступления приходится, подчас, слишком долго. В этих случаях может оказаться полезным метод пространственных аналогий, в географии более известный как *сравнительно-географический метод*. При исследовании критических состояний экосистем этот метод может помочь выяснить вопрос о внутренних механизмах, способствующих сохранению систем в неблагоприятных условиях, и о причинах быстрого или медленного движения систем к новому гомеостатическому состоянию после перехода через критическую точку.

СРАВНИТЕЛЬНО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ МЕТОД

«Отцом» сравнительно-географического метода обычно считают Александра Гумбольдта [3]. Одно из достоинств метода заключается в том, что он позволяет изменения систем во времени, недоступные для прямого наблюдения, заменять пространственными сериями, в которых представлены аналогичные системы, находящиеся на разных стадиях развития. Расположенные в ряд по нарастанию признаков развития, эти системы позволяют составить представление о последовательных состояниях системы такого же типа в ходе ее эволюции. Этот метод был использован Дэвисом [4] при создании его теории ландшафтных (геоморфологических) циклов, Пенком [6] для изучения эволюции склонов. На пространственных рядах фитоценологи и экологи с успехом изучают феномен сукцессий [5].

Сравнительно-географический метод не может быть обоснован с такой же строгостью, как применение эргодического принципа в физике. Этому препятствует то, что при подборе пространственных серий никогда не удается полностью выполнить требование, чтобы все факторы окружающей среды, влияющие на состояние исследуемых систем, оставались бы неизменными, кроме одного *лимитирующего фактора*, который и определяет ход развития. Однако оценка состояния экосистем в природе с помощью наблюдений обычно производится не с такой большой точностью, чтобы небольшие отклонения от этого правила дали существенное искажение результатов.

При использовании сравнительно-географического метода следует различать два случая: во-первых, когда лимитирующим фактором изменения экосистемы является время, а в пространственных сериях — возраст систем, а во-вторых — когда изменение определяется как во времени, так и в пространстве изменением одного из условий существования системы: климатом, гидрологическим режимом, загрязнением почвы и т. п. В первом случае мы изучаем *переходный процесс*, или саморазвитие, а во втором — процесс квазистационарного *вынужденного развития*. На протяжении последнего система почти не отклоняется от гомеостатического состояния.

ВЕРХНЯЯ ГРАНИЦА ЛЕСА — АНАЛОГ ПЕРЕХОДА ЧЕРЕЗ КРИТИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ

Профиль, пересекающий естественную границу между лесным и луговым ландшафтами, лесным и тундровым, лесным и болотным и т. п., можно считать пространственным аналогом перехода соответствующих систем через критическое состояние, если, конечно, при этом не сильно нарушается сформулированное выше условие. В зависимости от того, с какой стороны мы пересекаем границу, мы можем интерпретировать отрезки профиля как стадии приближения к критическому состоянию лесной экосистемы или луговой, тундровой, болотной системы. Переходная полоса между ландшафтами, экотон, позволяет составить представление о процессе разрушения одной системы, не выдержавшей давление изменяющихся условий, и становления другой.

Верхняя граница леса в горах, если она определяется изменением климата с высотой, а не выходами скал, лавинами и т. п., больше подходит для выполнения задачи исследования критических состояний, чем граница на равнинах. В горах лимитирующие факторы изменяются на более коротких расстояниях. Это, кроме чисто физического удобства при проведении исследований, дает определенную уверенность в том, что на ограниченном интервале не успеют измениться другие факторы, которые желательно сохранить неизменными, а именно: состав горных пород, воздействие человека и пр.

Для того чтобы ответить на вопрос, чем определяется относительная скорость перехода экосистем через критическое состояние, нам следует подобрать ландшафтные границы с разной шириной переходной полосы и попытаться выяснить, с чем связано это различие. В соответствии с такой задачей Институтом географии Академии наук СССР были проведены экспедиционные исследования в двух горных районах: на западном Кавказе и в Восточном Саяне, где верхние границы обладают нужными качествами. В обоих районах для проведения профилей были выбраны участки климатической верхней границы леса. Конкретные причины наступления критических состояний для лесных экосистем в этих условиях могут быть разными: это сокращение вегетационного периода, снижение плодовитости древесных пород, повышение вероятности солнечного ожога [2]. Для нас важно, однако, что любой из этих факторов монотонно изменяется с высотой, которую в таком случае можно принять за обобщенный показатель увеличения суровости климата.

РЕЗКАЯ ГРАНИЦА ЛЕСА, КАВКАЗ

Первым районом, где проводились экспедиционные исследования, был западный Кавказ в пределах территории Кавказского биосферного заповедника. Здесь, на южных склонах г. Чугуш и г. Ассара крутизной 25—35°, были обследованы профили на тер-

риториях, не подвергавшихся хозяйственному использованию в течение нескольких десятков лет. Верхнюю границу леса, состоящего из буков (*Fagus orientalis* Lipsky) с пихтой (*Abies nordmanniana* Spach.), профили пересекли на высоте 1880 м над ур. м. Выше на г. Ассара располагалась 50-м переходная полоса из лещины (*Corylus avellana* L.) с бересой (*Betula litwinowii* A. Dol.) и кленом (*Acer trautwetteri* Medw.). На г. Чугуш переходных полос оказалось три: а) из кривостольного буков до 8 м высотой

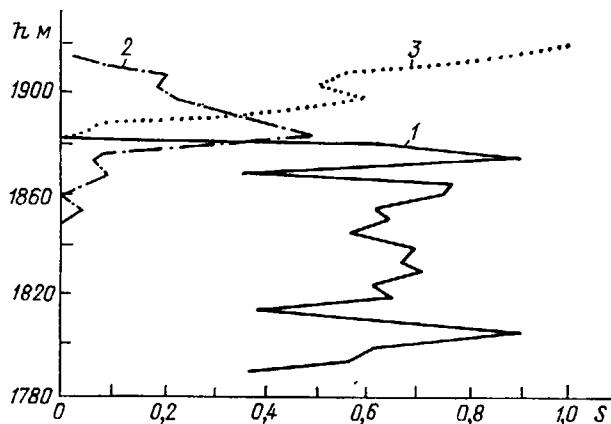


Рис. 1. Изменение основных компонентов растительных сообществ с высотой. Кавказ, г. Ассара.

1 — бук, 2 — лещина, 3 — луговые травы; h — высота над ур. м., м. S — проективное покрытие.

с бересой, б) из кустарниковых форм клена (*Acer pseudoplatanus* L.), березы, осины (*Populus tremula* L.) с двумя видами рябины (*Sorbus caucasigena* Kots. и *S. subfusca* (Led.) Boiss) и в) из рододендрона (*Rhododendron caucasicum* L.). Все три полосы вместе имели ширину 250 м. Выше на обоих профилях располагается пояс субальпийского разнотравья. Переход от леса к промежуточным полосам, так же как от них к лугу предельно резок (рис. 1). Передко границу можно провести по обрезам крон крайних деревьев или по четкому краю контура массива кустарников. У верхнего предела распространения высота прямостольных буковых деревьев 12—15 м, ниже по склону она увеличивается до 25 м и более.

Если двигаться снизу к верхнему пределу леса, то только внимательном наблюдении можно заметить признаки приближения к границе. Сомкнутость крон верхнего яруса леса не уменьшается, а местами даже наоборот возрастает, достигая 1,0. За 70 м до границы во втором ярусе появляются отдельные деревья клена, несколько увеличивается площадь, занятая бересой. В кустарниковом ярусе количество лавровишины (*Laurocerasus officinalis* Roem.) рододендрона, жимолости (*Lonicera caucasica* Pall)

увеличивается, а кавказской черники (*Vaccinium arctostaphylos* L.) — уменьшается. Очевидно, виды, испытывающие угнетение под кронами бука и пихты, особенно сильно реагируют на еле заметное ослабление пресса со стороны доминантов. В пределах лугового пояса еще труднее заметить признаки приближения к границе ландшафтов (если двигаться сверху вниз).

Геоботанические описания травяной растительности на площадках 10×10 м в пределах основных и промежуточных поясов показали полное отсутствие общих видов в лесном и луговом поясах и смешанный состав трав в поясах криволесья и кустарников. Все это свидетельствует о высокой степени замкнутости луговых и лесных ценозов. Поскольку рельеф и литология рыхлого покрова в обоих ценозах практически одинаковы, а климатические различия при незначительном перепаде высот не так велики, указанные особенности растительного покрова могут быть объяснены только сильным преобразованием вторичной фитогенной среды лесными и луговыми ценозами. Прямым подтверждением этого предположения служат резкое уменьшение в освещенности под пологом леса (до 3 % по отношению к открытому лугу), различия в максимальной силе ветра и высоте снежного покрова в обоих ценозах, в увлажнении и структуре почвы. Для горно-лесных бурых почв под лесом характерно наличие подстилки из отмерших частей растений. Ее место в горно-луговых почвах занимает дерновый горизонт, густо пронизанный корнями трав.

НЕРЕЗКАЯ ГРАНИЦА ЛЕСА, ВОСТОЧНЫЙ САЯН

Полевые исследования в горах Восточного Саяна проводились на северо-восточном склоне хребта Балахтын-Шэлэ. Профиль пересек верхнюю границу леса на высоте около 1980 м. Снизу к границе подходит лиственничная тайга из *Larix sibirica* Ledeb. с подлеском из берески (*Betula rotundifolia* Spach.). Выше границы располагаются ассоциации пояса горных тундр с преобладанием аркто-альпийских видов: вороники (*Empetrum nigrum* L.), дриады (*Driads oxyodonta* Juz.), толокнянки (*Arctous erythrocarpa* Small.). Строго говоря, границы не существует. Она здесь заменена переходной полосой, в пределах которой сверху вниз постепенно увеличивается высота лиственницы и занятая ею площадь. В верхней части интервала отдельные деревца высотой 0,2—0,7 м разделены большими промежутками. Обычны флаговые формы крон. На расстоянии 150 м вниз по склону крутизной 20—25° сомкнутость деревостоя достигает 0,7, а высота деревьев — 8 м (рис. 2). Дальше вниз густота и высота леса продолжают увеличиваться. Травяно-кустарниковый покров представляет собой мозаику пятен, в пределах которых доминирует то один, то другой вид растений. В верхней части профиля преобладают ассоциации дриады, вороники, толокнянки, голубики (*Vaccinium uliginosum* L.), в средней — несколько увеличивается площадь ягельников (*Cladonia* sp. sp.), в нижней начинают преобладать зеленомошные с *Rhyti-*

dium rugosum (Hedw.) Kindb. и *Aulacomnium turgidum* Shwäegr. В нижнем ярусе растительности граница высотных поясов обозначена значительно четче, чем в древесном (рис. 2), но за пределами профиля встречаются и более постепенные переходы. Вместе с тем геоботанические описания показали, что замкнутость отдельных ассоциаций невелика. В некоторых парах ассоциаций до 90 % видов общие.

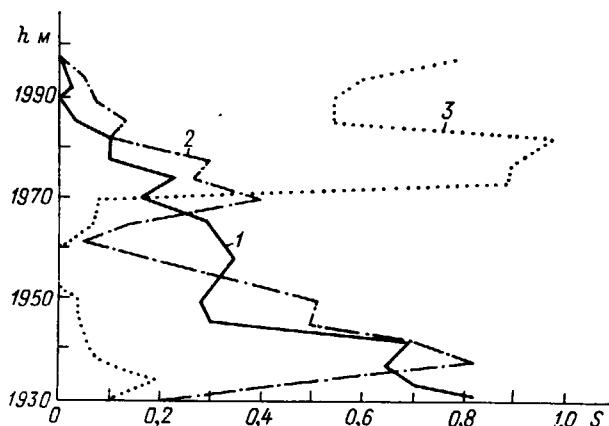


Рис. 2. Изменение основных компонентов растительных сообществ с высотой. Верхний Саян.

1 — лиственница, 2 — береска круглолистная, 3 — ворончные, толокнянковые и дриадовые ассоциации.

Нечеткость, размытость перехода от лесного пояса к горнотундровому может быть объяснена тем, что лиственница преобразует фитогенную среду сообществ не в такой сильной степени, как растения Кавказа. Прозрачные кроны лиственниц летом задерживают относительно мало света, не более 70 %, а зимой хвоя опадает, открывая доступ морозу и ветрам. Средообразующая роль мхов, трав и кустарничков, очевидно, более значительна. Почвы лесного и переходного поясов мало отличаются от тундровых: первые содержат торфянистый горизонт до 8 см толщиной, тогда как во вторых он уменьшается до 2 см.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Сравним резкую и перезкую границы растительных поясов на верхнем пределе развития леса. Существенным свойством в рассмотренных примерах следует считать различную способность преобразовывать фитогенную внутриценотическую среду видами — доминантами Кавказа и Саян. В первом случае доминанты относятся к сильным эдификаторам (преобразователям среды), а во втором — к слабым. Это подтверждается как прямыми наблюдениями за почвенной средой, освещенностью в пределах ценоза,

так и косвенными признаками вторичных изменений среды, в первую очередь показателями замкнутости ценозов. Основные взаимодействия на границе леса с тундрой и лугом складываются из положительных связей растительности с преобразованной ею средой и отрицательных связей между экосистемами, как показано на схеме (рис. 3). Поскольку отрицательные воздействия на конкурирующие растительные сообщества как леса, так и луга оказываются путем изменений внутренней среды: очевидно, с увеличением степени этих изменений автоматически усиливается подавление растений — представителей конкурирующего сообщества.

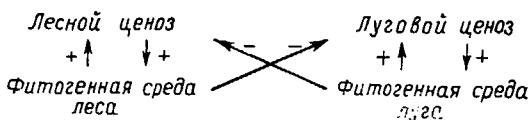


Рис. 3. Принципиальная схема системообразующих связей на границе луговой и лесной экосистем.

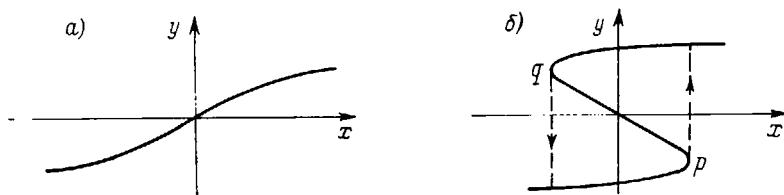


Рис. 4. Зависимость растительности от макроклимата при слабой (а) и сильной (б) средообразующей способности фитоценоза.
 x — лимитирующий фактор макроклимата. y — запас фитобиомассы.

Можно думать, что совместная эволюция основных видов, слагающих сообщество, выработала у них приспособленность к «своей», создаваемой ими самими вторичной среде. Иначе говоря, они преобразуют среду в основном «в свою пользу». Нетрудно представить себе, что такая система с сильными эдификаторами способна сохраняться даже в тех случаях, когда микроклимат на данной территории изменяется и становится более соответствующим экосистемам других типов. Изменение внутренней среды фитоценозом оказывается средством поддержания гомеостатического состояния системы, «защиты» от неблагоприятных воздействий. Такая ситуация описывается моделью типа «складка» в теории катастроф Тома [7]. В простейшей записи аналитическое выражение модели имеет вид $X = Y^3 + aY$. Для нашего случая переменная x может быть интерпретирована как лимитирующий фактор среды (макроклимат), y — как один из репрезентативных показателей состояния биоценоза, например запаса фитомассы, a — коэффициент, отражающий силу взаимодействия ценоза со вторичной средой, эдификационную способность растений. При малых значениях a график зависимости растительности от климата (рис. 4 а) имеет вид распрямленной S -образной кривой. С увеличением коэффициента a (т. е. с усилением преобразования вторичной среды) кривая сужается, приобретает характер стабилизатора.

ричной среды) изгиб кривой увеличивается (рис. 4 б) и на ней появляется «складка». Модель описывает переход системы через критическую точку как во времени, так и в пространстве. Допустим, мы находимся в субальпийском поясе и решили двигаться по направлению к лесу. Или, набравшись терпения, ожидаем, пока улучшение климата позволит границе леса придвигнуться вплотную к нам. В том и другом случае в модели это выразится в движении точки по нижней ветви кривой направо. В ценозах со слабыми внутренними связями, подобных саянским (см. рис. 4 а), переход к лесу, представленному верхней ветвью кривой, произойдет плавно. В каждый момент состояние системы будет контролироваться климатом, перестройка будет иметь характер вынужденного движения. Система с сильными связями, как в сообществах Кавказа (см. рис. 4 б), после прохождения критической точки p должна пережить стадию переходного процесса, не контролируемого внешними условиями. В результате сформируется лесной ценоз. Это соответствует переходу точки на верхнюю ветвь кривой (пунктир). Переход имеет характер «катастрофы», по терминологии Тома.

Если теперь, наблюдая события во времени, мы предположим, что климат ухудшается, то на координатной плоскости (x , y) это будет соответствовать движению точки влево. В условиях Саян смена леса тундрой произойдет строго в обратной последовательности (см. рис. 4 а), а на Кавказе лес будет удерживать свои позиции до момента q (см. рис. 4 б). Отрезок оси абсцисс между проекциями точек p и q соответствует климатическим условиям, при которых при наличии сильных внутренних связей одинаково гомеостатичны как луговая, так и лесная экосистемы. Эта зона гистерезиса существует при наличии аналогичных структур обратной связи не только при изменениях во времени, но и при изменениях в пространстве с одной или с обеих сторон от реальной ландшафтной границы. Очевидно, в пределах этой зоны в кавказских лесах существуют уже в течение сотен лет поляны, расчищенные скотоводами. В пределах заповедника они обнаруживают лишь очень слабую тенденцию к зарастанию или не зарастают вовсе.

По-видимому, модель катастроф применима и к границам на равнинах. Известно, что вырубание лесов около границ с тундрой или степью передко необратимо преобразует лесные системы в тундровые или степные. Антропогенное вмешательство в этих районах несет в себе повышенную степень риска.

Очевидно, что существование гистерезисной полосы требует учета этого явления при использовании границ для целей мониторинга. Резкие границы, разделяющие экосистемы с сильно выраженным гомеостатическими свойствами, внешне могут казаться удобными индикаторами изменения условий окружающей среды. Положение таких границ на местности и соответственно их смешение при изменении условий легко фиксируются. Однако, как показывает проведенное исследование, стабильное положение границ может вводить в заблуждение, скрывая существенные

изменения обстановки. Лишь с накоплением значительных отклонений от начального состояния граница начинет перемещаться. Вероятно катастрофическое скачкообразное изменение ее положения в пространстве.

В тех случаях, когда происходит смена во времени системы, отличающейся сильным средообразующим эффектом, другой такой же системой, то по аналогии с пространственным рядом можно заключить, что переход совершился в короткий срок. При этом следует ожидать, что среди хорошо наблюдаемых переменных, характеризующих экосистему, может не оказаться надежных индикаторов приближения надвигающейся катастрофы. Экосистемы с сильными эдификаторами обладают способностью длительно накапливать скрытые от глаз количественные изменения, которые в некоторый момент внезапно включают механизмы перестройки. Это положение хорошо подтверждается на моделях макрофитных озер, перехождящих порог эвтрофирования [1].

Постепенные границы — переходные полосы, — положение которых труднее панести на план из-за их размытости, тем не менее могут служить более чувствительным показателем происходящих изменений. Это прямое следствие низкой гомеостатичности соседних экосистем.

Аналогично смена во времени системы со слабой средообразующей способностью другой такой же системой происходит постепенно. Переход сопровождается рядом морфологических изменений, так что в этих случаях легко найти простые для наблюдения признаки состояния систем.

Следует заметить, что резкость ландшафтных границ может служить признаком наличия или отсутствия гистерезисной полосы лишь в случаях постепенного изменения лимитирующего фактора — климата, высоты над уровнем моря, экспозиции. Границы, подчеркнутые перегибом рельефа, сменой горных пород, «обрезанных» или наоборот «разрыхленных» в результате деятельности человека, ни в какой степени не свидетельствуют о возможности необратимых переходов и вообще мало подходят для проведения мониторинга. Такие нарушенные границы или слишком стабильны и потому нечувствительны к состоянию среды, или переживают переходный процесс, т. с. способны перемещаться независимо от изменения климатических и других условий.

Ландшафтные границы второго типа, благоприятные для мониторинга, позволяют следить не только за трендами лимитирующего фактора (влагнения и засоленности почв и т. п.), но и за влиянием других воздействий: химических загрязнений, вытаптывания, пожаров. Это следует из широко известного факта: близ критической точки (экологических пределов существования) повышается чувствительность видов растений и животных к воздействиям любой природы [7].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

С использованием сравнительно-географического метода удаётся показать, что существенным механизмом сохранения лесных и луговых или тундровых экосистем у экологических пределов их существования может быть положительная обратная связь фитоценозов с фитогенной средой. Если эта связь сильна, между экосистемами различных типов существует резкая пространственная граница, подобная верхней границе леса на Кавказе. Переходный процесс во времени в подобных случаях, как позволяет заключить пространственно-временная аналогия, должен завершиться относительно быстро. Подготовка к переходу может происходить скрыто.

В противном случае трансформация происходит постепенно, что и наблюдается в полосе смены лесов горной тундрой в Саянских горах. Очевидно, такой же постепенный переход, сопровождающийся относительно медленными легко наблюдаемыми морфологическими изменениями, произойдет при слабых внутрисистемных связях и во времени.

Указанные особенности пространственных и временных рубежей между качественно различными ландшафтами не могут не учитываться при организации станций мониторинга в районе ландшафтных границ и интерпретации полученных ими результатов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Арманд А. Д., Ведюшкин М. А. Евтрофирование макрофитного озера. Опыт моделирования.— В кн.: Моделирование геосистем. Вопросы географии. М.: Мысль, 1986, № 127, с. 182—191.
2. Вальтер Г. Растительность земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. Леса умеренной зоны.— М.: Прогресс, 1974, т. 2.
3. Гумбольдт А. Космос.— М., 1866, т. 1.
4. Дэвис В. М. Геоморфологические очерки.— М.: Изд-во иностр. лит., 1962.
5. Одум Ю. Основы экологии.— М.: Мир, 1975.
6. Пенк В. Морфологический анализ.— М.: Географгиз, 1961.
7. Постон Т., Стюарт И. Теория катастроф и ее приложения.— М.: Мир, 1980.
8. Пузаченко Ю. Г. Климатическая обусловленность южной границы тундры.— В кн.: Сообщества Крайнего Севера и человек.— М.: Наука, 1985.

LANDSCAPE MARGIN AS A MONITORING OBJECT

A. D. Armand

Institute of Geography, USSR Academy of Sciences

A landscape margin is treated as a system of two adjacent interacting landscapes. Strong internal relations between biota and secondary biogenous environment provide for co-existence of two

steady states in the marginal zone, respective of the notions on trigger systems. Natural margin transition in response to external disturbances under such an effect is of particular interest and requires consideration in marginal monitoring. The upper forest line in the Caucasus and Eastern Sayany exemplify the distinctions between boundaries separating landscapes haveing strong and weak internal relations. The comparative geographic method enables to spread the infered conclusions over geosystem (ecosystem) type succession with time. Successions vary depending on the strength of inherent relations in respective systems. Thus, interpretation of the results of observations of the processes occurring in the course of succession should vary as well.

АКТУАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ ПОПУЛЯЦИОННОГО МОНИТОРИНГА

*В. Н. Большаков, О. Ф. Садыков, И. Е. Бененсон,
Н. С. Корытин, Ф. В. Кряжимский*

*Институт экологии растений и животных
Уральского научного центра АН СССР*

Долгосрочным целям оптимизации взаимодействия человека и природы отвечает формирующаяся в развитых странах система мониторинга антропогенных изменений окружающей среды и природных комплексов [5]. К числу важнейших объектов мониторинга относятся популяции растений, животных и микроорганизмов [5, 21]. Удачный выбор объекта популяционного ранга зачастую позволяет судить о состоянии всего трофического уровня, к которому относится популяция вида-зоиндикатора, или о состоянии трофической цепи, конечным звеном которой она является.

Плодотворность использования популяций в целях мониторинга и биоиндикации связана с интенсивным развитием в последние десятилетия популяционной экологии и основанных на популяционной теории методов оптимизации лесного, сельского, охотничьего и рыбного хозяйства. Мы считаем, что в настоящее время существуют необходимые теоретические и методические предпосылки для создания системы популяционного мониторинга как составной части экологического мониторинга, который в свою очередь должен стать частью общей системы управления природными комплексами.

Задача популяционного мониторинга (ПМ) — систематический сбор и анализ сведений о состоянии популяций — индикаторов антропогенной нагрузки. Рассмотрим проблемы ПМ на примере млекопитающих, которые относятся к высшим звеньям трофических цепей и поэтому наиболее чутко реагируют на антропогенные факторы. Млекопитающие имеют особое значение для регионального мониторинга в связи с характерными для них пространственно-временными характеристиками популяционной организации.

С точки зрения использования млекопитающих для целей ПМ их можно подразделить на две группы. К первой отнесем те виды, которые являются объектами преднамеренного воздействия со стороны человека (промысловые животные, вредители сельского и лесного хозяйства, переносчики трансмиссивных заболеваний). Разумеется, эти виды могут подвергаться и опосредованному воздействию, но более обычен прямой контроль популяций с целью промысла или уничтожения. Проблемы ПМ таких видов неотделимы от проблем оптимизации их эксплуатации и в принципе не могут рассматриваться отдельно. К зооиндикаторам первой группы могут быть отнесены лось, волк, лиса, заяц-беляк,

обыкновенная белка, горностай, крот европейский и ряд других промысловых видов.

Виды-зоондаторы второй группы не имеют самостоятельного хозяйственного значения, но благодаря своей многочисленности, широкому распространению, эвритопности, большой экологической валентности, относительной оседлости и высокой изученности пригодны для ПМ региональной или локальной экологической нагрузки на среду и природные комплексы. В основном это мелкие млекопитающие, такие, как обыкновенная бурозубка, красная и рыжая полевки, лесная мышь, серые полевки, лемминги.

Особое место в системе популяционного мониторинга должны занять виды, занесенные в Красную книгу. Эти виды острее других реагируют на антропогенные трансформации экосистем, и на их примере можно особенно эффективно контролировать предпринимаемые усилия по охране природы. Разумеется, методы популяционного анализа этих видов должны быть для них совершенно безопасны.

Все виды-зоондаторы могут быть объектами как пассивного (слежение за естественными группировками популяционного ранга), так и активного (слежение за искусственными группировками в натурных условиях или в эксперименте) мониторинга.

Использование популяций (и сообществ) млекопитающих в целях биондикации экологического риска для людей и природных комплексов облегчается тем, что в целом это одна из наиболее изученных групп организмов. Популяционный мониторинг диких и домашних видов млекопитающих позволяет контролировать факторы не только индивидуального, но и группового риска для человека, в том числе и такие, которые остаются вне сферы деятельности санитарно-гигиенического контроля. Поскольку животные питаются исключительно местными кормами и пьют местную воду, ПМ позволяет контролировать интегральную экотоксичность биологической продукции в зонах интенсивного промышленного или сельскохозяйственного загрязнения среды.

Важной предпосылкой развития популяционного мониторинга должна стать разработка количественных принципов нормирования антропогенной нагрузки на популяции, в частности оценка предельно допустимой экологической нагрузки (ПДЭН) [5]. Для этого определим понятия популяционной «нормы» и «патологии».

По-видимому, наиболее приемлемым показателем (с точки зрения возможности экспериментального определения, учета интегрального влияния всех возможных факторов, объективности оценки состояния популяции) является чистая кратность прироста численности R_s за год (или другой естественный интервал времени) на некоторой интересующей нас единице пространства s . Для популяций животных с короткой средней продолжительностью жизни (мелкие млекопитающие) R_s от начала прошлого до начала данного периода размножения, по-видимому, отражает все важные с точки зрения человека и в его масштабах измене-

ния в состоянии популяции. Нормой естественно называть такой набор популяционных характеристик, при котором значение R_s не отличается от характеристик для нетронутых зон такого же типа. Патологическим будем называть такое воздействие, при котором R_s устойчиво ниже единицы.

Размеры интересующего нас пространства s должны быть со-поставимы с территорией, занимаемой устойчивой внутривидовой группировкой популяционного ранга. Неуместно использовать крупные виды с большим радиусом индивидуальной активности и большим средним расстоянием сезонных перемещений для целей локального мониторинга, равно как нецелесообразно использование мелких видов при мониторинге антропогенных изменений среды и природных комплексов крупных регионов.

Процедура определения ПДЭН по какому-либо экологическому параметру в методологическом отношении может быть аналогична поиску значений ПДК в классической токсикологии, когда требуется определить два критических значения параметра, соответствующих минимально эффективному воздействию и максимально недействующему [9]. Их интерпретация с помощью показателя R_s очевидна: минимально эффективное воздействие приводит к снижению значения R_s по сравнению с естественными флуктуациями, а максимально недействующее не снижает R_s ниже единицы.

Для видов с относительно коротким жизненным циклом (мелкие млекопитающие), у которых в интересующий нас интервал времени сменяется несколько поколений, R_s можно оценить по данным учета численности на рассматриваемой территории

$$R_s = N_1/N_0, \quad (1)$$

где $N_0(N_1)$ — значение плотности населения исследуемой группировки в начале предыдущего (текущего) сезона размножения. Трудность в данном случае состоит в том, что при таком способе их определения оценки зависят от плотности. Следовательно, оценка (1) соответствует истинному значению R_s лишь при невысоких и при наличии эффекта Олли [14] не слишком низких значениях N_0 . Конечно, в каждом конкретном случае мы не сможем разделить влияние интересующих нас факторов и плотностно зависимых механизмов саморегуляции на значение параметра R_s . Тем не менее для важных с точки зрения ПМ видов мелких млекопитающих диапазон значений N_0 , при которых механизмы плотностной регуляции не оказывают существенного влияния на демографические процессы, известен [25], что позволяет использовать формулу (1).

Для видов, у которых мы в состоянии определить возрастную структуру, пригодна более общая формула [6]:

$$R_s = \sum_{x=0}^{x_{\max}} l_x m_x, \quad (2)$$

где x — индекс возрастного класса, l_x — удельная выживаемость за период от рождения до возраста x , m_x — плодовитость в возрасте x .

Как и при использовании (1), следует рассматривать лишь те данные по l_x и m_x , которые были получены в интервале плотностей, существенно не влияющих на демографические процессы. При этом возраст должен изменяться в единицах интересующего нас временного интервала. Формула (2) удобна тем, что мы можем использовать в ней оценки l_x и m_x , полученные в других или дополнительных экспериментах.

Кроме R_s возможно использование и других показателей, в том числе и индивидуальных, но с обязательным учетом их влияния на значения параметров рождаемости и смертности. Например, за индивидуальную норму при воздействии экотоксикантов следует принимать только такие физиологические, поведенческие, энергетические или биохимические показатели особей, при которых не меняется репродуктивное поведение, скорость реакции на опасность и т. п., т. е. в конечном счете не нарушаются процессы популяционного воспроизведения и R_s остается больше единицы.

Получение популяционных оценок нормального и патологического состояния с помощью чистой кратности прироста R_s удобно и в том отношении, что с помощью параметров рождаемости и смертности можно оценивать практически любое антропогенное воздействие на популяцию, а не только влияние загрязнения среды промышленными выбросами.

Вообще антропогенная нагрузка является лишь частью действующей на популяцию сочетания экологических факторов, и популяция реагирует на конstellацию этих факторов, а не на антропогенную нагрузку как таковую. Поэтому «безопасное» (на первый взгляд) загрязнение среды малотоксичными выбросами может оказать катастрофическое косвенное влияние на популяции животных. По нашим наблюдениям на Урале, мощное воздействие на мелких млекопитающих в пригородах, парках и лесопарках оказывает загрязнение снежного покрова частицами пыли, сажи, шлака и почвы. В результате снег в городах и пригородах начинает подтаивать на 1—3 недели раньше установления устойчиво теплой погоды. В ночное время подтаявший снег замерзает, образуя ледяные корки на поверхности почвы и ледяной наст на поверхности снежного покрова, что резко уменьшает численность мелких млекопитающих в весенний период. Ежегодное повторение такого воздействия приводит к устойчивому снижению R_s и вымиранию животных.

Наиболее существенные последствия антропогенного влияния на популяции млекопитающих, которые могут быть зарегистрированы современными методами популяционного анализа, связаны с явлением антропогенной инсуляризации местообитаний. Это явление сопутствует урбанизации, промышленному и транспортному строительству, сельскохозяйственным и лесохозяйственным

мероприятиям, горным разработкам и другим видам антропогенных воздействий. Дробление сплошных популяционных ареалов на множество мелких изолятов создает качественно новую ситуацию из-за проявлений «островного эффекта» [26, 28, 30—32, 41] и «эффекта экотона» [12].

В связи с этим особое значение для формирования системы ПМ имеет учет неоднородности (мозаичности) среды обитания и динамики пространственной структуры популяций. Имеющиеся в настоящее время методы изучения пространственных связей животных позволили поднять на качественно новый уровень наши знания о пространственной структуре популяций подвижных консументов, способных к избирательному освоению местообитаний.

Результаты многих специальных исследований [1, 17, 20, 22, 24, 27, 29, 33, 40, 43, 45—47] свидетельствуют о принципиальной роли гетерогенности среды для реализации основных популяционных параметров. Адаптация к конкретной экологической мозаике приводит к формированию сложной пространственной структуры популяции. Антропогенная нагрузка на среду в большей части случаев приводит к трансформации исходной гетерогенности (мозаичности) окружающей среды. В результате интегральный отклик популяции будет зависеть от того, на какие именно элементы ее пространственной структуры действует эта нагрузка. По-видимому, именно изменения пространственной структуры популяций наиболее чутко отражают антропогенные сдвиги в состоянии окружающей среды, связанные как с прямым воздействием (промысел, химические загрязнения, фактор беспокойства), так и с косвенным (инсуляризация местообитаний, не преднамеренное уничтожение популяционных резерваций, преобразование фитоценозов и др.). О ведущей роли пространства для популяционного мониторинга свидетельствует и то, что половина всех оказавшихся под угрозой видов позвоночных попала в Международную Красную книгу из-за неблагоприятных преобразований местообитаний [21].

Современная популяционная теория и разработанные на ее основе точечные модели популяций позволяют оценивать и прогнозировать отклик популяций на антропогенную нагрузку без существенных изменений в структуре моделей только в тех случаях, когда пространственная структура популяций не претерпевает антропогенных трансформаций, а исходной гетерогенностью среды можно пренебречь. Но для большей части возникающих при ПМ ситуаций оценка изменений параметра R_s требует разработки моделей динамики популяций в гетерогенном пространстве. Эта ветвь математической экологии бурно развивается в настоящее время [18, 39]. Ясно, что ПМ будет в наибольшей мере отвечать требованиям, предъявляемым к нему как к составной части системы управления популяциями и экосистемами в том случае, если для видово-зоондикаторов антропогенной нагрузки будут разработаны (правдоподобные!) модели популяционной динамики в гетерогенной среде.

Одип из вариантов такой модели разработан нами применимельно к популяциям мышевидных грызунов Урала. Мы считаем, что заложенные в ее основу принципы достаточно универсальны и могут быть распространены на другие виды зоондикаторов второй группы.

Модель основана на результатах изучения популяции красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) массива Иремель (Южный Урал) и аналогичных результатах по рыжей и красно-серой полевкам, обитающим на той же территории [15, 17].

Результаты исследований показывают, что используемое популяцией лесных полевок (и других видов мелких млекопитающих) пространство разделяется на зоны трех типов.

Первый тип — резервации или «стации переживания» [11], которые заселены круглогодично с высокой экологической плотностью. Здесь концентрируются размножающиеся перезимовавшие животные, и при неблагоприятных условиях в них сосредоточена большая часть населения.

Второй тип — участки сезонного режима использования. Размножение в них происходит только в благоприятные годы, и только в достаточно благоприятные годы животные в этих зонах могут пережить зиму и межсезонье. Зона второго типа может быть подразделена в зависимости от качества местообитаний на несколько подтипов.

Зоны третьего типа — буферные или резервные — для размножения не используются и в летнее время могут быть заселены не-размножающимися, как правило, неполовозрелыми особями. Для переживания межсезонья и зимы зоны непригодны. Сходные системы деления популяционной территории на участки разных типов предложены для лесных грызунов [23, 24] и для темной полевки [33].

Приведенное выше описание позволяет выделить минимальную территориальную группировку вида, динамика которой тождественна популяционной. Такую группировку формирует население одной или нескольких соседних резерваций и всех производных от них временных поселений в зонах второго и третьего типов. Эти группировки в эволюционно-генетическом отношении могут и не являться собственно популяциями — элементарными ячейками микроэволюции, но их структура и динамика соответствуют современным представлениям о популяционном уровне организации биосистем [16]. Судя по выносу радиоактивных меток расселяющимися из резерваций животными [2] площадь, занимаемая, например, высокоподвижной красной полевкой в условиях Уральских гор достигает $10—16 \text{ км}^2$. Основная часть этой территории занята зонами второго и третьего типов и используется выходцами из нескольких соседних резерваций. Следовательно, реальная микропопуляция использует существенно гетерогенную территорию, что и было учтено при построении модели. Принципиальным для разработки модели послужил тот факт, что независимо от наличия условий для формирования временных поселений, обита-

тели резерваций активно используют ресурсы прилежащих стаций. При этом животные удаляются от постоянных участков обитания на 300—500 м, иногда до 1,5 км [2, 17, 38]. Дальние выходы позволяют предположить, что животные знают обширную территорию вокруг своего гнездового участка и при необходимости могут выбрать для использования участок в наилучшей зоне из свободных в данный момент. В результате в основу модели динамики мелких млекопитающих в гетерогенном ландшафте положены следующие принципы.

1. Территория, занимаемая популяцией, состоит из стаций разного качества, в разной степени пригодных для существования и размножения животных — зоны первого (A), второго (B_1, B_2, \dots, B_k) и третьего (C) типов. Отдельные участки, относящиеся к зонам разного типа, невелики (их типичная площадь несколько гектаров) и персмежаются друг с другом.

2. Животные, перешедшие к самостоятельному образу жизни, периодически обследуют и знают территорию в радиусе 1—2 км вокруг их гнездовых участков. Это позволяет им выбирать для кормежки, укрытия, вынашивания и выкармливания потомства, для зимовки участок в зоне наилучшего типа из числа свободных в данный момент.

3. Емкость среды обитания в зоне каждого типа определяется максимально возможным числом гнездовых участков на единице площади. Плотность их максимальна на участках, относящихся к зоне A и снижается при переходе к зонам B_1, B_2, \dots .

4. Обусловленная средой компонента выживаемости животных, максимальная в зоне A , снижается при переходе к зонам B_1, B_2, \dots и C .

В каждом типе местообитаний (зоны A и B) животные разделены на возрастные группы: 1) неполовозрелые, 2) самостоятельно существующие, но не размножающиеся особи, 3) размножающиеся.

Год в модели делится на два периода: период размножения — «лето» и остальное время — «зима». Емкость среды зимой и летом различна. В модели учтены зависимости демографических параметров от плотности. По мере роста плотности можно предположить, что:

а) возрастает смертность неполовозрелых животных; б) возрастает емкость среды для неразмножающихся животных; в) снижается доля размножающихся самок. Перечисленные зависимости являются характерными для грызунов и подтверждены многочисленными исследованиями (см. обзоры [25, 36, 44]).

Основные результаты изучения модели заключаются в следующем. При постоянном соотношении площадей участков разных типов периодически повторяющиеся в межсезонье погодные «катастрофы» (паводки, наледи, морозы в беснежье) приводят к тому, что в отдельные годы животные сохраняются только в резервациях, и возникают глубокие депрессии популяционной численности, часто именуемые спадом. Если после спада благоприятные

погодные условия (просто неэкстремальные) сохраняются достаточно долго, то уровень весенней плотности популяции возрастает в течение одного—трех лет, достигает критического для данной территории уровня, а затем снижается в два-три раза и стабилизируется на этом уровне на неограниченное время. Такой ход популяционных процессов в целом согласуется с экспериментальными данными [37]. В случае повторения экстремальных погодных явлений вновь возникает глубокий спад, и затем повторяется процесс роста до стадии пика с дальнейшей стабилизацией численности. При частом повторении неблагоприятных условий фаза роста затягивается.

Выше было отмечено, что каждому типу местообитаний соответствует свой набор параметров размножения и смертности. Согласно экспериментальным оценкам, значение R_s , вычисленное без учета расселения, больше единицы для резерваций и меньше единицы для участков типа C. Переход R_s через единицу происходит на участках типа B: на участках, где $R_s < 1$, население вида сохраняется только за счет притока иммигрантов с участков, где $R_s > 1$. Внешнее воздействие на популяцию, и в частности, антропогенная нагрузка проявляются в изменении соотношения площадей зон разных типов. Обычно увеличивается доля участков, где $R_s < 1$.

Предположим теперь, что мы наблюдаем за изменениями плотности популяции в одной или нескольких точках. Несмотря на снижение качества среды в данной точке, мы не будем замечать растущего воздействия на популяцию до тех пор, пока приток мигрантов будет компенсировать снижение R_s на данном участке. Стабильный уровень плотности популяции в точке наблюдения при уменьшении R_s будет убывать, но из-за притока иммигрантов крайне медленно. После перехода воздействия через критический уровень, когда иммиграция уже не компенсирует снижения R_s , животные в контролируемом пункте внезапно «исчезнут». Такое исчезновение населения вида в той или иной точке ранее занятого пространства может быть вызвано антропогенным воздействием на других участках, где снизилось значение R_s и, следовательно, уменьшился поток эмигрантов (рис. 1 и 2).

На изолированных участках с высоким значением R_s зависящим от плотности регуляция рождаемости и смертности может вызвать незатухающие колебания численности от года к году. Поэтому дополнительно к эффекту исчезновения животных при отрицательных антропогенных воздействиях ухудшение условий обитания может вызвать перестройку режимов динамики численности. Переход от незатухающих колебаний к стабильным режимам также происходит внезапно при переходе значений R_s через критический уровень (для красной полевки на Урале это соответствует значению $R_s \sim 20$).

Описанные результаты иллюстрируют важность учета неоднородности среды при организации ПМ. Можно выделить следующие принципиальные моменты.

1. Сотношение площадей участков разных типов определяет характер динамики численности популяции; увеличение доли участков высокого качества может приводить к переходу от незатухающих колебаний к стабилизации численности, а затем — к исчезновению населения вида на контролируемой территории, подверженной внешней нагрузке.

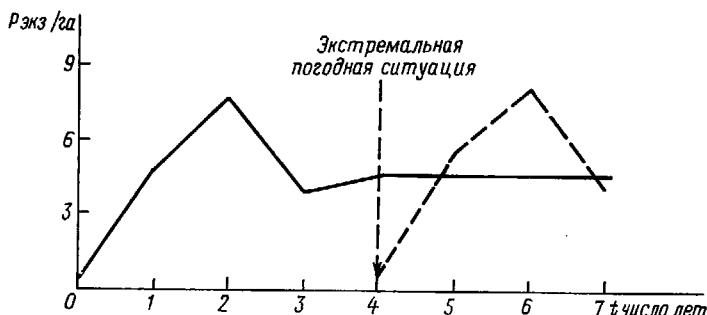


Рис. 1. Изменение средней по всей территории весенне-плотности популяции P со временем t (по [3]).

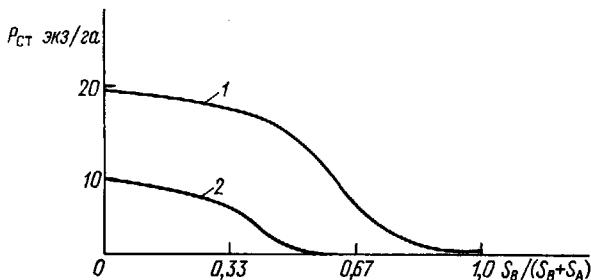


Рис. 2. Зависимость уровня стабильной весенне-плотности $P_{\text{ст}}$, средней для всей территории (1), от доли участков типа B (2).

S_A , S_B , S_C — площадь участков типов A , B , C соответственно: $S_A + S_B = 25 \text{ га}$, $S_C = 75 \text{ га}$.

2. Изменение качества среды вне пределов контролируемой территории может привести к изменению характера динамики и уровня стабильной численности на контролируемом участке, несмотря на отсутствие прямого воздействия.

3. Переход от одного режима динамики к другому происходит при небольших изменениях популяционных параметров. Поэтому ни характер динамики, ни значения уровня стабильной численности в одной точке не могут служить достаточно информативными параметрами для ПМ.

Изучение модели показывает, что контроль состояния популяций мелких млекопитающих необходимо вести одновременно

как минимум в одной резервации и в части производных от нес временных поселений в зонах худшего качества. Переход от колебаний к стабильному уровню численности на участках высокого качества и отсутствие животных весной на участках более низкого качества в целом будут свидетельствовать об усилении антропогенного воздействия.

Анализ популяционных параметров и набора значений R_s в тех местах, где животные еще сохранились, и сравнение их с данными наблюдений на ненарушенных территориях позволяют оценить степень воздействия, а изучение морфофизиологических, биохимических, этологических и других показателей отдельных особей — установить его природу.

Следует отметить, что обычно антропогенное влияние в среднем ухудшает качество среды обитания дикоживущих мелких млекопитающих, что отрицательно сказывается на продуктивности их популяций и ведет к снижению R_s . Однако возможны ситуации, когда мы непреднамеренно создаем местообитания повышенного качества для отдельных видов, например для серых полевок при создании посевов многолетних трав [19].

Перейдем к рассмотрению хозяйственное важных видов (зоондикаторы I группы). Для них ПМ следует рассматривать как необходимое звено в системе управления промышляемыми популяциями и биоценозами. Пространственный подход к ПМ и управлению популяциями промысловых видов млекопитающих предполагает необходимость зонирования территорий (или акваторий) не только по параметрам пригодности для существования животных, но и по интенсивности промысловой нагрузки. Для промысловых видов воздействие человека может проявляться лишь на части «элементарной» с точки зрения описания популяционной динамики территории. Это отличает виды-зоондикаторы I группы от зоондикаторов II группы, что необходимо учитывать при организации ПМ с использованием промысловых видов млекопитающих.

Мы учли это требование при построении модели эксплуатируемой популяции лисицы обыкновенной (*Vulpes vulpes*) на Урале. Модель основана на полученных в последнее время [7, 8] оценках демографических параметров популяции лисы и данных о зависимости доли животных, добываемых в течение сезона охоты, от плотности популяции.

В модели популяция разделена на 8 возрастных классов: животные данного года рождения — (0), предыдущего — (0+) и т. д. до 6+. Оценки выживаемости и плодовитости у животных разных возрастных классов отличаются. Кроме этого, в модели учтено наблюдавшее в природе уменьшение доли размножающихся самок с увеличением плотности населения. Принципиальное значение для понимания динамики модельной популяции имеет учет формы зависимости доли добываемых лис от плотности популяции (рис. 3). Эта зависимость для лисицы, а также для некоторых других хищных млекопитающих, таких, как песец [7] и рысь

[10] аналогична «функциональному отклику» хищника на плотность населения жертвы [35] и может быть выражена в виде

$$P_t = I a_i x / b_i + x^2,$$

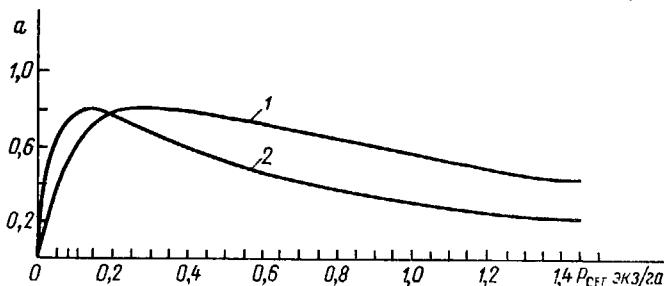


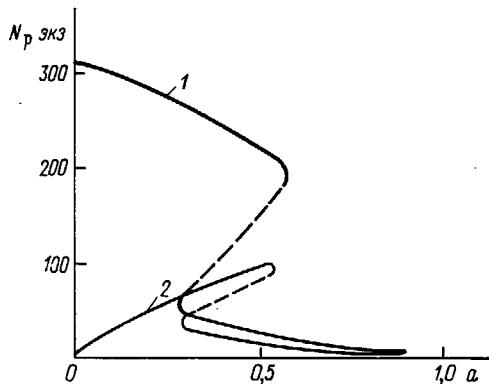
Рис. 3. Зависимость доли добываемых за сезон охоты животных a от плотности популяции для сеголетков $P_{\text{сез}}$ (1) и животных старших возрастов (2).

где I — интенсивность промысла; x — суммарная плотность животных всех возрастных классов в момент перед началом промысла; a_i , b_i — параметры; i — номер возрастного класса.

Ареал популяции в модели разделен на участки с разной интенсивностью антропогенной нагрузки I . Между ними возможны зависимые и независимые от плотности миграции.

Рис. 4. Значения равновесной численности N_p и добычи при плотности 1 экз/га в зависимости от интенсивности промысла.

1 — устойчивые равновесия, 2 — неустойчивые.



Для изолированного участка немонотонность зависимости P от x приводит к возможности существования трех уровней равновесной численности в широком диапазоне значений $I \in (I_*, I^*)$ (рис. 4). Наибольшее (N^*) и наименьшее (N_*) значения равновесной численности при $I \in (I_*, I^*)$ устойчивы, а промежуточное значение неустойчиво и в первом приближении разделяет области притяжения устойчивых равновесий. При $I < I_*$ и $I > I^*$ равновесие единственное глобально устойчивое и соответствует высокой и низкой численности популяции. По мере увеличения I из области

$I < I_*$ до значений, близких к I^* , число добываемых за сезон животных растет почти линейно, а стабильный уровень численности N^* снижается относительно медленно. Таким образом, экологически предельно допустимой, но наиболее выгодной является эксплуатация популяции с интенсивностью, близкой к I^* , а добыча при $I = I^*$ максимальна. Но промысел с $I = I^*$ и наиболее опасен. Незначительное превышение I приводит к переходу к нижнему устойчивому равновесию уровню численности N_* (единственному при $I < I^*$), и для возврата к прежнему уровню добычи (и, следовательно, численности) необходимо снизить интенсивность про-

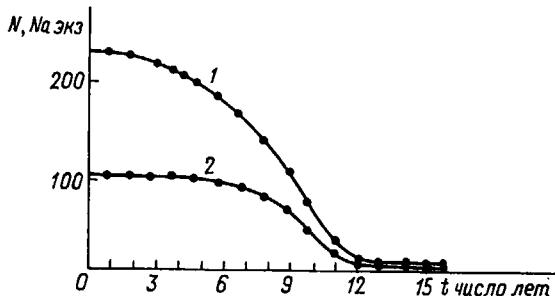


Рис. 5. Динамика общей численности N (1) и числа добывших животных Na (2) во времени при $N(0) = N^*$, $I = 1,05 I^*$.

Обозначения см. текст.

мысла до значения меньше I_* , что в нашем случае соответствует уменьшению в 2,6 раза. Положение осложняется еще и тем, что переход к нижнему уровню равновесия при I , незначительно превышающем I^* , происходит в первые годы очень медленно (рис. 5). На практике мы не сможем заметить чрезмерность промысла до тех пор, пока снижение численности и добычи до уровня N_* не станет необратимым при данном значении I .

Таким образом, при рассмотрении одного участка требования максимальной и устойчивой добычи несовместимы. Выход из положения возможен на основе ограничения или полного запрещения промысла в части популяционного ареала. Отметим, что пространственный подход к регулированию промысловой нагрузки как эмпирически наиболее надежный в последние годы широко пропагандируется зоологами — специалистами по промысловым видам [13 и др.]. Приток иммигрантов с территории заказника позволяет существенно повысить предельную интенсивность промысла на опромыщляемой части территории, при которой сохраняется верхнее устойчивое равновесное значение численности и добычи. При увеличении площади заказника (S) значение $I^*(S)$ возрастает, причем зависимость $I^*(S)$ существенно нелинейная (рис. 6). Поэтому относительно небольшое увеличение площади заказников позволяет резко увеличить промысловую нагрузку на

остальной территории без риска спада общей численности популяции до уровня $N^*(S)$. Зависимость максимальной добычи (при $I = I^*(S)$) от совокупной площади заказников приведена на рис. 7. Из рис. 6 и 7 видно, что при запрете охоты на существенной части территории не снижается и добыча; такой уровень изъятия устойчив к значительным колебаниям интенсивности промысл

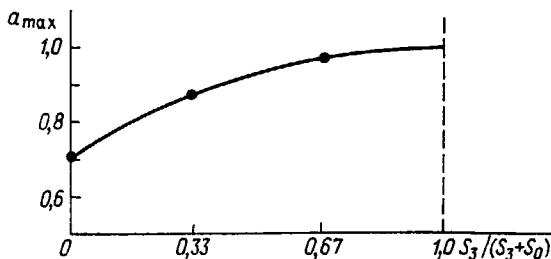


Рис. 6. Зависимость максимально возможной интенсивности промысла a_{\max} при плотности 1 экз/га от доли закрытой для промысла территории.

S_3 — площадь закрытой территории, S_0 — площадь открытой для промысла территории.

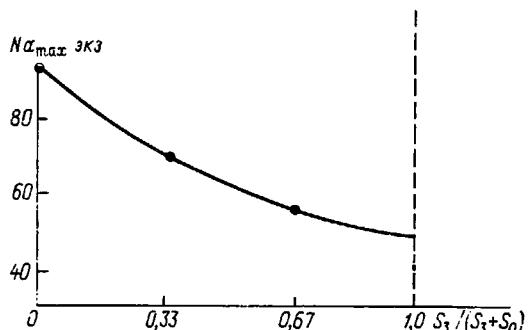


Рис. 7. Зависимость максимально возможной добычи $N a_{\max}$ от доли закрытой для промысла территории.

Усл. обозначения см. рис. 6.

ловой нагрузки. Именно такой режим эксплуатации популяции представляется экологически обоснованным и практически выгодным.

Отметим следующие вытекающие из приведенных данных принципиальные для ПМ и управления промысловыми видами моменты.

1. Требования максимальной добычи и ее устойчивости могут оказаться несовместимыми.

2. Простого слежения за интересующими нас параметрами (добыча или численность в наших примерах) недостаточно для выявления качественных изменений состояния системы. Как и в примере с мелкими млекопитающими, для опромышляемой популяции лисы переход от одного режима динамики к другому

может происходить при незначительных изменениях антропогенного воздействия на популяцию.

3. Имеющиеся в настоящее время подходы к слежению за численностью промысловых видов (по признаку ландшафта или административного деления) не соответствует целям ПМ и оптимального управления из-за недостаточной пространственной дискретности исходных данных: максимально возможной добычи при сохранении допустимого уровня экологической нагрузки невозможно добиться путем регуляции промысла в большом пространственном масштабе (область, регион).

4. На опромышляемых территориях различить эффекты изменения интенсивности промысла и влияния других форм антропогенной нагрузки практически невозможно. Следовательно, ПМ этих видов с целью оценки антропогенных изменений среды обитания следует вести на основе изучения демографических процессов в заказниках или заповедниках.

Таким образом, популяционный мониторинг требует обязательного учета пространственных связей животных и реакций их популяций на естественную и антропогенную трансформацию их местообитаний. Ведущим показателем степени антроногенного воздействия, показателем допустимости достигнутого уровня нагрузки может быть признана обобщенная демографическая характеристика — чистая кратность прироста численности (R_s) (принимая во внимание диапазон ее естественных флюктуаций в разных по значению для жизни популяции пространственных группировках). Система ПМ как часть общей системы управления природными комплексами должна предусматривать продуманное сочетание пассивного и активного слежения за состоянием популяций зоиндикаторов с математическим моделированием. Это особенно необходимо, если учитывать сложность взаимодействий в экосистемах, следствием чего могут быть на первый взгляд неожиданные и резкие изменения состояния популяций при переходе уровня антропогенной нагрузки через некоторые критические значения, которые с полным основанием могут быть признаны в качестве предельно допустимых.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Адамович В. Л. Использование ландшафтной карты для пространственной дифференциации популяционных группировок мышевидных грызунов.— Экология, 1980, № 5, с. 48—55.
2. Баженов А. В., Большаков В. Н., Садыков О. Ф. Новый метод мечения мелких млекопитающих и опыт его использования.— Экология, 1984, № 2, с. 64—66.
3. Бененсон И. Е., Садыков О. Ф. Пространственная имитационная модель популяции крайней полевки.— В кн.: Моделирование популяционной динамики мелких млекопитающих. Свердловск, 1985, с. 49—82.
4. Дэвис Д. Э. Стратегия борьбы с грызунами.— В кн.: Стратегия борьбы с вредителями, болезнями растений и сорняками в будущем. М.: Наука, 1977, с. 159—173.
5. Израэль Ю. А. Экология и контроль состояния природной среды.— Л.: Гидрометеоиздат, 1984. 560 с.

6. Коли Г. Анализ популяций позвоночных.—М.: Мир, 1979. 359 с.
7. Корытин Н. С. Регуляция плодовитости в эксплуатируемых популяциях лисиц.—Экология, 1983, № 2, с. 79—81.
8. Корытин Н. С., Соломин Н. Н. Оценки выживаемости и скорости роста численности в популяциях лисиц из Предуралья и Зауралья.—В кн.: Количественные методы в экологии позвоночных. Свердловск, 1983, с. 19—28.
9. Красовский Г. Н., Плетникова И. П., Сутокская И. В. Основные гигиенические критерии вредности в оценке токсического действия химического загрязнения воды.—В кн.: Теоретические проблемы водной токсикологии: норма и патология. М.: Наука, 1983, с. 42—49.
10. Малафеев Ю. М., Кряжимский Ф. В., Добринский Л. Н. Анализ популяций рыси Среднего Урала.—Свердловск, УНЦ АН СССР, 1986, 72 с.
11. Шаумов П. П. Экология животных.—М., 1955. 533 с.
12. Одум Ю. Основы экологии.—М.: Мир, 1975. 740 с.
13. Песец, лисица, енотовидная собака.—М.: Наука, 1985. 159 с.
14. Пианка Э. Эволюционная экология.—М.: Мир, 1981. 399 с.
15. Садыков О. Ф. Пространственная структура горных популяций полевок рода *Clethrionomys*.—В кн.: Популяционная экология и морфология млекопитающих. Свердловск, 1984, с. 20—35.
16. Садыков О. Ф., Баженов А. В. К вопросу об элементарной единице исследований по проблеме «Вид и его продуктивность в ареале».—В кн.: Вид и его продуктивность в ареале. Ч. II. Млекопитающие. Свердловск, 1984, с. 41.
17. Садыков О. Ф., Большаков В. Н., Баженов А. В. Пространственная структура горных популяций лесных полевок.—Экология, 1984, № 4, с. 58—64.
18. Свирежев Ю. М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии.—М.: Наука, 1986. 95 с.
19. Тимофеев В. И. Аэровизуальная оценка пространственного распределения обыкновенной полевки в агроценозах.—В кн.: Методы исследования пространственной структуры популяций мелких млекопитающих в естественной среде и агроценозах. Препринт УНЦ АН СССР.—Свердловск, 1983, с. 39—72.
20. Флинт В. Е. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих.—М.: Наука, 1977. 182 с.
21. Яблоков А. В., Остроумов С. А. Уровни охраны живой природы.—М.: Наука, 1985. 175 с.
22. Ясный Е. В. Население млекопитающих каменистых местообитаний Большого Кавказа.—Экология, 1978, № 3, с. 75—80.
23. Anderson R. K. Ecological structure and gene flow in small mammals.—Synt. Zool. Soc. London, 1970, N 26, p. 299—325.
24. Bondrup-Nielsen S. An evaluation of the effect of space use and habitat patterns on dispersal in small mammals.—Ann. Zool. Fennici, 1985, vol. 22, N 3, p. 273—283.
25. Bujalska G. Regulation of female maturation in *Clethrionomys* species with special reference to an island population of *C. glareolus*.—Ann. Zool. Fennici, 1985, vol. 22, N 3, p. 331—342.
26. Davis A. M., Glick T. F. Urban ecosystems and island biogeography.—Environ. Conserv., 1978, N 5, p. 299—304.
27. Diamond J. M. Critical areas for maintaining viable populations of species.—In: Breakdown and Restoration Ecosyst. Proc. Conf. Rehabil. Severely Damaged Land and Freshwater Ecosyst. Temper. Zones, Reykjavik, 1976.—New-York—London, 1978, p. 27—37.
28. Dueiser R. D., Brown W. C. Ecological correlates of insular rodent diversity.—Ecology, 1980, vol. 61, N 1, p. 50—56.
29. Fahrig L., Lefkovitch L. P., Merriam H. G. Population stability in a patchy environment.—In: Analysis of Ecological Systems: State-of-the-Art in Ecological Modelling/Ed. W. R. Lauenroth, G. V. Skogerboe and M. Flug. Developments in Environmental Modelling 5.—Amsterdam—Oxford—New-York, 1983.

30. Forman R. T. T., Galli A. E., Leck C. F. Forest size and avian diversity in New Jersey woodlots with some land use implications.—*Oecologia*, 1976, N 26, p. 1—8.
31. Gliwicz J. Rodents on islands: living in a crowd.—*Acta Zool. Fennica*, 1984, N 172, p. 95—98.
32. Gottfried B. M. Small mammal populations in woodlot islands.—*Am. Midl. Nat.*, 1979, N 102, p. 105—112.
33. Hansson L. Spatial dynamics of field voles *Microtus agrestis* in heterogeneous landscapes.—*Oikos*, 1977, vol. 29, p. 539—544.
34. Hansson L. Condition and diet in relation to habitat in bank voles *Clethrionomys glareolus*: population or community approach?—*Oikos*, 1979, vol. 33, N 1, p. 55—63.
35. Holling C. S. The functional respons of predators to prey density and its role in mimicry and population processes.—*Mem. Ent. Soc. Canada*, 1965, N 45, p. 1—60.
36. Krebs C. L., Myers J. H. Population cycles in small mammals.—*Adv. Ecol. Res.*, 1974, N 8, p. 269—399.
37. Lidicker W. Z. Regulation of numbers in an island population of the California vole, a problem in community dynamics.—*Ecol. Monogr.*, 1984, vol. 43, N 3, p. 271—302.
38. Madison D. H. Space use and social structure in meadow voles *Microtus pennsylvanicus*.—*Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1983, vol. 7, p. 65—71.
39. Okubo A. Diffusion and ecological problems: mathematical.—*Berlin*, 1980. 253 p.
40. Price M. V. The role of microhabitat in structuring desert rodent communities.—*Ecology*, 1978, vol. 59, N 5, p. 910—921.
41. Smith A. T. Temporal changes in insular populations of the pika (*Ochotona princeps*).—*Ecology*, 1980, vol. 61, N 1, p. 8—13.
42. Smith A. T., Vrize J. M. Population structure of Everglades rodents: responses to a patchy environment.—*J. Mammal.*, 1979, vol. 60, N 4, p. 778—794.
43. Southwood T. R. E. Habitat, the templet for ecological strategies?—*J. Anim. Ecol.*, 1977, vol. 46, N 2, p. 337—365.
44. Stenseth N. C. Demographic strategies in populations of small rodents.—*Oecologia*, N 33, p. 149—172.
45. Stinson N. Habitat structure and rodent species diversity on north and south-facing slopes in the Colorado lower montane zone.—*Southwest. natur.*, 1978, vol. 23, N 1, p. 77—83.
46. Wiens J. A. Population responses to patchy environments.—*Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1976, N 7, p. 81—120.
47. Wolff J. O. The role of habitat patchiness in the population dynamics of snowshoe hares.—*Ecol. Monogr.*, 1980, vol. 50, N 1, p. 111—130.

VITAL PROBLEMS OF POPULATION MONITORING

**V. N. Bolshakov, O. F. Sadykov, J. E. Benenson,
N. S. Korytin, F. V. Kryazhimsky**

*Institute of Plant and Animal Ecology,
The Urals Research Centre of the USSR Academy of Sciences*

The reported approaches to organizing population monitoring (PM) are based on the account of the spatial structure of animal populations in a heterogenous habitat. A population habitat is presented as a complex mosaic of diverse sites, where animal migra-

tion might take place. It is proposed to describe the impact of anthropogenic factors by a set of net rate values of numbers increase during a certain time interval at the plots of different types; the integral population response depends on their relationships. Spatial models of numbers dynamics of red mouse and traded fox populations show that animal migrations result in unexpected changes in the state of populations under a gradual change in the anthropogenic loading intensity; characteristics of changes might be different at different sites. Spatial PM system is required to get estimates of anthropogenic factor impact on natural complexes.

НАДЕЖНОСТЬ ИНФОРМАЦИИ В ПРОГНОЗАХ СОСТОЯНИЯ БИОСФЕРЫ

B. A. Борисов

*Лаборатория мониторинга природной среды
и климата Госкомгидромета и АН СССР*

За последние три десятилетия опубликовано большое число прогнозов состояния окружающей среды в региональных и глобальных масштабах. Один из самых первых и самых обширных обзоров работ о методах прогнозирования, соотношениях моделирования и прогнозирования был сделан австрийским исследователем Э. Янчем: в аннотированной библиографии его книги [15] более 400 названий. Составлением прогнозов занимаются 200 национальных и международных организаций. Одно время (в начале 1970-х годов) их было даже несколько тысяч [9].

Расширение и интенсификация работ по прогнозированию обусловлены целым рядом причин, среди которых в первую очередь следует назвать:

- беспокойство, вызванное отдельными тенденциями развития негативных явлений (например, загрязнений среды);
- признаки того, что негативные изменения в окружающей человека природной среде могут уже в ближайшем будущем вызвать необходимость проведения серьезных и дорогостоящих социально-экономических мероприятий;
- стремление обеспечить конкурентоспособность производства, связанного с использованием природных ресурсов;
- потребности перспективного средне- и долгосрочного планирования развития отдельных отраслей хозяйства и национальной экономики в целом.

В большинстве случаев прогноз состояния природной среды сводится к сложному прогнозу научно-технического прогресса [13]. Практически нет прогнозов среды, не связанных с прогнозами экономического развития, что лишний раз подчеркивает неразрывность экономики и экологической ситуации: невозможно представить себе экономику без природных ресурсов и вне той природной среды, в которой живет человек — производитель, потребитель и пользователь, а природную среду начала ХХI в. — полностью избавленной от воздействия экономики. По мнению японских специалистов, в ХХI в. зависимость производства от природных условий будет значительно меньше, чем сейчас. Однако роль природной среды в обществе будущего значительно возрастет ([24], цит. по [13]). Обзоры и прогнозы, показывающие связь производства и природной среды, помогают выявить:

- особенности постановки основной задачи прогнозирования;
- требования к исходной информации, на которой строятся прогнозы;
- методологические подходы к прогнозированию;

— предметные, пространственные и временные рамки прогнозирования;

— наиболее существенные выводы прогностической работы.

Прогноз окружающей среды — основанная на данных о прошлом вероятностная информация о будущем, нужная сегодня для того, чтобы лучше рассчитать капиталовложения, другие материальные и трудовые ресурсы для обеспечения дальнейшего развития предприятий, отраслей, общества в целом. Например, в добывающей промышленности и в энергетике признается необходимым и экономически целесообразным рассчитывать ресурсы не менее чем на 30 лет вперед. Из прогнозов развития отдельных отраслей хозяйства создаются прогнозы развития национальной экономики, необходимые руководящим органам для выработки политики и планов развития. В то же время отмечается, что использование крупномасштабных прогнозов для получения прогнозов более мелкого масштаба (например, прогноз ситуации в районе на основе общенационального прогноза) чревато многими опасностями: экономика и экологические ситуации в районе не являются уменьшенной копией экономики и экологических ситуаций страны в целом, в крупномасштабных прогнозах не представляется возможным дать в полном объеме описание всех межрайонных и межотраслевых связей [13].

Опубликованные обзоры и прогнозы позволяют разработать определенную классификацию прогностической работы. Можно выявить два основных типа прогнозирования [13—15]:

I тип — (поисковое, изыскательское, критико-реалистическое, «реактивное» прогнозирование) — разработка оценки будущего состояния среды исходя из информации о современном состоянии; движение мысли от настоящего к будущему;

II тип — (целевое, нормативное прогнозирование) — разработка путей достижения целей, заданных прогнозисту; основывается на тех параметрах, которые заказчик хотел бы видеть в конце прогнозируемого периода; движение мысли от будущего к настоящему.

Во многих обзорах к числу прогнозов отнесены и работы, которые другие исследователи [9] не считают прогнозами в традиционном понимании этого термина. Так, нашумевшие публикации группы Медоуза [23], Месаровича и Пестеля [20] и ряда других — скорее гипотетические ситуации мирового развития. В них, строго говоря, не ставится задача предсказать будущее, а делается попытка определить альтернативы будущего развития. Но именно альтернативность отражает сущность прогностической работы: прогноз должен быть более или менее многовариантным.

Многовариантность в прогностической работе обусловлена прежде всего нехваткой исходной информации, а без нее недостатима желательная степень достоверности информации о будущем. Янч [15] использовал три основные категории утверждений о будущем:

- прогноз — вероятностное утверждение о будущем с относительно высокой степенью достоверности;
- антицифрация — логически сконструированная модель возможного будущего с пока неопределенным уровнем достоверности;
- предсказание — аподиктическое утверждение о будущем, основанное на абсолютной достоверности.

Сходные определения даны и в [13].

Здесь нужно оговорить, что Янч давал свои определения для прогнозирования технологий, а не специально состояния окружающей среды. Когда он подошел к проблемам прогнозирования природной среды, он заметил, что в интегрированной системе, которая охватывает человека и окружающую его среду, «развивается тенденция к динамической неустойчивости, а потому возникает опасность катастрофических отклонений от нормального пути и последующей стабилизации на гораздо более низкой ступени психо-социальной эволюции, на которой, помимо всего, интеграция будет гораздо слабее» ([15], с. 461). Контроль над этой интегрированной системой возможен, по его мнению, с помощью «экологической инженерии». Экология в данном контексте понимается как «вся совокупность связей в жизнеспособной системе» ([15], с. 471).

Как отмечалось многими исследователями, в природных процессах присутствуют три различные составляющие:

- детерминированная (более или менее точно предсказуемая);
- вероятностная (предсказуемая с некоей степенью вероятности);
- случайная (качественно новая, не рассчитанная заранее).

Перенос прошлого опыта в будущее в полной мере возможен в тех случаях, когда имеются многократно проверенные данные об объектах (их размерах, движении), о возмущающих факторах, об однозначных реакциях взаимодействующих объектов и т. д. Таким путем предсказываются сроки наступления солнечных и лунных затмений, приливов и отливов и т. п.

Вероятностная составляющая хорошо иллюстрируется данными учетов нерегулярных (неежегодных) стихийных явлений: землетрясений, извержений вулканов, катастрофических наводнений, засух. Среднее число этих явлений за равные достаточно большие (20 лет) промежутки времени остается более или менее стабильным [17]. Именно поэтому в прогнозах будущего основное внимание уделяется не стихийным явлениям, а действию антропогенных факторов.

Случайное (пока непредсказуемое) лучше всего выявляется *post factum*, при проверке ранее сделанных прогнозов. К сожалению, такие проверки пока редки. Результаты одной из них приведены в [17]. Специалисты ЮНЕП проверили, что оправдалось, а что нет в прогнозах на 1980 г., подготовленных в 1960 г. Оказалось, что не удалось предугадать ни появления таких масштабных факторов воздействия на природу, как кислотные дожди,

ни выполнения кривой роста народонаселения в некоторых странах, ни учащения аварий крупнотоннажных морских танкеров, ни таких реакций живой природы, как вспышки размножения водяного гиацинта или истощение скоплений яиц диких птиц.

Единая, цельная экономико-экологическая картина складывается из нескольких основных блоков: объекты — факторы — реакции — результаты. По ним описываются как современные, так и будущие состояния.

Обычно предполагается, что современный состав объектов хорошо известен. Но информация о них разномасштабна. Значение отдельных объектов в сложных системах зачастую не ясно [6]. В предисловии к обзору «Мировая окружающая среда в 1972—1982 гг.» исполнительный директор Программы ООН по окружающей среде (ЮНЕП) М. Толба писал: «Мы все еще имеем весьма несовершенные представления о состоянии основных компонентов окружающей нас среды и механизмов их взаимодействия» [24].

О факторах известно много меньше, чем об объектах. Значительная часть природных процессов неуправляема человеком. Как отмечал академик Е. К. Федоров, до настоящего времени «человечество в целом ... не имеет механизмов регулирования важнейших аспектов своей деятельности вообще и действий по отношению к окружающей среде в частности» [11]. До сих пор нет единства взглядов на необходимое соотношение природных и антропогенных факторов в расчетах возможных изменений биосферы. Исправданный крен в ту или иную сторону может снизить качество прогноза. Главное же — всесторонней и многократно проверенной информации об антропогенных факторах еще очень мало. Еще меньше информации о реакциях на воздействия факторов на уровне систем объектов.

В прогностической работе масштабную картину глобального будущего приходится создавать из мелкомасштабных расчетных компонентов. Есть частная информация, отдельные предположения и расчеты в отношении отдельных явлений или факторов, но нет уверенности, что из них можно составить цельную картину, которая помогла бы представить характер дальнейшей эволюции имеющихся в настоящее время тенденций, предугадать появление новых факторов и новых тенденций развития, обрисовать новые системы объектов, по возможности выразить их количественно. Но, как известно, даже при прогнозировании, намного лучше обеспеченному исходной информацией, чем прогнозы мировой экологической ситуации, предсказание, например, тенденции изменения погоды значительно надежнее, чем указания, до какого значения попадется или повысится температура. Однако органы, ответственные за принятие решений, часто требуют только одного подхода к прогнозированию, предусматривающего количественное измерение всех факторов и их выражение в единой цифровой величине или в нескольких таких величинах, отражающих достоинство каждого альтернативного направления действия. Такой подход

позволяет этим органам принимать решения путем автоматического выбора альтернативы с наилучшими цифровыми показателями. При этом возникает иллюзия возможности получить сдва ли не законченную картину будущего состояния окружающей среды.

Но основная задача прогностической работы, как подчеркивают многие авторы, состоит не в ответе на вопрос, что случится или может случиться в 2000 или 2030 гг. при продолжении современных тенденций, а в том, как лучше использовать имеющиеся в мире ресурсы для подъема в будущем жизненного уровня человечества, какие крупномасштабные меры нужно предусмотреть для разработки и внедрения улучшенных экологически приемлемых и обоснованных технологий, с помощью которых будут достигаться цели ускоренного экономического развития, повышения эффективности использования природных ресурсов и условий природной среды в интересах человеческого общества [11, 24].

Чем масштабнее задачи прогнозирования, тем шире должна быть информационная база. В связи с проблемой технологического прогнозирования Х. Зигель заметил, что информация стала фундаментальной экономической и технологической субстанцией, сравнимой с энергией и материи и соединяющей такие понятия, как сущность и явление (цит. по [15], с. 116). Но в нынешних классификационных системах отсутствуют категории, ориентированные на будущее.

Специальная рабочая группа по глобальным проблемам окружающей среды, созданная по указанию премьер-министра Японии в 1980 г., вообще пришла к выводу, что «воздействие будущих изменений на мировую окружающую среду и ход этих изменений в будущем остаются еще в значительной мере непредсказуемыми, а возможность синергизма сложных взаимодействий или порочного круга делают проблему все более сложной» [21].

Столь пессимистическую оценку прогностической работы не разделяют те, кто непосредственно занимается разработкой прогнозов. Разработка трудна, но не безнадежна. Определенная уверенность разработчиков прогнозов состояния природной среды основывается на:

— постоянстве действия ряда факторов, в первую очередь природных, но также и антропогенных (академик С. С. Шварц считал, что антропогенные факторы — эти «неизбежные спутники современного общества оказывают и будут оказывать на природу все более сильное воздействие даже при соблюдении всех мыслимых мер предосторожности» [12]);

— надежности данных об основном характере воздействия некоторых предприятий, действующих или находящихся на стадии строительства (если на некотором участке шельфа сейчас возведено несколько нефтедобывающих платформ, то через 15—20 лет хотя бы часть из них будет продолжать давать продукцию; если накоплен запас ископаемого топлива, то он будет постепенно расходоваться);

- инерционности многих явлений;
- растущем понимании значения компенсаторных механизмов в природе и обществе;
- опыте успешного решения ряда серьезных проблем защиты природной среды.

О некоторых из указанных предпосылок надо сказать отдельно.

В подходе к обработке, использованию и подаче имеющейся информации естественна инерционность, консервативность, что является отражением естественной потребности в твердой исходной точке отсчета. Инерционность подхода обусловливается инерционностью действия факторов: если к некоторому времени t среда на большой площади загрязнена неким долгоживущим веществом (например, ДДТ), то к моменту $t + \Delta t$ она останется загрязненной даже в случае прекращения поступления новых порций загрязняющих веществ. Но нужно учитывать и инерцию позитивных факторов. Составители прогноза «Глобал-2000» исходили из тех предположений, что мировое сообщество продолжит усилия по стабилизации народонаселения, охране природных ресурсов и защите природной среды, что будет продолжено совершенствование технологий, не будет резких скачков вроде немедленного широкомасштабного применения ядерного синтеза для производства энергии, не будет крупных нарушений международной торговли и т. п. [19].

Многие мрачные прогнозы, к счастью, не сбываются: почти всегда приводится в действие какой-нибудь компенсаторный механизм:

- природные механизмы гомеостаза в популяциях и экосистемах, саморегулируемые процессы динамики популяций;
- экономический (рыночный) механизм, часто действующий стихийно;
- сознательная реакция общества на непредвиденные изменения среды.

Как правило, вредоносность отдельных наиболее очевидных тенденций осознается сравнительно быстро, и общество принимает определенные меры по уменьшению вреда (например, запрет широкого применения ДДТ).

Одна из главных причин недостаточной надежности современных прогнозов — противоречивость информации. С одной стороны, общепризнано, что природные ресурсы конечны, а с другой — нельзя считать наличный общий объем ресурсов величиной, раз и навсегда данной [4, 11], — надо учитывать как возможность их пополнения за счет открытия новых месторождений, так и заменяемость дефицитных материалов. С одной стороны исходя из возрастающих потребностей людей в продовольствии, уловы рыбы надо увеличивать, а исходя из данных об истощении запасов рыбы — сокращать. Продолжается рост концентрации городского населения, но одновременно и отток населения из крупнейших агломераций в развитых странах. Список таких пар данных можно бы и продолжить.

Другая причина — недоучет информации о *множественности назначений* использования природных ресурсов: один и тот же ресурс необходим разным отраслям хозяйства. Прогноз мировой экологической ситуации или совокупности тенденций антропогенных изменений состояния биосферы может строиться только на комплексной оценке биосферы с возможно полным охватом количественных и качественных характеристик потенциальных последствий хозяйственного воздействия во всех областях биосферы. Для такой оценки необходима самая разносторонняя информация — экономическая, социальная, демографическая, физико-техническая, экологическая, ведомственная, региональная. Причем особо остро ощущается отсутствие банков экологической информации [6]. Экологическое прогнозирование нуждается в сведениях о широком спектре будущих состояний, которые можно было бы проанализировать на оптимальность. Полнота наблюдений, необходимых для прогноза будущего состояния природной среды, до сих пор не совсем ясна для исследователей. Очевидную несостоятельность ранее сделанных прогнозов часто объясняют недочетом отдельных факторов. Так, одна из причин ошибок прогнозов гидробиологического режима новых водохранилищ была следствием игнорирования микробиологической активности водных бактерий [6]. В ряде крупных прогнозов будущего вообще не учитывались (или почти не учитывались) данные о ресурсах живой природы. При знакомстве с опубликованными обзорами состояния и прогнозами природной среды легко заметить, что в них доминируют характеристики атмосферы и гидросфера, прежде всего цифры по загрязнениям; в более поздних прогнозах появляются интересные оценки динамики земельных ресурсов; информация же о ресурсах живой природы эпизодична и фрагментарна.

Указанные выше трудности (в частности, с обеспечением информацией) привели к необходимости сформулировать довольно широкий спектр требований, предъявляемых к работе по долгосрочному планированию и прогнозированию [17]; в такой работе должны быть учтены:

- тесная взаимосвязь между компонентами биосферы (атмосферой, гидросферой, педосферой и т. д.);
- взаимозависимость между окружающей средой и социальными, экономическими и культурными потребностями общества;
- достаточная широта оценок окружающей среды для процесса принятия решений;
- неопределенность и сюрпризы, возможные в перспективе (и исходя из этого невозможность единственных решений);
- необходимость рассматривать подготовку прогнозов и перспективных планов использования природной среды и ресурсов как непрерывный процесс (принимая во внимание постоянное увеличение объема наших знаний), необходимость периодического пересмотра перспектив развития окружающей среды;
- информационные потребности работ по составлению будущих перспективных документов.

Исходя из этих требований определяются и главные направления важнейших разработок для прогнозирования, к которым отнесены:

- установление приоритетов;
- совершенствование систем мониторинга среды;
- методы оценки воздействия на среду;
- анализ риска и выгоды, изучение восприятия проблем среды человеком;
- статистика окружающей среды;
- анализ затрат и эффективности [17].

Как видно из этого перечня, большое внимание уделено вопросам расширения объема получаемой информации. Обширные программы пополнения информации предусматриваются в Советском Союзе [8]. Но конечный результат прогностических расчетов и оценок зависит не только от количества, но и от качества исходных данных. А качество исходных данных (и прежде всего экологической информации) пока не обеспечивается. Отсюда разброс оценок параметров состояния будущего иногда достигает порядка величины.

По оценке Института мировых ресурсов, к 2000 г. площадь тропических лесов может сократиться на 225 млн. га, а по другим оценкам — на 440 и 620—1210 млн. га [19, 25]. Расхождения оценок объясняются как различиями методик расчета, так и различиями в классе точности данных о современном состоянии лесов. Указания на класс точности учетных данных приведены, например, в сводке по каждой стране в монографии «Леса». Из 155 стран, отражаемых в сводке, лишь по семи приведена информация на основе инвентаризации (Австрия, Норвегия, Финляндия, Швейцария, Швеция, Япония и Новая Зеландия) — 1-й класс точности. «Относительно надежные сведения» (2-й класс) даны для 26 стран, включая СССР и 16 европейских государств. США и Канада фигурируют среди 47 стран самого многочисленного 3-го класса точности («Недостаточно надежная информация, частично основана на инвентаризации», ошибка $\pm 20\%$). К 4-му классу («малодостоверные сведения») отнесена 41 страна, к 5-му («практически нет данных, информация приближается к догадкам») — 31 страна [5].

Аналогичную картину можно видеть и в информации о современном состоянии опустынивания. На совещаниях экспертов ФАО и ЮНЕП неоднократно подчеркивалось, что в настоящее время нет точных количественных данных о территориях, подверженных опустыниванию, а вся представленная в различных докладах информация основывается только на общих географических материалах. Нет точных данных и о скорости опустынивания ни в глобальных или региональных масштабах, ни для непосредственно затронутых стран [18].

Наконец, о факторе, который многие западные прогнозисты делали одним из центральных и пугающих, о росте народонаселения. По оценкам экспертов ООН, даже нынешние данные о на-

родонаселении, рождаемости и общей смертности с какой-то степенью достоверности охватывают не более трети населения мира [3]. Из 58 африканских стран переписи были лишь в 36. Но даже переписи (не считая других форм учета населения) пока мало надежны. «Официально считается, что 12 стран имеют искаженные оценки численности населения» [13].

Особенно ощутимо отсутствие достоверной количественной информации об окружающей среде в развивающихся странах Азии, Африки, Латинской Америки. Не всегда сравнима информация о текущем состоянии окружающей среды различных промышленно развитых стран. Даже в пределах одной страны — США — банки данных и модели, используемые в различных министерствах и ведомствах Федерального правительства, часто несопоставимы [19].

В ряде случаев неполнота информации может объясняться не отсутствием соответствующих научных разработок, а засекречиванием данных, что сужает возможности объективно судить о приемлемой степени риска того или иного производства для окружающей среды. В упомянутом докладе ЮНЕП была особо оговорена необходимость проведения специальной работы по обеспечению как защиты людей и природной среды от вредных воздействий производств в настоящем и будущем, так и максимального сокращения возможного коммерческого ущерба от разглашения промышленных тайн [24]. Коммерческой тайной может становиться не только исходная информация, но и наиболее ценные по детализации и методологической обоснованности прогностические модели ([13], с. 156). Есть основания полагать, что в современной международной обстановке, чреватой военными конфликтами, подлинная информация о запасах нефти как об одном из важнейших стратегических ресурсов засекречивается. Такое же засекречивание может быть обусловлено и чисто коммерческими соображениями — попыткой получить больше прибыли от ресурса, который не стал еще, а только может стать дефицитным.

Несмотря на указанные выше недостатки и нехватку имеющейся к настоящему времени информации, ее оказалось достаточно для крупных мазков экологического прогноза на ближайшие 15—20 лет. К числу основных факторов воздействия на окружающую среду в прогнозах отнесены рост народонаселения, использование земель, расходование ресурсов (не в последнюю очередь энергетических).

Ожидается [19], что к 2000 г. население нашей планеты составит 6,35 млрд. чел. (по другим данным, не превысит 6 млрд. чел. [7]). При этом рост (по сравнению с 1970 г.) будет неравномерным: в развитых странах — на четверть, в развивающихся — почти вдвое [1]. Число городов-миллионеров (признаю, что они оказывают наименее мощное воздействие на природную среду) с 1975 по 2000 г. увеличится в развитых странах с 95 до 155, а в развивающихся — с 90 до 284 [24]. На последнюю треть XX в. прогнозировался 4-кратный рост потребления первичной энергии: с 5,8 млрд. т условного топлива в 1966 г. до 24,5 млрд. т в 2000 г.

[2]. Многие опубликованные за рубежом прогнозы сходятся в том, что некоторые виды ископаемого топлива в близком будущем будут исчерпаны. В первую очередь это относится к нефти: при современных темпах ее потребления (около 3 млрд. т в год) общих разведанных извлекаемых запасов (известных на 1 января 1981 г.) хватит только на 30 лет, т. е. до 2010 г., а общих перспективных запасов — почти на 70 лет [24]. Сравнение с информацией о запасах других видов топлива дает основание предполагать возможность перехода к более интенсивному использованию твердого топлива для производства энергии в ближайшем будущем. Разведанные извлекаемые запасы каменного угля (при современных темпах потребления) будут исчерпаны только за 230 лет. Советские энергетики более оптимистичны на этот счет. Так, М. А. Стырикович и А. А. Бесчинский [10] показали, что до 2020 г. доминирующая роль будет сохраняться за органическими видами топлива, но их структура будет претерпевать изменения. Известные на сегодня запасы урана оцениваются в 4 млн. т при стоимости менее 130 долл. США за 1 кг; но уже к 2025 г. его потребуется 9 млн. т, однако полной уверенности в существовании таких рентабельно извлекаемых запасов сейчас нет [24]. Ожидается и увеличение пресса на земельные ресурсы. К 2000 г. в мире произойдет дальнейшее сокращение площади пашни на лушу населения — до 0,25 га (0,4 га в 1975 г.). Суммарные посевные площади к 2000 г. оцениваются от 1,6 до 1,8 млрд. га [19, 24]. При этом в 90 развивающихся странах мира за этот же период площадь пахотных земель может увеличиться с 730 до 935 млн. га [24]. Общая площадь сокрупных лесов планеты к 2000 г. (по сравнению с 1978 г.) может сократиться почти на 17,5 %, то же сокращение в развитых странах (СССР, Европа, Северная Америка, Япония, Австралия и Новая Зеландия) не превысит 0,5 % [19].

Насколько и когда оправдаются все эти прогнозы, покажет уже недалекое будущее. В библиографии Янча содержится прогноз Биркенхеда «Мир в 2030 г.», изданный в 1930 г. [16]. Уже через три с половиной десятка лет (1-е издание книги Янча вышло в 1967 г.) «прогнозы замечательно подтвердились в отношении эксплуатационных характеристик новой техники». Около двух третей прогнозов на 2030 г. были осуществлены к 1960 г. (атомная энергетика, трансатлантические полеты со скоростью 1000 км/ч, цветное телевидение и т. п.). В то же время предсказания ликвидации загрязнения окружающей среды отразили «наивный оптимизм» в отношении решения социальных проблем и «для настоящего времени, вероятно, не представляют интереса» [15].

Рассмотрение большого числа обзоров и прогнозов, в той или иной мере показывающих тенденции изменения биосферы и ее основных компонентов, дает возможность увидеть, что даже при одних и тех же исходных данных (о народонаселении, экономике) различные прогнозы приходят иногда к диаметрально противопо-

ложным выводам [9]. Вместе с тем, в большинстве прогнозов экологической ситуации будущего можно видеть вполне определенную общность, сводящуюся к тому, что:

- экономическое развитие стран мира продолжится;
- народонаселение, по крайней мере до середины будущего века, будет увеличиваться повсеместно (но неравномерно);
- во всем мире станет труднее (и дороже) производить сельскохозяйственную продукцию и продовольствие;
- обострятся проблемы водообеспечения в результате как загрязнения, так и истощения водоисточников;
- сократится прирост потребления энергии, больше будут бречь энергию;
- напряженность состояния окружающей природной среды увеличится, но
- экологической катастрофы в мире не прогнозируется.

Тем не менее характер тенденций изменения отдельных компонентов окружающей среды требует от человека более внимательного отношения к ресурсам биосферы, большего объема информации о них. Необходимо совершенствование методов сбора, обработки и интерпретации исходной информации на местном, региональном и глобальном уровнях. В ряде работ отмечается неразработанность методологии кумулятивной оценки воздействий для целей прогнозирования. Надежность прогнозов окружающей природной среды зависит в первую очередь от качества исходной информации о современном мире, о составляющих его объектах, о действующих на них факторах, о реакциях на воздействия и возмущения, о результатах воздействий и реакций. Поэтому на современном этапе главное в улучшении прогностической работы — максимально возможное пополнение, уточнение, совершенствование имеющейся информации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Араб-Оглы Э. А. Демографические и экологические прогнозы. Критика современных буржуазных концепций.—М.: Статистика, 1978. 319 с.
2. Байнихаузер Х., Шмакке Э. Мир в 2000 году. Свод международных прогнозов.—М.: Прогресс, 1973. 240 с.
3. Бароян О. В. Размышления о путях эпидемиологии. -- В кн.: Будущее науки. Международный сжегодник.—М.: Знание, 1985, вып. 18, с. 37—52.
4. Будущее мировой экономики: Доклад группы экспертов ООН во главе с В. Леонтьевым.—М.: Международные отношения, 1979. 216 с.
5. Букштынов А. Д., Грошев Б. И., Крылов Г. В. Леса (серия «Природа мира»).—М.: Мысль, 1981. 316 с.
6. Геологические и экологические прогнозы/Г. Г. Рященко, Л. М. Мамонтова, Г. П. Панова и др.—Новосибирск: Наука, 1984. 217 с.
7. Демография. Так сколько же нас будет в 2000 году?.. Лит. газета, 5 марта 1986 г., с. 12.
8. Израэль Ю. А. Экология и контроль природной среды. Изд. 2-е, доп. .Л.: Гидрометеиздат, 1984. 560 с.
9. Споры о будущем: Окружающая среда.—М.: Мысль, 1983. 175 с.
10. Стырикович М. А., Бесчинский А. А. Узловые вопросы энергетической ситуации в мире.—В кн.: Современные проблемы энергетики.—М.: Энергоатомиздат, 1984, с. 219—229.

11. Федоров Е. К. О социально-политическом значении проблемы взаимодействия общества и природной среды.— В кн.: Методологические аспекты исследования биосферы.— М.: Наука, 1975, с. 14—46.
12. Шварц С. С. Экологические основы охраны биосферы.— В кн.: Методологические аспекты исследования биосферы.— М.: Наука, 1975, с. 100—112.
13. Экономико-географическое прогнозирование в капиталистических и развивающихся странах.— М.: Мысль, 1978. 392 с.
14. Эйрес Р. Научно-техническое прогнозирование и долгосрочное планирование.— М.: Мир, 1972.
15. Янч Э. Прогнозирование научно-технического прогресса. Изд 2-е, доп.— М.: Прогресс, 1974.— 587 с.
16. Birkenhead, Earl of. The World in 2030 A. D.— London: Hodder and Stoughton, 1930. 215 p.
17. Common Perceptions of Environmental Issues. (UNEP Doc.) No. 81-4959.— Nairobi, 1981. 67 p.
18. FAO/UNEP. Provisional Methodology for Assessment and Mapping of Desertification. Draft.— Rome: FAO, March 1983. 104 p.
19. The Global 2000 Report to the President. Entering the Twenty-First Century. A Report Prepared by the Council on Environmental Quality and the Department of State. The Study in Brief.— Wash., D. C., 1980, p. 6—45.
20. Mesarovic M., Pestel E. Mankind at the Turning Point.— New York, N. Y.: E. P. Dutton, Reader's Digest Press, 1974. 209 p.
21. Quality of the Environment in Japan 1982.— Tokyo: Environm. Agency, Govt of Japan, 1983. 410 p.
22. Twenty First Century Japan. With an Eye to "Natural Planning".— Chubu Research Group. Under the Auspices of the Chubu Region Development Research Center, Inc.— Nagoya, 1971.
23. The Limits to Growth/D. H. Meadows, D. L. Meadows, J. Randers, W. W. Behrens.— N. Y.: Univers Books, 1972. 207 p.
24. The World Environment, 1972—1982. A Report by the United Nations Environment Programme/Holdgate M. W., Kassas M., White G. F. (Eds.).— Dublin: Tycooly Intern. Publ. Ltd., 1982.
25. The World's Tropical Forests. A call for accelerated actions.— Wash., D. C.: World Resources Institute, 1985.

INFORMATION RELIABILITY IN THE BIOSPHERE STATE FORECASTING

V. A. Borissov

*Natural Environment and Climate Monitoring Laboratory,
USSR State Committee for Hydrometeorology and Control
of Natural Environment/USSR Academy of Sciences*

Requirements to information quality for environmental state prediction are discussed. Close links between economic and ecological situations are underlined. Prediction of major trends of many changing parameters of the biosphere is practically possible in spite of ecological data deficiency and defective available information: contradictory, incommensurable, incomplete. One of the most important factors is the game of compensatory mechanisms. General directions of major studies for prediction are indicated. The low quality of ecological information is illustrated by examples of data on forests, deserts, human population. Many published forecasts of the future state of the natural environment have much common in their main conclusions.

ОСОБЕННОСТИ ВРЕМЕННОЙ СТРУКТУРЫ ПЕРИФИТОННЫХ СООБЩЕСТВ В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ

T. P. Горидченко

*Лаборатория мониторинга природной среды
и климата Госкомгидромета и АН СССР*

B. A. Семин

Минвуз СССР

Одним из наименее изученных вопросов воздействия антропогенных факторов на водные экосистемы является вопрос изменения временной структуры экосистемы. Проведенный нами анализ материалов по временной структуре перифитонных сообществ позволил выявить, как это будет показано ниже, ее существенные изменения в условиях антропогенных воздействий различной интенсивности.

Исследования проводили на двух станциях реки, подверженной неравномерному антропогенному воздействию. Станция 1 находилась в верхнем течении реки, где отсутствуют крупные источники загрязнения. В районе отбора проб дно песчано-каменистое, по берегам — заросли макрофитов: *Potamogeton lucens* L., *P. perfoliatus* L., *Phragmites communis* Trin., *Ceratophyllum demersum* L. Скорость течения составляла 0,3—0,5 м/с. Пробы отбирали с крупных камней мелководья на глубинах 0,2—0,4 м. На станции 2, расположенной в центре крупного города ниже впадения загрязненного притока, макрофиты отсутствовали, скорость течения составляла 0,08—0,10 м/с. Отбор проб осуществляли с бетона на глубине не более 0,3 м от поверхности воды.

Сбор материала проводился в течение года ежемесячно, за исключением зимних месяцев, по методам, утвержденным Госкомгидрометом СССР [4, 5]. При обработке результатов наблюдений в работе использовался полуколичественный метод оценки обилия видов, рекомендованный Международной комиссией СЭВ [6]. К доминирующему видам относились те, оценки обилия которых составляли 5—9 баллов, к субдоминантам — виды с оценкой обилия 3 балла [3]. В составе биоценозов перифитона осуществлялась видовая идентификация водорослей, простейших и коловраток. Представители других таксономических групп организмов до вида не определялись, отмечалось лишь их присутствие в пробах.

В основу анализа временной структуры перифитонных сообществ было положено выделение и сопоставление фаланг сообществ, находящихся в условиях антропогенных воздействий различной интенсивности. Фаланги в сообществе циклически сменяют друг друга в течение года и представляют собой элементарные единицы временной структуры сообщества [1, 2].

На станции 1 в марте оброст представлял собой слабый налет из диатомовых водорослей: *Cocconeis pediculus* Ehr., *Gomphonema olivaceum* (Lyngb.) Kütz., *Navicula gracilis* Ehr. Присутствовали единичные экземпляры простейших и коловраток: *Frontonia acuminata* Ehr., *Stentor roeseli* Müll., *Philodina citrina* Ehr., *Cephalodella auriculata* Müll., *Euchlanis dilatata* Ehr.

В апреле видовой состав перифитона существенно изменился по сравнению с марта: произошло образование новой фаланги, характерной особенностью которой являлось мощное доминирование представителя диатомовых водорослей — *Gomphonema olivaceum*, покрывавшего подводные предметы сплошным налетом. Кроме этого основного доминанта, в руководящей группе видов отмечались *Navicula gracilis*, *N. cryptocephala* var. *intermedia* Grün., *Melosira varians*. Возросло видовое разнообразие простейших. В число руководящих видов они не входили, к субдоминантам относился лишь вид *Stokesia vernalis* (Vana) Wenrich. В видовом составе коловраток изменений не произошло.

В мае состав оброста вновь изменился, и это изменение позволяет говорить об образовании новой фаланги. Роль основного доминанта перешла к представителю нитчатых зеленых водорослей — *Cladophora glomerata* (L.) Kütz.; к доминирующей группе относились также *Diatoma vulgare* Bory, *Melosira varians*, *Nitzschia acicularis* W. Sm., *Navicula gracilis*, *Navicula cryptocephala* var. *intermedia*. Из простейших в качестве постоянных компонентов отмечались *Stentor roeseli*, *Aspidisca costata* Duj., из коловраток — *Pleurotrocha petromyzon* Ehr., *Colurella colurus* Ehr.

В июне, несмотря на то что основным видом — эдификатором перифитона по-прежнему являлась *Cladophora glomerata*, представляется возможным говорить о появлении новой фаланги. Это обусловлено изменением в составе руководящего комплекса: на нитях *Cladophora glomerata* появились клетки диатомовой водоросли *Cocconeis pediculus*; обильно были представлены также *Navicula gracilis*, *N. cryptocephala* var. *intermedia*. В состав субдоминантов входили: *Ulothrix zonata* Kütz., *Gomphonema olivaceum*, *Nitzschia dissipata*. Простейшие были представлены разнообразно, но немногочисленно. К субдоминантам относились *Stylonychia mytilus* Ehr., *Vorticella campanula* Ehr., *Euploea patella*. Представители коловраток *Euchlanis dilatata*, *Rhizodina citrina* входили в состав доминирующего комплекса.

В июле доминирующий комплекс остался неизменным по сравнению с июнем. В его состав по-прежнему входили *Cladophora glomerata*, *Cocconeis pediculus*, *Navicula gracilis*, *N. cryptocephala* v. *intermedia*. В качестве субдоминантов выступали *Diatoma vulgare*, *Nitzschia sigmaidea*, *Achnanthes lanceolata* (Breb.) Grün., *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Breb., *Sc. acuminatus* var. *biserratus* (Turp.) Breb. Простейшие и коловратки отличались значительным видовым разнообразием, но в число доминантов не входили. К субдоминантам принадлежали *Oxytricha pelionella* Mull., *Brachionus quadridentatus brevispinus* Ehr., *Euchlanis dilatata*.

В августе состав основных доминантов был идентичен июльскому: *Cladophora glomerata*, *Cocconeis pediculus*, *Navicula gracilis*, *N. cryptocephala* v. *intermedia*. К ним присоединились виды *Achnanthes lanceolata*, *Closterium moniliferum* (Борг) Ehr. В составе простейших наиболее частыми компонентами являлись *Stylonychia mytilus*, *Euploea patella*; а в составе коловраток — *Cephalodella gracilis* Ehr., *C. gibba* Ehr., *C. auriculata* Müll., *Euchlanis dilatata* Ehr., *Brachionus quadridentatus cluniorbicularis* Skorikov.

В сентябре существенных изменений в составе перифитона не отмечалось. Руководящий комплекс по-прежнему составляли виды *Cladophora glomerata*, *Cocconeis pediculus*, *Navicula gracilis*, *N. cryptocephala* var. *intermedia*. К доминирующим видам присоединился представитель цианобактерий — *Lyngbya aerugineo-coerulea* Gom. В число субдоминантов входили: *Stigeoclonium tenue* Kütz., *Nitzschia sigmaidea*, *Melosira varians*, *Navicula exigua* (Greg.) Müll. Простейшие и коловратки были представлены разнообразно, однако массового развития не достигали. К субдоминантам относились *Stentor roeseli*, *Cephalodella auriculata*.

В октябре в составе обрастаний произошли изменения, позволяющие установить появление новой фаланги. Видовое разнообразие всех групп организмов было чрезвычайно высоким (более 60 видов водорослей, 30 видов простейших и 20 видов коловраток в пробе). Основные доминанты летней фаланги — *Cladophora glomerata*, *Cocconeis pediculus*, *Navicula gracilis*, *N. cryptocephala* v. *intermedia* остались неизменными, однако их оценки обилия существенно снизились. Мощными доминантами новой фаланги являлись *Diatoma vulgare*, *Synedra ulna* (Nitzsch.) Ehr., *Melosira varians*. Простейшие впервые за время наблюдений вошли в руководящий комплекс; это виды *Stentor roeseli*, *Frontonia acuminata*. Также появились в руководящем комплексе представители коловраток *Proales theodora* Gossé, *Oxytricha pelionella*.

В ноябре в составе обрастаний не отмечено существенных изменений. К руководящему комплексу прибавился представитель цианобактерий — *Aphanizomenon flos-aquae* L. (Ralfs.). Остальные доминанты, как водоросли, так простейшие и коловратки, остались неизменными.

Таким образом, анализ временной структуры перифитона на станции 1 позволил установить, что в весенний период (март—май) в обрастаниях отмечалась быстрая смена фаланг (не реже чем ежемесячная). В летний период варьирования видового и группового состава практически не наблюдалось: перифитон в течение всех трех летних месяцев и в сентябре был представлен одной фалангой, характеризующейся доминированием одних и тех же видов. В октябре образовалась новая фаланга, которая осталась неизменной и в ноябре. Следовательно, всего за период вегетационного развития в перифитоне станции 1 наблюдалось пять фаланг, имеющих разную протяженность во времени.

На станции 2 в марте перифитон практически отсутствовал, отмечались лишь единичные экземпляры диатомовых водорослей:

Diatoma vulgare, *Synedra ulna*, *Gomphonema olivaceum*. Представители других групп организмов обнаружены не были. В апреле оброст был развит еще довольно слабо, основной фон апрельской фаланги составляла нитчатая зеленая водоросль *Ulothrix zonata*. Единичными экземплярами были представлены диатомовые *Diatoma vulgare*, *Synedra ulna*, *Navicula viridula*, *Melosira varians*. Из других групп организмов отмечены лишь отдельные представители простейших: *Phascolodon vorticella* Stein, *Vorticella convallaria*.

В мае наблюдалось образование новой фаланги, в которой основными доминантами являлись нитчатая зеленая водоросль *Ulothrix zonata* и диатомовая водоросль *Synedra ulna*, кроме того, к доминирующему комплексу относились *Navicula viridula*, *Diatoma vulgare*, а также представитель простейших *Vorticella convallaria*. К субдоминантам принадлежали водоросли *Gomphonema olivaceum*, *Asterionella formosa* Hass., *Synedra vaucheria* Kütz.; представитель бактерий — *Sphaerotilus natans* Kütz., простейших — *Carchesium polypinum* Linné, *Microtorax pusillus* Engelm. Коловратки отмечались в составе оброста единично.

В начале июня смены фаланг в обрастаниях не наблюдалось. Возросло лишь разнообразие коловраток: наиболее частыми компонентами являлись *Pleurotrocha petromyzon*, *Philodina citrina*, *Rotaria rotatoria*. В конце июня в доминирующем комплексе появились, помимо характерных для мая и начала июня, диатомовые водоросли *Nitzschia filiformis* (W. Sm.) Hust., *Cymbella prostrata* Berk. Cl., *Gomphonema parvulum* (Kütz.), *Synedra vaucheria*, *Nitzschia palea* Kütz., а также простейшие *Carchesium polypinum*, *Epistylis plicatilis* Ehr. В состав субдоминантов входили водоросли *Oedogonium* sp., *Melosira varians*, *Gomphonema olivaceum*, *Navicula mutica* Kütz., *N. mutica* var. *Cohnii* (Hilse) Grun., *N. cryptcephala* и другие; представитель простейших — *Stokesia vernalis* и коловраток — *Rotaria rotatoria*. Однако произошедшие изменения еще не дают основания для выделения новой фаланги.

В июльской фаланге основным доминантом являлась *Diatoma vulgare*. Кроме этого вида в руководящий комплекс входил представитель водорослей — *Nitzschia filiformis*, простейших — *Carchesium polypinum*, *Vorticella convallaria*, коловраток *Rotaria rotatoria*. К субдоминантам относились водоросли *Cymbella prostrata*, *Synedra vaucheria*, *S. ulna*, простейшие *Paramecium caudatum* (O. F. Müll.), *Epistylis plicatilis*.

В августе видовой состав оброста был сходен с таковым в июле, хотя отмечались некоторые изменения. К доминирующему комплексу, помимо *Diatoma vulgare* и *Nitzschia filiformis*, относились *Cymbella prostrata*, *Navicula mutica*, *Vaucheria* sp.; в составе простейших произошла замена доминантов: вместо *Carchesium polypinum* доминировал *Epistylis plicatilis* по-прежнему доминировала *Vorticella convallaria*. Из коловраток в руководящий комплекс входила *Philodina citrina*. Выявленные различия видового состава перифитона свидетельствуют о начале формирования

новой фаланги, однако еще недостаточны, чтобы выделить августовскую фалангу.

Сентябрьская фаланга характеризовалась доминированием зеленых нитчатых водорослей *Vaucheria* sp., *Oedogonium* sp. К руководящему комплексу по-прежнему относились *Diatoma vulgare* и *Nitzschia filiformis*. В руководящий комплекс вошел также представитель бактерий *Sphaerotilus natans*. Из простейших к доминантам относились *Epistylis plicatilis*, *Vorticella convallaria*. Коловратки входили только в число субдоминантов: *Rotaria neptunia* Ehr., *Pleurotrocha petromyzon*.

В октябре доминирующий комплекс в основном сохранил черты, характерные для сентября. Кроме сентябрьских видов-доминантов в него входили *Synedra ulna* и *Synedra vaucheria*. Из простейших доминировали *Carchesium polypinum*, *Epistylis plicatilis*, *Vorticella convallaria*. Коловратки были представлены разнообразно, но не входили в число доминантов, к субдоминантам относились *Dicranophorus grandis*, *Rotaria rotatoria*, *Pleurotrocha petromyzon*.

В ноябре состав доминирующего комплекса был в целом идентичен таковому в октябре, однако виды *Diatoma vulgare* и *Synedra ulna* вошли в число субдоминантов. К субдоминантам относились также водоросли *Navicula mutica*, *Cymbella ventricosa*, простейшие *Oxytricha pelionella*, *Zoothamnium arbuscula* Ehr., коловратки *Rotaria neptunia*, *R. rotatoria*, *Proales theodora*.

Анализ временной структуры перифитона на станции 2 позволил выделить, так же как на станции 1, пять фаланг разной длительности. Однако длительность и соотношение фаланг с месяцами года отличалась от такового на станции 1. В весенний период отмечено три фаланги (в марте, апреле и мае—июне). На станции 1 июньский перифитон входил в летнюю фалангу. Летняя фаланга на станции 2 вдвое короче, чем на станции 1, и включает лишь июль и август. Последняя фаланга включала сентябрь, октябрь и ноябрь.

Таким образом, проведенные исследования показали, что под воздействием антропогенного фактора происходят существенные изменения временной структуры перифитонных сообществ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абакумов В. А. Система гидробиологического контроля качества природных вод в СССР.— В кн.: Актуальные проблемы охраны окружающей природной среды в Советском Союзе и Федеративной Республике Германия. Научный симпозиум, ФРГ, 9—14 ноября 1981 г., Мюнхен. Мюнхен, 1984, с. 491—508.
2. Абакумов В. А. Закономерности изменения водных биоценозов под воздействием антропогенных факторов.— В кн.: Комплексный глобальный мониторинг мирового океана. Труды I Международного симпозиума. СССР, Таллин, 2—10 октября 1983 г. Л.: Гидрометеоиздат, 1985, с. 273—283.
3. Горидченко Т. П. Опыт применения перифитона для оценки качества речных вод.— В кн.: Контроль качества понерхностных вод по гидробиологическим показателям. Л.: Гидрометеоиздат, 1981, с. 194—200.

4. Горидченко Т. П. Методы изучения перифитона.— В кн.: Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. Л.: Гидрометеоиздат, 1983, с. 39—50.
5. Семин В. А., Хромов В. М. Методы определения первичной продукции органического вещества.— В кн.: Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. Л.; Гидрометеоиздат, 1983, с. 88—112.
6. Унифицированные методы исследования качества вод. Ч. III.— М.: Изд-во СЭВ, 1975, с. 54—69.

PECULIARITIES OF THE TEMPORAL STRUCTURE OF PERIPHERY COMMUNITIES UNDER MAN-MADE IMPACTS

T. P. Goridchenko

*Natural Environment and Climate Monitoring Laboratory,
USSR State Committee for Hydrometeorology and Control
of Natural Environment/USSR Academy of Sciences*

V. A. Semin

USSR Higher Education Ministry

Investigations of periphytic communities have revealed significant changes in their temporal structure, which depend on the intensity of man-made impacts.

ОПЫТ ПРИМЕНЕНИЯ ПЕРИОДИЧЕСКОГО КУЛЬТИВИРОВАНИЯ ВОДОРОСЛЕЙ ДЛЯ ОБНАРУЖЕНИЯ ЭФФЕКТОВ НИЗКИХ КОНЦЕНТРАЦИЙ КАДМИЯ

T. B. Замараева, A. A. Рудкова

*Лаборатория мониторинга природной среды
и климата Госкомгидромета и АН СССР*

Изучению действия высоких токсических концентраций кадмия на рост пресноводных водорослей посвящено достаточно много работ [3—5]. Эффекты низких, близких к фоновым, концентраций кадмия на фоне естественных колебаний в биологических системах экспериментально обнаружить трудно.

Основываясь на предположении, что реакция организма на неблагоприятный фактор может проявляться более резко в не-оптимальных для организма условиях, в настоящей работе для выявления влияния малых доз Cd культивирование водорослей проводилось в закисленной среде. Предварительными опытами было показано, что минимальная кислотность, при которой еще происходит рост культуры, равняется 4. В связи с этим данная кислотность культуральной среды была выбрана нами в качестве исходной. Кроме того, была предпринята попытка усилить эффект дальнейшим пересевом клеток на свежую среду, содержащую ту же концентрации кадмия.

Опыты были выполнены на альгологически и бактериально чистой культуре одноклеточной зеленой водоросли *Chlorella C-9*, полученной из коллекции Института физиологии растений АН СССР.

Вся стеклянная посуда, используемая в эксперименте, после кипячения в детергенте обрабатывалась 10 %-ным HNO_3 и затем многократно споласкивалась дистиллированной водой.

Исходная культура водорослей поддерживалась в логарифмической фазе роста еженедельным пересевом на 5 %-ную среду Тамия ($\text{pH}-6,0$). Состав среды в мг/л: KNO_3 — 250; $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 125; KH_2PO_4 — 62,5; $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0,15; микроэлементы по Арпону — 50 мкг/л. Культуру клеток выращивали на люминостате при постоянном освещении белыми люминесцентными лампами (освещенность около 3000 люкс) при температуре $26 \pm 2^\circ\text{C}$.

Культуральные среды и раствор Cd приготавливали на бидистиллированной воде, полученной в боросиликатном стекле, с последующей фильтрацией через мембранные фильтры Сынфор с диаметром пор 0,4 мкм для удаления нерастворившихся частиц. Стерилизацию осуществляли стандартной процедурой автоклавирования.

Опыты по изучению скорости роста водорослей периодическим культивированием в контрольных условиях и в присутствии различных концентраций Cd проводили в 50 мл стерильной среды Тамия ($\text{pH}-4,0$) в колбах Эрленмейера, закрытых ватно-марле-

выми пробками, в том же температурном режиме и освещении, что и исходная культура водорослей. Предварительные опыты показали увеличение рН среды после автоклавирования в пределах 0,1 ед.

В течение всего опыта культуры водорослей ежедневно интенсивно перемешивали для предупреждения прикрепления к стеклу.

Исходная плотность клеток в опытах была $4,6 \cdot 10^4$ кл/мл. Для подсчета количества клеток из тщательно перемешанных культуральных колб в стерильных условиях отбирали по две аликвоты. Число клеток определяли с помощью электронного счетчика клеток Coulter Counter.

В табл. 1. приведены показатели роста культур (натуральные логарифмы) в контроле и с добавлением 10 мкг Cd/л и 50 мкг Cd/л.

Измерения плотности в начальный момент времени и в последующие дни эксперимента проводились всегда в определенное время суток. Измеренные показатели плотности, как правило, убывают с возрастанием концентрации Cd.

Таблица 1

Рост культур водорослей в различных условиях опыта (в $\ln N$, где N — число клеток в 1 мл).

Условия опыта	Сутки			
	1	2	3	4
Контроль	11,959 12,259 12,277 11,928 12,186 <hr/> 12,122	12,773 12,859 12,774 12,810 12,809 <hr/> 12,805	13,657 14,305 13,665 13,562 13,672 <hr/> 13,772	13,166 14,663 14,041 13,973 14,027 <hr/> 13,974
10 мкг Cd/л	11,718 12,018 11,924 11,765 — <hr/> 11,856	12,773 12,587 12,527 12,378 12,556 <hr/> 12,564	13,332 13,310 13,195 13,133 13,425 <hr/> 13,279	13,716 13,703 13,641 13,554 13,851 <hr/> 13,693
50 мкг Cd/л	11,440 11,821 11,630 11,577 — <hr/> 11,617	12,709 12,520 12,453 12,588 12,547 <hr/> 12,563	13,384 13,197 13,314 12,124 13,078 <hr/> 13,019	13,830 13,572 13,750 13,526 13,497 <hr/> 13,635

¹ Приведены данные по пяти параллельным опытам и их средние (полужирные цифры).

Можно предположить, что отмеченные различия в показателях плотности объясняются случайными причинами, в том числе ошибками измерений. Однако статистическая обработка результатов с использованием критерия Вилкоксона [1] показала с достоверностью $>95\%$ различия между плотностью клеток на 4-е сутки эксперимента в контроле и в опытах с добавками 10 и 50 мкг Cd/l, а также между этими же показателями в опытах с добавками 10 и 50 мкг Cd/l.

Высокая достоверность полученных различий позволяет достаточно уверенно отвергнуть гипотезу о случайном происхождении различий, обнаруженных в ходе роста культур. Таким образом, указанные отличия — эффект добавок Cd в среду.

С целью повышения надежности обнаружения различий в ходе роста культур в средах с добавками 10 и 50 мкг Cd/l мы производили выращивание культур в описанном выше эксперименте еще в двух колбах (по одной при каждом уровне Cd). На 7-е сутки были произведены измерения, а затем пересев на свежую среду и выращивание в тех условиях еще в течение 7 сут. Опыт проводился в пяти повторностях. В табл. 2 приведены результаты этих опытов, причем ко всем значениям, полученным после 7-х суток, прибавлен натуральный логарифм степени разбавления при пересеве.

Таблица 2

Ход роста культуры *Chlorella C-9* в присутствии 10 и 50 мкг Cd/l в опыте с пересевом клеток на 7-е сутки (в $\ln N$, где N — число клеток в 1 мл).

Условия опыта	Сутки				
	Засев	7	9	13	14
10 мкг Cd/l	10,73	14,186	15,822	18,309	18,360
			16,009	18,122	18,339
			16,436	18,560	19,036
			16,458	18,299	18,644
			16,426	18,093	18,258
			<u>16,230</u>	<u>18,277</u>	<u>18,527</u>
50 мкг Cd/l	10,73	14,026	15,870	17,900	18,172
			15,204	17,909	—
			14,895	17,829	17,919
			14,729	17,696	17,910
			15,883	17,965	18,074
			<u>15,316</u>	<u>17,860</u>	<u>18,018</u>

Примечание. Полужирные цифры — средние значения.

Различия между плотностями клеток в культурах с различными концентрациями Cd и в этом случае оказались достоверны (достоверность $>95\%$ по критерию Вилкоксона).

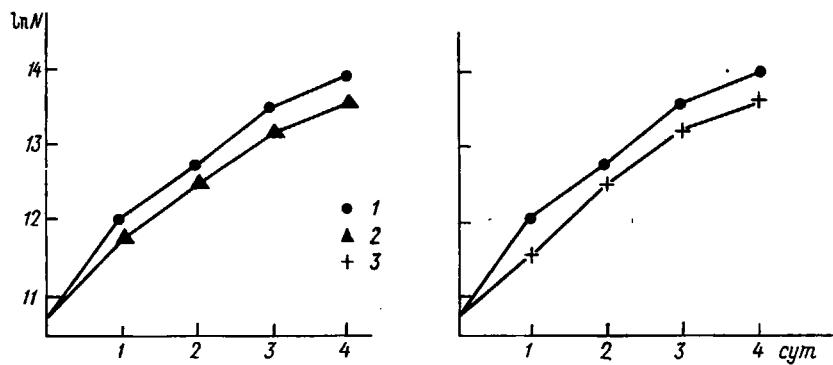


Рис. 1. Рост плотности культуры водорослей.

1 — контрольная, 2 — культура с добавлением 10 мкг Cd/l, 3 — с добавлением 50 мкг Cd/l.

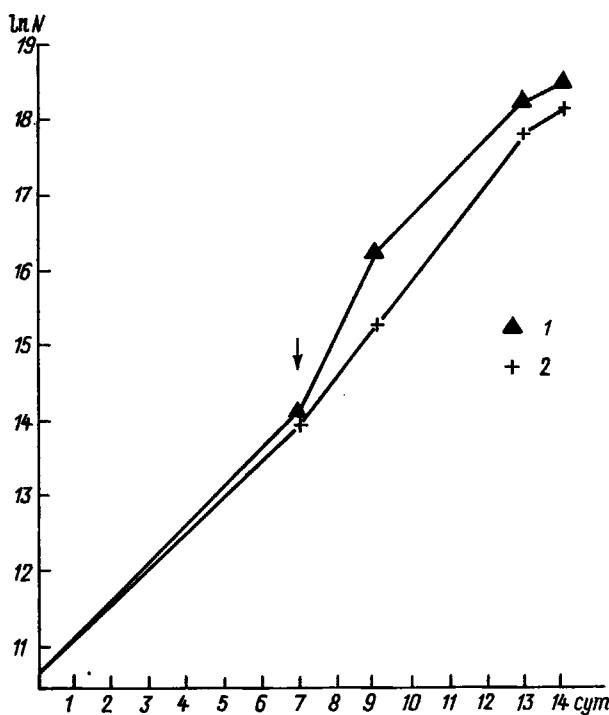


Рис. 2. Изменения плотности культуры водорослей в опыте с пересевом на свежую среду.

1 — культура с добавлением 10 мкг Cd/l, 2 — с добавлением 50 мкг Cd/l; стрелка указывает на день пересева; данные 7-х суток представлены одной повторностью, остальные — средние из 5 повторностей.

Результаты опытов, представленных в табл. 1 и 2, проиллюстрированы на рис. 1 и 2.

В заключение отметим, что, хотя предложенный экспериментальный прием культивирования в экстремальных условиях с дополнительным пересевом на свежую среду и дал положительные результаты, разрабатывающую способность такого рода методов можно принципиально улучшить с помощью стабилизации условий культивирования, в частности по показателю pH. Для проведения такого рода массовых высокоточных систематических экологических экспериментов по соответствующему разделу программы мониторинга [2] необходимо создание автоматизированных комплексов рабочая камера—датчик—ЭВМ—блок поддержания условий среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ван дер Варден Б. Л. Математическая статистика.—М.: Изд-во иностр. лит., 1960. 434 с.
2. Теоретические и прикладные аспекты фонового экологического мониторинга состояния биоты/Ю. А. Израэль, Л. М. Филиппова, Г. Э. Инсаров и др.—В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1980, т. 3, с. 7—23.
3. De Filippis L. F., Hartmann R., Zinggler H. The effect of zinc, cadmium and mercury on *Euglena*. I. Growth and pigment.—Pflanzenphysiol., 1981, vol. 101, p. 37—47.
4. Geisweid H. J., Urbach W. Sorption of cadmium by the green microalgae *Chlorella vulgaris*, *Fenestratedesmus braunii* and *Eremosphaera viridis*.—Pflanzenphysiol., 1983, vol. 109, p. 127—141.
5. Hart B. A., Scaife B. D. Toxicity and bioaccumulation of cadmium in *Chlorella pyrenoidosa*.—Environ. Res., 1977, vol. 14, p. 401—413.

THE EXPERIENCE OF APPLYING PERIODIC ALGAE CULTIVATION TO DETECTING BIOLOGICAL EFFECTS OF LOW CADMIUM CONCENTRATIONS

T. V. Zamarayeva, A. A. Rudkova

*Natural Environment and Climate Monitoring Laboratory,
USSR State Committee for Hydrometeorology and Control
of Natural Environment/USSR Academy of Sciences*

The paper presents a reliable evidence of the inhibition effect of low cadmium concentrations (10 and 50 $\mu\text{g/l}$) on the growth of unicellular green algae chlorella under acidic conditions ($\text{pH}=4$). Extension of cultivation by way of cell reseeding into a fresh medium of the same composition has enabled to expand distinctions in the species growth exposed to different concentrations of cadmium.

АНАЛИЗ РОСТА ЛИШАЙНИКОВ

И. Д. Инсарова

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

Г. Э. Инсаров

*Лаборатория мониторинга природной среды
и климата Госкомгидромета и АН СССР*

В последнее время усилился интерес специалистов по прикладной экологии к лишайникам. Это вызвано все возрастающим антропогенным загрязнением природных сред, в частности атмосферы, с одной стороны, и чувствительностью лишайников к этому процессу — с другой.

Значительное число работ этого направления посвящено использованию лишайников (преимущественно эпифитов) для определения уровня загрязнения природных сред — работы лихеноиндикационного направления [11, 15, 16]. Это направление развивается весьма успешно, особенно при определении уровней загрязнения атмосферы вблизи источников выбросов, и предоставляемые им возможности используются наряду с инструментальными методами определения концентраций в атмосфере таких загрязняющих веществ, как, например, двуокись серы. Следует подчеркнуть, что в этих работах лишайники выступают лишь как живой прибор для измерения уровней загрязнения атмосферы, однако при разработке этих методов был получен богатый материал по экологии, географии, систематике лишайников, их морфологии, физиологии и биохимии, относительной чувствительности этих организмов к различным атмосферным загрязнителям.

В связи с тем, что становятся все более и более актуальными проблемы, связанные с фоновым (региональным и глобальным) загрязнением атмосферы, появился интерес к лишайникам как к объекту фонового экологического мониторинга [9, 10, 12]. В отличие от работ по лихеноиндикации, для этого направления лишайники являются центральным объектом — ставятся задачи наблюдения, оценки и прогноза состояния лишайников, испытывающих фоновое антропогенное загрязнение атмосферы [8, 10]. К настоящему времени предложено обоснование выбора эпифитных лишайников в качестве приоритетного объекта фонового экологического мониторинга биоты суши, разработана специальная методика их количественного изучения в природных условиях [4, 5], проведена апробация этой методики в ряде географических зон (библиографию см. в [4, 7]), предложено программно-алгоритмическое обеспечение обработки собираемой лихенометрической информации [12, 14] для целей фонового экологического мониторинга, намечены, подходы к прогнозированию состояния лишайников-эпифитов.

Дальнейшее развитие работ потребовало изучить рост лишайников в естественных условиях. Эти данные необходимы для

построения и верификации математических прогностических моделей лишайников [6], они могут быть использованы также при выделении антропогенных трендов их состояния [12].

Настоящая работа посвящена обобщению и анализу имеющейся в литературе информации о росте лишайников.

Лишайники—организмы, рост которых происходит с очень низкой скоростью: увеличение линейных размеров варьирует от долей миллиметра до нескольких миллиметров в год. Это усложняет работу специалистов различных направлений, имеющих дело с лишайниками, в частности тех, кто ставит своей целью изучение скорости роста одного или нескольких видов лишайников. В самом деле определение таких незначительных изменений размеров за большой период времени методически сложно и требует от экспериментов большой точности и скрупулезности. В настоящее время скорость роста чаще всего определяют, фотографируя слоевище в разное время из одной и той же точки пространства. На фотографии измеряют линейный размер лишайника и фиксируют его увеличение или увеличение площади слоевища.

В табл. 1 собраны данные различных авторов, измерявших скорость роста лишайников. При составлении этой таблицы мы попытались привести к некоторому единобразию по-разному выраженные и представленные в литературе данные. Эти данные сгруппированы нами в определенные блоки по ростовым формам и видам; в таблице, как правило, содержится информация о том, на каком субстрате росли измеренные образцы, о месте, датах и продолжительности опыта, о средних исходных размерах слоевищ (диаметре или площади), о количестве слоевищ в эксперименте.

К сожалению, авторы (за редким исключением) не указывают уровни загрязнения атмосферы в местах измерений размеров слоевищ лишайников, однако во многих случаях эту информацию можно получить в случае необходимости, используя знание места и дат опытов. Для всех видов лишайников, представленных в табл. 1, приводится вычисленная авторами соответствующей работы или нами средняя скорость роста и там, где это оказалось возможным сделать, вычисленное нами среднее квадратическое отклонение. При этом там, где средняя скорость роста вычислялась авторами, в табл. 1 приводится то количество десятичных знаков, которое содержится в оригинальной работе. Вычисленные нами значения средней скорости роста и среднего квадратического отклонения приведены с тем же числом десятичных знаков, что и исходные данные.

Большинство авторов выражает скорость роста в линейных единицах — мм/мес, мм/год, мм/1,5 года и т. д.; в табл. 1 — мы линейную скорость роста перевели в мм/год. Иногда прирост выражают в единицах площади поверхности слоевища [35]; определяют также и относительную скорость роста (ОСР) [17, 18, 34]. В двух работах [18, 34] для трех видов лишайников вычислена как линейная скорость роста, так и ОСР (виды 4,5, 6,3 и 41). Понятие ОСР широко используется при описании роста со-

судистых растений и водорослей, в случае лишайников оно имеет тот же смысл и вычисляется по формуле

$$OCP = \frac{\lg A_2 - \lg A_1}{t_2 - t_1},$$

где A_1 и A_2 — площади слоевища в начале измерения (момент времени t_1) и в конце измерения (момент времени t_2) соответственно.

Для водорослей и сосудистых растений OCP вычисляется по той же формуле, только в случае водорослей под A_1 и A_2 обычно понимается число клеток или биомасса, а в случае сосудистых растений — биомасса. Однако при расчете скорости роста листьев используют эту формулу, понимая под A_1 и A_2 площади листьев в начальный и конечный моменты времени. Часто величину, получаемую для листьев сосудистых растений по этой формуле, называют листовым индексом. Таким образом, понятие OCP для лишайников сходно по смыслу с понятием листового индекса.

В работе [18] OCP определяли следующим способом: в начальный момент времени t_1 измеряли с помощью планиметра площадь слоевища и, предполагая, что поверхность слоевища — круг, вычисляли начальный радиус r_1 ; в момент времени t_2 определяли радиус r_2 , равный r_1 плюс среднее значение радиального прироста лопастей. Величину r_2 использовали для расчета площади слоевища A_2 .

В книге [27] Хейл определяет три фазы роста лишайников на примере листоватых форм: первая фаза — прелинейный рост, вторая — линейный и третья — постлинейный. Во время первой фазы радиальная скорость роста изменяется во времени экспоненциально — по такому закону растут слоевища, диаметр которых не превышает 1—1.2 см. Вторая фаза характеризуется постоянным увеличением радиуса (слоевища от 1 до 12 см диаметром). Особенностью третьей фазы является некоторое снижение скорости роста. Исследования [18] подтверждают наличие первых двух фаз роста и опровергают снижение роста в ходе третьей фазы, начало которой считается совпадающим с началом фрагментации слоевища. Нам представляется целесообразным выделение третьей фазы роста, характеризуемой снижением прироста; вполне возможно, что она наступает на более поздней фазе развития слоевища.

Учитывая разные темпы роста молодых и старых слоевищ, в работах [18, 26, 29] их скорость роста определена раздельно. Ювенильные слоевища характеризуются более низкой абсолютной скоростью роста, чем взрослые (см. табл. 1). Мы предположили, что OCP у ювенильных слоевищ должна быть выше, чем у взрослых. К сожалению, нигде в доступной нам литературе не приводятся параллельно данные по определению абсолютной и относительной скорости ювенильных и взрослых слоевищ. Наше предположение косвенным образом подтверждается данными И. Ридзака [35]. Для 13 видов лишайников определен прирост

Скорость роста

Номер	Вид лишайника	Ростовая форма (см. примечание)	Субстрат	Место исследования	Дата исследования, года	Продолжительность измерений, число лет
1.1	<i>Parmelia caperata</i> (L.) Ach.	л	Дуб белый, дуб бархатный	Лонг-Айленд, Нью-Йорк, США	—	3
1.2	То же	л	Дуб красный, дуб бархатный, дуб малый, кария сердцевидная, клен сахарный	Юго-восток Огайо, США	1973— 1974	1
1.3	»	л	То же	То же	1974— 1975	1
1.4	»	л	”	”	1975— 1976	1
1.5	<i>P. caperata</i>	л	Граб обыкновенный	Беловежский национальный парк, ПНР	1957— 1960	3
2.1	<i>P. sulcata</i> Tayl. in Mach.	л	Дуб белый, дуб бархатный	Лонг-Айленд, Нью-Йорк, США	—	3
2.2	<i>P. sulcata</i>	л	Ясень высокий	—	—	—
3.1	<i>P. saxatilis</i> (L.) Ach	л	Дуб белый, дуб бархатный	Лонг-Айленд, Нью-Йорк, США	—	3
3.2	То же	л	Куски гранита	Финляндия	1961— 1964	3

Таблица 1

лишайников

Средний исходный размер слоевища	Абсолютная средняя скорость роста				Количество слоевищ в эксперименте	Примечание	Источник
	Диаметр, мм	Площадь, мм^2	диаметра слоевища, $\text{мм}/\text{год}$	площади слоевища, $\text{мм}^2/\text{год}$			
—	—	1,78	—	—	5	Взяты данные по разновозрастным слоевищам и усреднены	[24]
57	—	4,28	—	—	8	Приводимая величина есть средняя по 4 сезонам. Данные по каждому слоевищу не приводятся. Рассматриваются слоевища диаметром 22–92 мм	[38]
57	—	3,45	—	—	20	См. примечание к виду 1.2	[38]
57	—	4,30	—	—	33	В работе есть сведения об изменении скорости роста в зависимости от высоты на стволе и ориентации образца по сторонам света. Далее см. примечание к виду 1.2.	[38]
—	535	—	101	—	51	Приводимая величина есть средняя по 2 слоевищам за 3 года. Имеются данные по росту каждого слоевища за год	[35]
—	—	1,41	—	—	5	См. примечание к виду 1.1	[24]
—	—	2,22	—	—	—	Цитировано по обзору [28]	[28]
—	—	1,70	—	—	5	См. примечание к виду 1.1	[24]
55,1	—	2,30	—	—	1,10	Приводимая величина есть средняя по 4 слоевищам за 3 года. В работе есть сведения о росте каждого слоевища и 3 сго лопастей за каждый год	[25]

Номер	Вид лишайника	Ростовая форма (см. примечание)	Субстрат	Место исследования	Дата исследования, года	Продолжительность измерений, число лет
3.3	<i>P. saxatilis</i> (L.) Ach.	л	Небольшие камни	Уэльс, Великобритания	1973	0,58
3.4	То же	л	Гладкие камни	То же	1972	1
4.1	<i>P. conspersa</i>	л	Камни	„	1982	1
4.2	То же	л	„	Беловежский национальный парк, ПНР	1957—1960	3
4.3	»	л	„	То же	1958—1960	1,17
4.4	<i>P. conspersa</i> (Ehrh. ex Ach.) Ach.	л	Небольшие камни	Уэльс; Великобритания	1973—1974	1
4.5	То же	л	То же	То же	1973	1
4.6	<i>P. conspersa</i>	л	Камни	„	1973	0,58

Средний исходный размер слоевища		Абсолютная средняя скорость роста		Относительная средняя скорость роста площади слоевища, 10^2 год^{-1}			Среднее квадратическое отклонение скорости роста (см. примечание)			Примечание	Источник
Диаметр, мм	Площадь, мм^2	диаметра слоевища, $\text{мм}/\text{год}$	площади слоевища, $\text{мм}^2/\text{год}$	Количество слоевищ в эксперименте	Среднее квадратическое отклонение скорости роста (см. примечание)						
75	—	1,1	—	—	—	—	16	Приводимая величина есть средняя по 3 различно ориентированным группам слоевищ: южная вертикальная, северная вертикальная и горизонтальная ориентация. В работе приводится усредненная по слоевищам ежемесячная скорость роста	[21]		
31,1	—	—	—	10,8	6,0	15	Приводимая величина есть средняя по 15 слоевищам. В работе имеются графические данные по скорости роста каждого слоевища и его диаметру. Есть также данные по средней для 15 слоевищ ежемесячной скорости роста	[17]			
27,5	—	2,8	—	—	—	—	—	Усреднено автором по слоевищам и месяцам. Есть данные по среднему ежемесечному приросту	[23]		
—	5930	—	1555	—	415	2	См. примечание к виду 1.5		[35]		
—	2545	—	902	—	—	1	—		[35]		
67,5	—	2,6	—	—	—	5	Приводимая величина есть средняя по 5 слоевищам за 1 год. Диаметр слоевищ 15—120 мм	[20]			
4,1	—	a) 1,5 б) 149,3	—	a) 0,7 б) 20,7	—	16	Приводимая величина есть средняя по 16 слоевищам за 1 год. В работе имеются графические данные по скорости роста каждого слоевища и его диаметру	[18]			
75	—	1,08	—	—	—	44	См. примечание к виду 3.3		[21]		

Номер	Вид лишайника	Ростовая форма (см. примечание)	Субстрат	Место исследования	Дата исследования, годы	Продолжительность измерений, число лет
4.7	<i>P. conspersa</i> (Ehrh. ex Ach.) Ach.	л	Гладкие камни	Уэльс, Великобритания	1972	1
4.8	<i>P. conspersa</i> (Ehrh. ex Ach.)	л	Куски гранита	Финляндия	1961— 1964	3
5.1	<i>P. conspersa</i> f. <i>isidiata</i>	л	Камни	Северо-запад Коннектикута, США	—	9
5.2	То же	л	"	То же	—	9
6.1	<i>P. glabratula</i> ssp. <i>fuliginosa</i>	л	"	Уэльс, Великобритания	1973— 1974	1
6.2	<i>P. glabratula</i> ssp. <i>fuliginosa</i> (Fr. ex Duby) Laund.	л	"	То же	1973— 1974	1
6.3	То же	л	"	"	1973	1
6.4	»	л	"	"	1973	1
6.5	»	л	"	"	1973	0,58
6.6	»	л	"	"	1972	1
7.1	<i>P. prolixa</i>	л	Гранитные блоки	Боловежский национальный парк, ПНР	1957— 1960	3
7.2	То же	л	То же	То же	1958— 1959	1,17
7.3	»	л	Гранит	"	1959— 1960	0,75

Средний исходный размер слоевища		Абсолютная средняя скорость роста						Примечание	Источник
Диаметр, мм	Площадь, м ²	Диаметр слоевища, мм/год	площадь слоевища, м ² /год	Относительная средняя скорость роста площади слоевища, 10 ² год ⁻¹	Среднее квадратическое отклонение скорости роста (см. примечание)	Количество слоевищ в эксперименте			
49,8	—	—	—	13,6	8,3	40	Приводимая величина есть средняя по 40 слоевищам. В работе имеются графические данные по скорости роста каждого слоевища и его исходному диаметру	[17]	
40,4	—	2,14	—	—	1,09	4	См. примечание к виду 3.2	[25]	
—	—	0,80	—	—	—	—	Ювенильные слоевища	[26]	
—	—	1,60	—	—	—	—	Взрослые слоевища	[26]	
67,5	—	2,3	—	—	—	5	См. примечание к виду 4.4	[20]	
35,2	—	1,76	—	—	0,58	35	Приводимая величина есть средняя по 35 слоевищам. В работе имеются данные по ежемесячному приросту северной и южной популяций	[19]	
5,2	—	a) 0,9 б) 38,0	— б) 15,0	a) 0,8 б) 15,0	16	См. примечание к виду 4.5. Ювенильное слоевище	[18]		
29,9	—	2,0	—	—	0,5	16	См. примечание к виду 4.5. Взрослое слоевище	[18]	
75,0	—	1,4	—	—	—	44	См. примечание к виду 3.3	[21]	
27,2	—	—	—	15,6	6,3	42	Приводимая величина есть средняя по 42 слоевищам. В работе имеются графические данные по скорости роста каждого слоевища и его исходному диаметру	[17]	
—	5 602	—	765	—	184	2	Приводимая величина есть средняя по 2 слоевищам за 3 года. В работе имеется скорость роста каждого слоевища и его исходная исходная площадь	[35]	
—	1 850	—	419	—	—	1	—	[35]	
—	12 555	—	1647	—	—	1	—	[35]	

Номер	Вид лишайника	Ростовая форма (см. примечание)	Субстрат	Место исследования	Дата исследования, годы	Продолжительность измерений, число лет
8.1	<i>P. centrifuga</i>	л	Камни	—	—	—
8.2	<i>P. centrifuga</i> (L.) Ach.	л	Куски гранита	Финляндия	1961— 1964	3
8.3	<i>P. centrifuga</i>	л	Валуны	Северная Карелия, СССР	1971— 1980	9
9	<i>P. incurva</i> (Pers.) Fr.	л	Куски гранита	Финляндия	1961— 1964	3
10	<i>P. olivacea</i>	л	Береза бородав- чатая	„	1961— 1964	3
11	<i>P. subaurifera</i>	л	Липа сердцевид- ная	Беловежский на- циональный парк, ПНР	1955— 1960	4,75
12	<i>Physcia millegrana</i>	л	Дуб белый, дуб бархатный	Лонг-Айленд, Нью-Йорк, США	—	3
13.1	<i>Ph. orbicularis</i> (Neck.) Poetsch.	л	Камни	Уэльс, Великобри- тания	1973— 1974	1
13.2	То же	л	„	То же	1973	0,58
13.3	„	л	Гладкие камни	„	1972	1
14.1	<i>Ph. caesia</i> (Hoffm.) Hampe	л	Куски гранита	Финляндия	1961— 1964	3
14.2	<i>Ph. caesia</i>	л	Гранитные блоки	Беловежский на- циональный парк, ПНР	1958— 1960	2
15	<i>Ph. alpolia</i>	л	Тополь дрожа- щий	Финляндия	1961— 1964	3
16	<i>Ph. ciliata</i>	л	То же	То же	1961— 1964	3

Диаметр, мм	Площадь, мм^2	Абсолютная средняя скорость роста		Относительная средняя скорость роста площади слоевища, 10^4 год^{-1}	Среднее квадратическое отклонение скорости роста (см. примечание)	Количество слоевищ в эксперименте	Примечание	Источник
		диаметра слоевища, $\text{мм}/\text{год}$	площади слоевища, $\text{мм}^2/\text{год}$					
—	—	0,85	—	—	—	—	Цитировано по обзору [28]	[28]
43,8	—	2,06	—	—	0,55	3	См. примечание к виду 3.2	[25]
42,5	—	3,5	—	—	1,0	5	Приводимая величина есть средняя по 5 слоевищам за 9 лет	[1]
27,7	—	0,83	—	—	0,33	3	См. примечание к виду 3.2	[25]
—	—	2,85	—	—	—	—	Автор приводит только среднюю величину скорости за 3 года. Исходные размеры слоевищ и их число не указано	[25]
—	450	—	168	—	—	1	—	[35]
—	—	1,26	—	—	—	5	См. примечание к виду 1.1	[24]
67,5	—	3,4	—	—	—	5	См. примечание к виду 4.4	[20]
75,0	—	2,00	—	—	—	27	См. примечание к виду 3.3	[21]
31,3	—	—	—	15,0	8,1	26	Приводимая величина есть средняя по 26 слоевищам. В работе имеются графические данные по скорости роста каждого слоевища и его исходному диаметру	[17]
22,3	—	1,55	—	—	0,61	4	См. примечание к виду 3.2	[25]
—	388	—	80	—	37	3	Приводимая величина есть средняя по 3 слоевищам за 2 года. В работе имеется исходная площадь и скорость роста каждого слоевища	[35]
—	—	1,30	—	—	—	—	См. примечание к виду 10	[25]
—	—	1,45	—	—	—	—	См. примечание к виду 10	[25]

Номер	Вид лишайника	Ростовая форма (см. примечание)	Субстрат	Место исследования	Дата исследования, года	Продолжительность измерения, число лет
17	<i>Xanthoria parietina</i>	л	Тополь дрожащий	Финляндия	1961—1964	3
18	<i>X. polycarpa</i>	л	То же	То же	1961—1964	3
19	<i>Menegazzia terebrata</i> (Hoffm.) Mass.	л	Клен красный	Теннесси, США	1964—1967	3
20	<i>Lobaria pulmonaria</i>	л	То же	То же	1964—1967	3
21	<i>L. quercizans</i> Michx.	л	"	"	1964—1967	3
22	<i>Hypogymnia physodes</i>	л	Береза бородавчатая	Финляндия	1961—1964	3
23	<i>Lasallia pustulata</i>	л	Гаря	"	1961—1964	3
24	<i>Umbilicaria deusta</i>	л	"	"	1961—1964	3
25	<i>Rinodina oreina</i>	л.-н.	Камни	Северо-запад Коннектикута, США	—	9
26	<i>Fulgensia fulgens</i>	л.-н.	Почва	Юго-запад Туркмении, СССР	1974—1977	3
27	<i>Collema cristatum</i>	чеш.	"	То же	1974—1977	3
28	<i>Dermatocarpon desertorum</i>	чеш.	"	"	1974—1977	3

Средний исходный размер слоевища		Абсолютная средняя скорость роста		Относительная средняя скорость роста площади слоевища, 10^4 год^{-1}	Среднее квадратическое отклонение скорости роста (см. примечание)	Количество слоевищ в эксперименте	Примечание	Источник
Диаметр, мм	Площадь, мм^2	диаметра слоевища, $\text{мм}/\text{год}$	площади слоевища, $\text{мм}^2/\text{год}$					
—	—	2,15	—	—	—	—	См. примечание к виду 10	[25]
—	—	0,6	—	—	—	—	См. примечание к виду 10	[25]
65,0	—	2,54	—	—	0,84	15	Приводимая величина есть средняя по 15 слоевищам за 3 года. В работе имеются данные по ежегодной скорости роста каждого слоевища и его лопастей. Исходный диаметр каждого слоевища не приводится, дается лишь разброс: 50—80 мм	[33]
115,0	—	4,82	—	—	0,35	5	См. примечание к виду 19 (разброс исходных диаметров слоевищ: 80—150 мм)	[33]
115,0	—	5,62	—	—	0,98	5	См. примечание к виду 20	[33]
—	—	1,50	—	—	—	—	См. примечание к виду 10	[25]
—	—	3,95	—	—	—	—	См. примечание к виду 10	[25]
—	—	2,30	—	—	—	—	См. примечание к виду 10	[25]
—	—	0,57	—	—	—	—	Приводимая величина есть средняя за 9 лет. Размеры и число слоевищ не указаны	[26]
14,0	—	0,7	—	—	—	—	Приводимая величина есть средняя за 3 года. В работе указаны максимальное и минимальное значение прироста, так что средняя посчитана условно. Число слоевищ не указано	[2, 3]
12,0	—	0,6	—	—	—	—	См. примечание к виду 26	[2, 3]
29,0	—	0,7	—	—	—	—	См. примечание к виду 26	[2, 3]

Номер	Вид лишайника	Ростовая форма (см. примечание)	Субстрат	Место исследования	Дата исследования, года	Продолжительность измерений, число лет
29	<i>Psora decipiens</i>	чеш.	Почва	Юго-запад Туркмении, СССР	1974—1977	3
30	<i>Squamarina lentigera</i>	чеш.	"	"	1974—1977	3
31.1	<i>Lecanora muralis (saxicola)</i>	н.-л.	Стены зданий	г. Лидс, Великобритания	—	1
31.2	То же	н.-л.	Гранитные блоки	Беловежский национальный парк, ПНР	1957—1960	3
31.3	"	н.-л.	То же	То же	1957—1959	2,2
31.4	"	н.-л.	"	"	1958—1960	2
32	<i>L. caesiorubella</i>	н	Дуб белый, дуб бархатный	Лонг-Айленд, Нью-Йорк, США	—	3
33	<i>L. chlorotera</i>	н	То же	То же	—	3
34	<i>L. carpinea</i>	н	Граб обыкновенный	Беловежский национальный парк, ПНР	1953—1960	7

Средний исходный размер слоевища		Абсолютная средняя скорость роста						Примечание	Источник
Диаметр, мм	Площадь, мм^2	диаметра слоевища, $\text{мм}/\text{год}$	площади слоевища, $\text{мм}^2/\text{год}$	Относительная средняя скорость роста площади слоевища, 10^3 год^{-1}	Среднее квадратическое отклонение скорости роста (см. примечание)	Количество слоевищ в эксперименте			
19,0	—	0,7	—	—	—	—	См. примечание к виду 26	[2, 3]	
35,5	—	0,7	—	—	—	—	См. примечание к виду 26	[2, 3]	
—	—	6,05	—	—	—	20	Приводится величина средней скорости роста в наиболее удаленном от центра г. Лидса (относительно «чистом» районе). Есть данные по скорости роста этого вида по трансекте к центру города и средние ежедневные концентрации SO_2 там же. Исходные размеры слоевища не указаны	[37]	
—	453	—	69	—	92	6	1. Приводимая величина есть средняя по 6 слоевищам за 3 года 2. В работе имеются сведения о ежегодном приросте каждого слоевища и его исходной площади	[35]	
—	65	—	33	—	18	2	Приводимая величина есть средняя по 2 слоевищам за 2,2 года. Далее см. примечание 2 к виду 31.2	[35]	
—	205	—	65	—	11	3	Приводимая величина есть средняя по 3 слоевищам за 2 года. Далее см. примечание к виду 31.2	[35]	
—	—	0,36	—	—	—	5	См. примечание к виду 1.1	[24]	
—	—	0,84	—	—	—	5	См. примечание к виду 1.1	[24]	
—	552	—	44	—	1	2	Приводимая величина есть средняя по 2 слоевищам за 7 лет. Есть данные по ежегодному приросту каждого слоевища и по его исходной площади	[35]	

Номер	Вид лишайника	Ростовая форма (см. примечание)	Субстрат	Место исследования	Дата исследования, года	Продолжительность измерений, число лет
35	<i>L. subfuscata allophana</i>	н	Липа сердцевидная	Беловежский национальный парк, ПНР	1954—1958	4
36	<i>Lecidea coarctata</i>	н	Камни	Северо-запад Коннектикута, США	—	9
37	<i>L. tumida</i> Massal.	н	"	Уэльс, Великобритания	1972	1
38	<i>L. euphoreia</i>	н	Липа сердцевидная	Беловежский национальный парк, ПНР	1954—1958	4
39.1	<i>Diploschistes scruposus</i>	н	Камни	Северо-запад Коннектикута, США	—	9
39.2	То же	н	Почва	Юго-запад Туркмении, СССР	1974—1977	3
40	<i>D. albissimus</i>	н	"	Юго-запад Туркмении, СССР	1974—1977	3
41.1	<i>Buellia canescens</i> (Dicks.) de Not	н	Куски местной вулканической породы	Эксетер, Великобритания	1973—1974	1
41.2	То же	н	То же	То же	1976—1977	1
42.1	<i>Pertusaria coccodes</i>	н	Липа сердцевидная, граб обыкновенный	Беловежский национальный парк, ПНР	1953—1960	7
42.2	То же	н	То же	То же	1954—1960	6
42.3	"	н	"	"	1953—1958	5

Средний исходный размер слоевища		Абсолютная средняя скорость роста		Относительная средняя скорость роста площади слоевища, 10 ³ год ⁻¹			Среднее квадратичное отклонение скорости роста (см. примечание)		Примечание	Источник
Диаметр, мм	Площадь, мм ²	диаметра слоевища, мм/год	площади слоевища, мм ² /год	Количество слоевищ в эксперименте	Среднее квадратичное отклонение скорости роста (см. примечание)					
—	115	—	12	—	—	1	—	—	[35]	
—	—	1,40	—	—	—	—	—	См. примечание к виду 25	[26]	
22,0	—	—	—	4,74	4,68	5	—	Приводимая величина есть средняя по 5 слоевищам. В работе имеется таблица скорости роста каждого слоевища и его исходного диаметра	[17]	
—	95	—	26	—	—	1	—	—	[35]	
—	—	0,44	—	—	—	—	—	См. примечание к виду 25	[26]	
20	—	1,3	—	—	—	—	—	См. примечание к виду 26	[2, 3]	
24	—	0,6	—	—	—	—	—	См. примечание к виду 26	[2, 3]	
11,4	—	a) 0,9	—	б) 89	а) 0,5 б) 64	36	—	Приводимые величины суть средние по 36 слоевищам. В работе имеются графические данные для каждого слоевища	[34]	
9,5	—	a) 1,2	—	б) 77	а) 0,6 б) 34	36	—	См. примечание к виду 41.1	[34]	
—	247	—	39	—	20	5	—	Приводимая величина есть средняя по 5 слоевищам за 7 лет. Имеются данные по росту каждого слоевища за год	[35]	
—	219	—	43	—	21	4	—	Приводимая величина есть средняя по 4 слоевищам за 6 лет. Имеются сведения по росту каждого слоевища за год	[35]	
—	313	—	60	—	8	3	—	Приводимая величина есть средняя по 3 слоевищам за 5 лет. Имеются данные по росту каждого слоевища за год	[35]	

Номер	Вид лишайника	Ростовая форма (см. примечание)	Субстрат	Место исследования	Дата исследования, года	Продолжительность измерений, число лет
42.4	<i>Pertusaria coccodes</i>	н	Липа сердцевидная, граб обыкновенный	Беловежский национальный парк, ПНР	1953—1957	4
42.5	То же	н	То же	То же	1953—1956	3
43.	<i>P. leioplaka</i>	н	Граб обыкновенный	„	1954—1960	6
44.1	<i>Graphis scripta</i>	н	Липа сердцевидная	Беловежский национальный парк, ПНР	1954—1960	6
44.2	То же	н	То же	То же	1956—1960	4
44.3	»	н	„	„	1954—1956	3
45	<i>Crocynia membranacea</i>	н	Камни	Северо-запад Коннектикута, США	—	9
46	<i>Candelariella coraliza</i>	н	Гари	Финляндия	1961—1964	3
47.1	<i>Aspicilia cinerea</i>	н	Камни	Беловежский национальный парк, ПНР	1957—1960	3
47.2	То же	н	„	То же	1958—1960	2
48	<i>Rhizocarpon obscuratum</i> (Arch.) Massal.	н	Маленькие куски сланца	Уэльс, Великобритания	1972	1

Средний исходный размер слоевища		Абсолютная средняя скорость роста		Относительная средняя скорость роста площади слоевища, 10^3 год^{-1}	Среднее квадратическое отклонение скорости роста (см. примечание)	Количество слоевищ в эксперименте	Примечание	Источник
Диаметр, мм	Площадь, мм^2	Пламетра слоевища, $\text{мм}/\text{год}$	площади слоевища, $\text{мм}^2/\text{год}$					
—	227	—	39	—	32	7	Приводимая величина есть средняя по 7 слоевищам за 4 года. Имеются данные по росту каждого слоевища за год	[35]
—	277	—	36	—	8	2	Приводимая величина есть средняя по 2 слоевищам за 3 года. Имеются данные по росту каждого слоевища за год	[35]
—	155	—	27	—	—	1	—	[35]
—	532	—	88	—	99	18	Приводимая величина есть средняя по 18 слоевищам за 6 лет. Имеются данные по росту каждого слоевища за год	[35]
—	466	—	81	—	63	9	Приводимая величина есть средняя по 9 слоевищам за 4 года. Имеются данные по росту каждого слоевища за год	[35]
—	265	—	53	—	—	1	—	[35]
—	0,55	—	—	—	—	—	См. примечание к виду 25	[26]
—	1,35	—	—	—	—	—	См. примечание к виду 10	[25]
—	595	—	111	—	51	3	Приводимая величина есть средняя по 3 слоевищам за 3 года. Имеются данные по росту каждого слоевища за год	[35]
—	4644	—	400	—	241	5	Приводимая величина есть средняя по 5 слоевищам за 2 года. Имеются данные по росту каждого слоевища за год	[35]
16,2	—	—	—	4,71	4,69	5	См. примечание к виду 37	[17]

Номер	Вид лишайника	Ростовая форма (см., примечание)	Субстрат	Место исследования	Дата исследования, годы	Продолжительность измерений, число лет
49	<i>Rh. grande</i>	н	Камни	Северо-запад Коннектикута, США	—	9
50.1	<i>Rh. geographicum</i>	н	Скалы	Север Карелии, СССР	1973—1978	5
50.2	<i>Rh. geographicum</i> (L.) DC	н	Куски сланца	Уэльс, Великобритания	1980—1981	1,5
51	<i>Haematomma ventosum</i>	н	Скала	Север Карелии, СССР	1973—1978	5
52	<i>Cladonia arbuscula</i> (Wallr.) Rabenh.	к	Почва	Южная Финляндия	—	—
53.1	<i>C. rangiferina</i> (L.) Wigg.	к	То же	То же	—	—
53.2	<i>C. rangiferina</i>	к	Почва	Центр Канады	—	—
53.3	То же	к	„	Побережье Берингова моря, СССР	—	—
53.4	»	к	„	То же	—	—
53.5	»	к	„	Верхнее течение р. Анадырь, СССР	—	—
53.6	»	к	„	То же	—	—
53.7	»	к	„	Висконсин, США	1968—1972	4

Средний исходный размер слоевища	Абсолютная средняя скорость роста		Относительная средняя скорость роста площади слоевища, 10^4 , год^{-1}	Среднее квадратическое отклонение скорости роста (см. примечание)	Количество слоевищ в эксперименте	Примечание	Источник
	Диаметр, мм	Площадь, мм^2	диаметра слоевища, $\text{мм}/\text{год}$	площади слоевища, $\text{мм}^2/\text{год}$			
—	—	0,33	—	—	—	См. примечание к виду 25	[26]
60,5	—	0	—	—	—	Диаметр одного слоевища 38 мм, другого — 83 мм	[1]
33,0	—	0,53	—	—	0,27	39 Приводимая величина есть средняя по 39 слоевищам за 1,5 года. Имеются графические данные по каждому слоевищу	[22]
120	—	0,8	—	—	—	—	[1]
—	—	6,03	—	—	—	Продолжительность измерений, число слоевищ и их размеры не указаны	[39]
—	—	5,92	—	—	—	См. примечание к виду 52	[39]
—	—	4,1	—	—	—	Длина ростового периода 6–17 лет. Данные по 4 районам усреднены автором	[36]
—	—	2,1	—	—	48 подсчетов	Измерения проведены до образования первого подсеги — в первые 7 лет жизни	[13]
—	—	3,1	—	—	—	Измерения производились после образования первого подсеги	[13]
—	—	3,7	—	—	—	См. примечание к виду 53.3	[13]
—	—	6,4	—	—	—	См. примечание к виду 53.4	[13]
—	—	5,5	—	—	—	В работе имеются только максимальное и минимальное значение скорости, так что приводится средняя условная	[32]

Номер	Вид лишайника	Ростовая форма (см. примечание)	Субстрат	Место исследования	Дата исследования, года	Продолжительность измерений, число лет
54.1	<i>C. mitis</i>	к	Почва	Центр Канады	—	—
54.2	То же	к	"	Висконсин, США	1968— 1972	4
55	<i>C. uncialis</i>	к	"	То же	1968— 1972	4
56	<i>C. alpestris</i>	к	"	Центр Канады	—	—
57	<i>Evernia prunastri</i>	к	Ясень высокий	—	—	—
58	<i>Ramalina reticulata</i>	к	—	—	—	—
59.1	<i>Sphaerophorus globosus</i>	к	Почва	о. Синни, Южные Оркнейские ост- рова	1971— 1972 и 1973— 1974	2
59.2	То же	к	"	То же	1971— 1972 и 1973— 1974	2

При мечания: 1. л — листоватое слоевище; л-н — листовато-накипное
накипное слоевище; к — кустистое слоевище.— 2. Среднес квадратическое откло-
ту же единицу измерения, что и сама скорость роста.

площади слоевищ за несколько лет (от 1 года до 7 лет). По каж-
дому виду взято несколько слоевищ, иногда много, например для
Pertusaria coccodes — 21 слоевище. Автор измерял абсолютный
прирост площади каждого слоевища и ежегодный прирост в про-
центах от исходной площади, т. е. определяли величину прироста
относительно исходной площади. Относительный прирост для *Pertusaria coccodes* с исходной площадью 475 мм^2 составил 15 %,
а с исходной площадью 55 мм^2 — 32 % (в абсолютных значениях
это 71 и 17 $\text{мм}^2/\text{год}$ соответственно).

Настоящая сводка не претендует на абсолютную полноту, од-
нако в нее включены наиболее репрезентативные с нашей точки
зрения работы. Собранные сведения получены различными авто-

Средний исходный размер слоевища		Абсолютная средняя скорость роста		Относительная средняя скорость роста площади слоевища, 10^3 год^{-1}	Среднее квадратическое отклонение скорости роста (см. примечание)	Количество слоевиц в эксперименте	Примечание	Источник
Диаметр, мм	Площадь, мм^2	диаметра слоевища, $\text{мм}/\text{год}$	площади слоевища, $\text{мм}^2/\text{год}$					
—	—	3,6	—	—	—	48 подел-циев	Ростовой период 8—14 лет. Далее см. примечание к виду 53.2	[36]
—	—	5,5	—	—	—	—	См. примечание к виду 53.7	[32]
—	—	4,2	—	—	—	—	См. примечание к виду 53.7	[32]
—	—	3,4	—	—	—	—	Длина ростового периода 9—14 лет. Далее см. примечание к виду 53.2	[36]
—	—	2,00	—	—	—	—	Цитировано по обзору [28]	[28]
—	—	30,0	—	—	—	—	Цитировано по обзору [28]	[28]
30,0	—	2,0	—	—	—	—	Рассмотрен рост взрослой колонии, диаметр которой 30 мм	[30]
6,0	—	0,6	—	—	—	—	Рассмотрен рост молодой колонии, диаметр которой 6 мм	[30]

слоевище; чеш.— чешуйчатое слоевище; н-л — накипно-листоватое слоевище; н — ненение скорости роста (абсолютной или относительной) в каждом случае имеет

рами в разных географических и климатических зонах и в разное время. Так, рост *Parmelia conspersa* (Ehrh ex Ach.) Ach. изучен в юго-западной части Великобритании (Уэльс), в Польше (Беловежский национальный парк) и в Финляндии; рост *Parmelia saxatilis* (L.) Ach.— на Лонг-Айленде, Нью-Йорк, США, на дубах, в Финляндии на гранитных глыбах, в Уэльсе на небольших гладких фрагментах камней; широка география исследования роста *Cladonia rangiferina* (L.) Wigg — это и Южная Финляндия, и центральная область Канады, и побережье Берингова моря, и верхнее течение р. Анадырь (Чукотка), и штат Висконсин (север США). В настоящей сводке содержатся данные по северному полушарию, исключение составляют данные, полученные на

о. Синьи, входящем в группу Южных Оркнейских островов, расположенных вблизи Антарктиды.

В табл. 1 суммирована информация о росте 59 видов лишайников, из них 24 вида имеют листоватое слоевище, 20 — накипное, 8 — кустистое и 7 — промежуточную между листоватой и накипной ростовую форму. Абсолютная линейная скорость роста листоватых лишайников, вошедших в сводку, колеблется в пределах 0,60—5,62 мм/год, ее среднее значение, найденное с учетом всех данных сводки, составляет 2,30 мм/год. Аналогичные показатели для накипных: 0—1,40 и 0,76 мм/год; для кустистых:

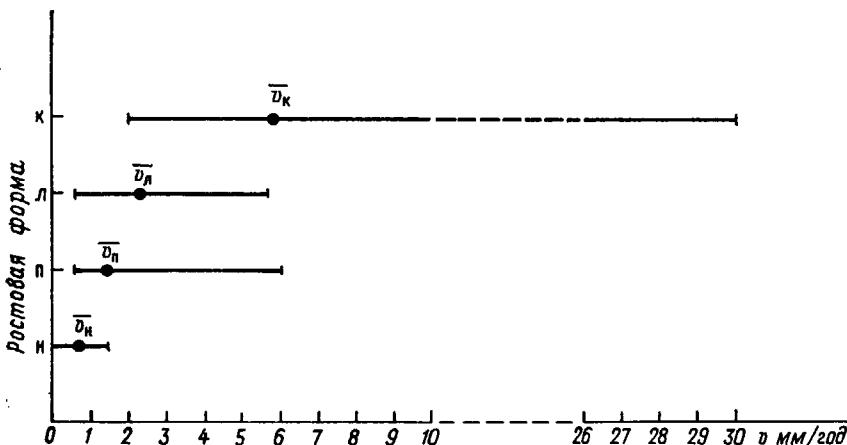


Рис. 1. Минимальные, максимальные и средние значения абсолютных линейных скоростей роста для лишайников различных ростовых форм.

Слоевища: н — накипные, п — промежуточные ростовые формы, л — листоватые, к — кустистые.

2,00—30,00 и 5,84 мм/год; для промежуточных форм: 0,57—6,05 и 1,45 мм/год. Таким образом, хотя диапазоны абсолютных линейных скоростей роста накипных (н), имеющих промежуточную (п) между накипной и листоватой ростовой формой, листоватых (л) и кустистых (к) лишайников перекрываются, средние значения этих скоростей \bar{v} следуют закономерности $\bar{v}_N < \bar{v}_P < \bar{v}_L < \bar{v}_K$ (рис. 1).

В нескольких работах прирост кустистых лишайников оценивается по увеличению их биомассы. Сведения о таких работах суммированы в табл. 2. К сожалению, данных такого рода немного, поэтому детальный анализ здесь провести нельзя. Отметим только, что увеличение сухой массы лишайников рода *Cladonia* на севере США (штат Висконсин) и на севере Финляндии происходит в интервале от 3,7 до 9,2 мм/(г·год); на о. Синьи сырая масса лишайников *C. ranifera* увеличивается быстрее, чем сырая масса лишайника рода *Usnea* (84,4 и 35,0—40,0 мм/(г·год) соответственно).

Таблица 2

Прирост кустистых лишайников, измеряемый по увеличению их биомассы

Номер	Вид лишайника	Субстрат	Место сбора	Дата исследований	Продолжительность измерений, число лет	Абсолютная средняя скорость роста, мг/(г·год)		Источник
						сухая масса	сырая масса	
1.1	<i>Cladonia rangiferina</i>	Почва	Висконсин, США	1968—1972	4	5,5	—	[32]
1.2	То же	•	о. Синни, Южные Оркнейские острова	1973—1974	1	—	84,4	[29]
2	<i>C. mitis</i>	•	Висконсин, США	1968—1972	4	5,3	—	[32]
3	<i>C. uncinata</i>	•	То же	1968—1972	4	3,7	—	[32]
4	<i>C. alpestris</i>	•	Север Финляндии	—	12	9,2	—	[31]
5	<i>Usnea antarctica</i>	—	о. Синни, Южные Оркнейские острова	—	—	—	40,0	[30]
6	<i>U. fasciata</i>	—	То же	—	—	—	35,0	[30]

ВЫВОДЫ

1. Обобщены и проанализированы данные по росту 59 видов лишайников из различных районов мира, произрастающих на различных субстратах и относящихся к различным ростовым формам.

2. Абсолютная скорость роста у кустистых лишайников по данным сводки в среднем выше, чем у листоватых; у листоватых — выше, чем у лишайников промежуточных ростовых форм, а у последних — выше, чем у накипных.

3. Процесс роста слоевищ можно разделить на три фазы применительно к абсолютной скорости роста: прелинейную (экспоненциальную), линейную и постлинейную (замедленный по сравнению с линейной фазой) рост).

4. Абсолютная скорость роста ювенильных слоевищ ниже, а относительная выше, чем у взрослых.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Вехов В. Н. Рост некоторых эпилитных лишайников на севере Карелии.— В кн.: Брио-лихенологические исследования высокогорных районов и севера СССР. Апатиты, 1981, с. 83.

2. Джураева З. Прирост и биомасса эпигейных лишайников в глинистых пустынях юго-западного Туркменистана.— Изв. АН Туркм. ССР. Сер. биол., 1979, № 6, с. 37—42.
3. Джураева З., Абдурахимова З. Продуктивность эпигейных лишайников глинистых пустынь.— В кн.: Брио-лихенологические исследования в СССР. Апатиты, 1986, с. 91—98.
4. Инсаров Г. Э. Об учете лишайников-эпифитов на стволах деревьев.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1982, т. 5, с. 25—33.
5. Инсаров Г. Э., Пчелкин А. В. Сравнение различных методов учета лишайников-эпифитов.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1983, т. 6, с. 90—101.
6. Инсаров Г. Э., Инсарова И. Д. Лишайники в условиях фонового загрязнения атмосферы двуокисью серы.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1986, т. 9, с. 242—258.
7. Инсаров Г. Э., Пчелкин А. В. Количественные характеристики состояния эпифитной лихенофлоры Печоро-Ильчского заповедника.— Обнинск: ВНИИГМИ МЦД, 1986. 232 с.
8. Инсаров Г. Э., Филиппова Л. М., Семенов С. М. Методы оценки состояния эпифитной лихенофлоры в связи с фоновым загрязнением природной среды.— В кн.: Изучение загрязнения окружающей природной среды и его влияния на биосферу. Материалы III заседания Международной рабочей группы по Проекту № 14 МАБ ЮНЕСКО. Л.: Гидрометеоиздат, 1986, с. 123—127.
9. Инсарова И. Д. Влияние сернистого газа на лишайники.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1982, т. 5, с. 33—48.
10. К проблеме оценки и прогноза изменений состояния экосистем/ Ю. А. Израэль, Л. М. Филиппова, Г. Э. Инсаров, Ф. Н. Семевский, С. М. Семенов.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1985, т. 7, с. 9—26.
11. Мартин Ю. Л. Проблемы биогеохимической индикации загрязнений при помощи низших растений.— В кн.: Изучение загрязнения окружающей природной среды и его влияния на биосферу. Материалы III заседания Международной рабочей группы по Проекту № 14 МАБ ЮНЕСКО. Л.: Гидрометеоиздат, 1986, с. 123—127.
12. Методологические аспекты осуществления фонового мониторинга состояния биоты суши/Ю. А. Израэль, Л. М. Филиппова, Г. Э. Инсаров, Ф. Н. Семевский, С. М. Семенов.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1986, т. 9, с. 8—21.
13. Полежаев А. Н. Особенности роста и распространения лишайников на оленевых пастильцах Чукотки.— В кн.: Биоморфология растений Дальнего Востока. Владивосток, 1983, с. 128—134.
14. Семенов С. М., Козин В. М., Инсаров Г. Э. Оценка параметров экспоненты автоковариационной функции по экспериментальным данным.— Бюллетень ОФАП Госкомгидромета, 1985, № 4, с. 11.
15. Трасс Х. Х. Классы полеотолерантности лишайников и экологический мониторинг.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1985, т. 7, с. 122—137.
16. Трасс Х. Х. Криптоиндикация — быстрый и дешевый метод определения степени загрязнения атмосферного воздуха.— В кн.: Изучение загрязнения окружающей природной среды и его влияния на биосферу. Материалы III заседания Международной рабочей группы по Проекту № 14 МАБ ЮНЕСКО. Л.: Гидрометеоиздат, 1986, с. 107—109.
17. Armstrong R. A. Seasonal growth and growth rate — colony size

relationship in six species of saxicolous lichens.—New Phytol., 1973, vol. 72, N 5, p. 1023—1030.

18. Armstrong R.A. Growth phases in the life of a lichen thallus.—New Phytol., 1974, vol. 73, N 5, p. 913—918.

19. Armstrong R. A. The influence of aspect on the pattern of seasonal growth in the lichen *Parmelia glabratula* ssp. *fuliginosa* (Fr. ex Duby)—Laund.—New Phytol., 1975, vol. 75, N 2, p. 245—251.

20. Armstrong R. A. The influence of the frequency of wetting and drying on the radial growth of three saxicolous lichens in the field.—New Phytol., 1976, vol. 77, N 3, p. 719—724.

21. Armstrong R. A. The response of lichen growth to transplantation to rock surfaces of different aspects.—New Phytol., 1977, vol. 78, N 2, p. 473—479.

22. Armstrong R. A. Growth curve of the lichen *Rhizocarpon geographicum*.—New Phytol., 1983, vol. 94, N 4, p. 619—622.

23. Armstrong R. A. Growth of experimentally reconstructed thalli of the lichen *Parmelia conspersa*.—New Phytol., 1984, vol. 98, N 3, p. 497—502.

24. Brodo I. M. Studies of the growth rates of corticolous lichens on Long Island, New York.—Bryologist, 1965, vol. 68, N 4, p. 451—456.

25. Hakulinen R. Über die Wachstumsgeschwindigkeit einiger Laubflechten.—Ann. Bot. Fenn., 1966, vol. 3, N 2, p. 167—179.

26. Hale M. E. Studies on lichen growth rate and succession.—Bull. Torrey Bot. Club, 1959, vol. 86, N 2, p. 126—129.

27. Hale M. E. The biology of lichens.—L.: Arnold, 1967. 176 p.

28. Hale M. E. Growth.—In: The Lichens. N.-Y.—L.: Acad. Press, 1973, p. 473—492.

29. Hooker T. N. Growth and production of *Cladonia rangiferina* and *Sphaerophorus globosus* on Signy Island, South Orkney Islands.—Brit. Antarct. Surv. Bull., 1980, N 50, p. 27—34.

30. Hooker T. N. Growth and production of *Usnea antarctica* and *U. fasciata* on Signy Island, South Orkney Islands.—Brit. Antarct. Surv. Bull., 1980, N 50, p. 35—49.

31. Kärnelampi L. Morphological analysis of the growth and productivity of the lichen *Cladonia alpestris*. Rep. Kevo Subarct.—Res. Stat., 1970, N 7, p. 9—15.

32. Lechowicz M. J., Adams M. S. Ecology of Cladonia lichens. II. Comparative physiology ecology of *C. mitis*, *C. rangiferina*, and *C. uncialis*.—Can. J. Bot., 1974, vol. 52, N 2, p. 411—422.

33. Phillips H. C. Annual growth rates of three species of foliose lichens determined photographically.—Bull. Torrey Bot. Club, 1969, vol. 96, N 2, p. 202—206.

34. Proctor M. C. F. The growth curve of the crustose lichen *Buellia canescens* (Dicks.) de Not.—New Phytol., 1977, vol. 79, N 3, p. 659—663.

35. Rydzak J. Investigation on the growth rate of lichens.—Ann. Univ. Mariae Curie-Skl., sect. C, 1961, N 16, p. 1—16.

36. Scotter G. W. Growth rates of *Cladonia alpestris*, *C. mitis* and *C. rangiferina* in the Talson river region, N. W. T.—Can. J. Bot., 1963, vol. 41, N 8, p. 1199—1202.

37. Seaward M. R. D. Performance of *Lecanora muralis* in an urban environment.—In: Lichenology: Progress and Problems. L.—N.-Y.: Acad. Press, 1976, p. 309—323.

38. Showman R. E. Seasonal growth of *Parmelia caperata*.—Bryologist, 1976, vol. 79, N 3, p. 360—363.

39. Vasander H. The length, growth rate, biomass and production of *Cladonia arbuscula* and *C. rangiferina* in a raised bog in Southern Finland.—Ann. Bot. Fenn., 1981, vol. 18, N 3, p. 237—243.

LICHEN GROWTH ANALYSIS

I. D. Insarova

Moscow State University

G. E. Insarov

*Natural Environment and Climate Monitoring Laboratory,
USSR State Committee for Hydrometeorology and Control
of Natural Environment/USSR Academy of Sciences*

The reported analysis of the published data on lichen growth rate covers 59 lichen species from various regions of the world, growing on various substrates and having crustose, foliose, fruticose thalli, or thalli of intermediate growth forms.

ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ ОЗОНА НА ФИТОМАССУ И УРОЖАЙ РАСТЕНИЙ

И. М. Кунина

Лаборатория мониторинга природной среды и климата Госкомгидромета и АН СССР

Тропосферный озон является одним из существенных факторов снижения урожайности сельскохозяйственных культур. По расчетам американских исследователей, фактическое падение урожая в США от действия фотохимических окислителей в 1981 г. оценивается в 1,7 млрд. долларов [30]. По данным [49], ежегодный ущерб от действия озона, двуокиси серы и окислов азота в США приблизительно равен 1—2 млрд. долларов, причем считается, что 90 % этих потерь связано с действием озона [37].

По существующим оценкам, при средней 7-часовой концентрации озона, равной $0,06 \text{ млн}^{-1}$, ущерб, наносимый сельскохозяйственной продукции, составил бы 5,6 % дохода, что, например, в 1978 г. равнялось 3 млрд. долларов. При средней 7-часовой концентрации озона $0,08 \text{ млн}^{-1}$ ущерб составил бы 10 % [30].

Существуют два источника озона у поверхности Земли, в нижней тропосфере. Часть озона попадает в тропосферу из стратосферы при разрыве тропопаузы. Так как этот процесс сопровождается сильными ветрами, то за счет перемешивания происходит быстрое сглаживание пиковых концентраций. Вклад стратосферного озона в содержание озона в нижней тропосфере в зависимости от метеорологических условий колеблется от $0,015$ до $0,08 \text{ млн}^{-1}$ [3]. Вторая составляющая представляет собой озон, образующийся непосредственно в нижней тропосфере за счет фотохимических реакций из углеводородов и окислов азота. Указанные предшественники могут иметь как естественное, так и искусственное (за счет антропогенной деятельности) происхождение.

В работе [2] приведены данные, полученные в смоговых камерах. При концентрации NO_x более $0,01 \text{ млн}^{-1}$, а углеводородов — $0,14 \text{ млн}^{-1}$ образуется более $0,08 \text{ млн}^{-1}$ озона.

Пиковые концентрации озона, образующегося в нижней тропосфере за счет фотохимических реакций, обычно приходятся на периоды стабильности воздушных масс и соответственно довольно долго сохраняются.

Интенсивность вертикального обмена воздуха между стратосферой и нижней тропосферой подвержена сезонным колебаниям. За счет этого даже в непромышленных районах северного полушария концентрация озона весной увеличивается. По данным [18], в этот период концентрация озона приблизительно в 1,5 раза превышает среднее значение. По данным [3], среднегодовая концентрация озона в нижней тропосфере северного полушария составляет $0,03 \text{ млн}^{-1}$. Максимальная 1-часовая концентрация озона

в районах, удаленных от промышленных центров, колеблется от 0,025 до 0,06 млн⁻¹.

Концентрация озона, образующегося в результате фотохимических реакций, в большой степени зависит от интенсивности освещенности и соответственно от времени суток. По данным, приведенным в [2], в средних широтах отклонения концентрации озона в течение суток могут составлять 25 %.

В настоящее время при обработке данных, касающихся воздействия озона на растительность, в основном используются значения средних концентраций озона в течение 7 ч в сутки, например с 10 до 17 ч. Это связано с тем, что использование статистики пиковых концентраций не дает достоверных прогнозов ущерба. Для демонстрации степени изменчивости концентраций озона целесообразно привести данные, взятые из работы [32], авторы которой в течение трех лет (1973—1975 гг.) с 8 до 22 ч ежедневно с июня по сентябрь измеряли концентрацию озона в воздухе одного из районов Мэриленда. Концентрация 0—0,39 млн⁻¹ имела место в среднем в течение 642 ч (52,9 %), 0,039—0,049 млн⁻¹ — в течение 195 ч (16 %), 0,049—0,059 млн⁻¹ — в течение 159 ч (13,1 %), 0,059—0,069 млн⁻¹ — в течение 107 ч (8,8 %), 0,069—0,079 млн⁻¹ — в течение 52 ч (4,2 %), 0,079—0,149 млн⁻¹ — в течение 1,8 ч (0,2 %).

В обзорных работах [3,49] высказывается общее мнение относительно потенциального ответа растительности на варьирование концентраций озона. Принято считать, что разница в концентрациях сильнее отражается на ответе растений, чем разница в длительности воздействия, т. е. критическим компонентом дозы является концентрация. Кроме того, при одной и той же средней концентрации озона больший ущерб будет нанесен в ситуации, когда в течение суток имело место много пиковых концентраций. Однако пока нет убедительных экспериментальных доказательств этого предположения.

Представляется вероятным, что колебания урожайности, связанные с внешними погодными условиями, могут перекрывать реакцию растений на озон. Так, в работе [32] показано, что количество осадков влияет на урожай сои больше, чем вариации в концентрации озона. В той же работе указывается, что действие одной и той же концентрации озона при различных внешних условиях может приводить к 20%-ным различиям в урожае. Кроме того, внешние условия, например степень освещенности, температура воздуха, сила ветра, существенно влияют на чувствительность растений к действию загрязняющих веществ [6, 33].

Высказываются противоположные мнения относительно связи между скоростью роста (определенной внешними условиями) и чувствительностью к действию загрязняющего вещества. Например, авторы работ [6, 33] считают, что при снижении относительной скорости роста чувствительность к действию агента (в данном случае SO₂) увеличивается. А анализ многолетних наблюдений за появлением внешних симптомов повреждений листьев табака

под действием озона [30] показывает, что наибольшая повреждаемость листьев имеет место в условиях оптимальной влажности почвы и соответственно наибольшей скорости роста растений. По всей видимости, необходимо рассматривать конкретные внешние условия, определяющие скорость роста. Так, наблюдение, приведенное в работе [30], можно легко объяснить тем, что при высокой влажности устьица открыты в течение большего времени, чем при низкой; это и определяет количество поглощенного растениями загрязняющего вещества.

К настоящему времени опубликовано довольно много результатов длительных опытов по исследованию действия озона на различные параметры роста и урожая сельскохозяйственных растений. Эти эксперименты в основном проводятся по двум методикам — в контролируемых условиях и в полевых камерах с открытым верхом. В первом случае используются ростовые камеры, кабинеты, теплицы, в которые по несколько часов в день добавляют озон в постоянном количестве. При использовании полевых камер с открытым верхом, конструкция которых была предложена в 1973 г. Хиглем с соавторами [21], растения находятся практически в естественных условиях. В течение 7—8 часов в сутки к прощаивасому через камеру нефильтрованному воздуху прибавляют нский постоянный поток озона. В качестве контроля используются растения, выращенные в камере, через которую пропускали только фильтрованный воздух. Необходимо отметить, что растения, находящиеся в камерах с открытым верхом, подвергаются действию внешних условий почти в той же степени, что и растения, находящиеся в естественных условиях.

Ниже мы попытаемся обобщить экспериментальные результаты, касающиеся влияния различных концентраций озона на биомассу и урожай высших растений. Использованы результаты длительных экспериментов, поставленных как в закрытых камерах, так и в камерах с открытым верхом. Отобраны данные длительных экспериментов, в которых концентрация озона не превышает $0,35 \text{ млн}^{-1}$ и измерена масса надземной части, общая масса, урожай. Основная часть использованных данных получена на однолетних сельскохозяйственных растениях, кроме того, использованы данные, полученные на двухлетних овощах, саженцах деревьев.

Фактический материал, которым мы оперировали в процессе работы в основном сведен в таблицы, помещенные в работе [1]. Кроме того, использованы данные следующих работ [16, 17, 19, 24, 25, 28, 36—38, 43, 44, 46, 47, 52].

Для определения среднего ущерба от действия озона был использован простейший аппарат, основанный на предположении о линейности дозоответных зависимостей в околосферионовом диапазоне концентраций озона. Предполагая, что рост происходит по экспоненте, для роста биомассы в контроле имеем уравнение

$$\ln B(t) = at + \ln B_0,$$

где B_0 — биомасса в начальный момент времени, $B(t)$ — би-

масса (или урожай) в момент времени t , τ — продолжительность опыта, a — коэффициент пропорциональности.

Тогда рост в условиях загрязнения можно представить в следующем виде:

$$\ln B_1(t) = a\tau - bct + \ln B_0,$$

где $B_1(t)$ — биомасса (или урожай) при воздействии озона в момент времени t , c — концентрация озона (млн^{-1}), τ — продолжительность воздействия, b — коэффициент пропорциональности. Тогда потери в биомассе под действием озона равны

$$-\ln B(t) + \ln B_1(t) = bct.$$

$$\text{Отсюда } b = \frac{\ln B_1(t) - \ln B(t)}{c\tau} = \frac{\ln \frac{B_1(t)}{B(t)}}{c\tau},$$

где $c\tau$ — доза озона ($\text{млн}^{-1} \cdot \text{ч}$). Для удобства мы везде использовали величину $b \cdot 10^{-2}$ ($\text{млн} \cdot \text{ч}^{-1}$).

Предполагается, что использование в качестве единицы расчета отношения значения биомассы в опыте к значению биомассы в контроле ведет к сглаживанию различий в условиях постановки опытов. На этом этапе работы данные, полученные в экспериментах в закрытых и открытых камерах, были объединены, так как графическое соотнесение $B_1(t)/B(t)$ с соответствующими дозами не показало различия между данными, полученными в том и другом случае.

Для формирования представления о дозоответной зависимости предварительно были найдены \bar{u} -средние значения $u = \frac{\ln \frac{B_1(t)}{B(t)}}{\tau}$

для различных диапазонов концентрации озона только по результатам, полученным в закрытых камерах [7—14, 20, 22, 23, 31, 39, 41, 50, 51, 53] (табл. 1). Как видно из представленных данных эти средние значения u в достаточной степени линейно зависят от концентрации озона.

При изучении реакции растений на действие озона в зависимости от фазы онтогенеза использовался коэффициент пропорциональности b , связывающий значения потерь в фитомассе с по-

Таблица 1

Средние значения $720 \bar{u}$ для различных диапазонов концентрации озона (по данным, полученным в закрытых камерах)

Концентрация озона, млн^{-1}	Количество используемых экспериментальных данных	Средние значения u	Ошибка (уровень достоверности 0,95)
0,03—0,06	56	-0,129	0,2
0,09—0,10	38	-0,965	0,3
0,12—0,15	50	-1,565	0,4
0,20—0,30	42	-2,83	0,7

лученной дозой. Такая постановка вопроса продиктована имиущимися в литературе данными о существовании пика чувствительности к действию озона, который приходится на стадию максимальной скорости роста листьев [29, 40]. Так, для первых листьев хлопка период наибольшей чувствительности к озону приходится на 20-е сутки развития, для вторых — на 24-е сутки, у фасоли пик чувствительности приходится на 10—12-е сутки [29], у редиса — на 19—23-е сутки развития, а для бархатцев изменений чувствительности к озону в онтогенезе не показано [48]. Представлялось интересным изучить связь между значениями коэффициента b и fazами онтогенеза. Для этого все собранные экспериментальные данные были распределены нами в зависимости от момента начала воздействия. Средние значения коэффициента b отдельно были посчитаны для стадии вегетативного роста, когда относительная скорость роста биомассы линейно растет (период $T1$). У однолетних растений этот период длится до момента цветения, у остальных использованных в экспериментах видов (двухлетние овощи, многолетние травы) мы выделяли период интенсивного роста вегетативной части. Данные по изменению общей массы или массы надземной части сельскохозяйственных растений взяты из работ [7—14, 16, 20, 22, 23, 26—28, 31, 39, 41, 44, 47, 50—53]. Средние значения коэффициента b для этих данных приведены в табл. 2. Коэффициенты b , полученные по результатам аналогичных экспериментов (воздействие озоном начато в период $T1$), в которых измерена масса урожая [5, 15, 17, 22, 23, 37, 38, 41, 43, 50] приведены в табл. 3.

Отдельно обработаны результаты экспериментов [19, 34, 36, 42, 45, 46, 50], где воздействие озоном начато в период формирования урожая (для однолетних культур — после цветения), — период $T2$. Средние значения b для этих данных приведены в табл. 4.

Таблица 2

Средние значения коэффициента b для биомассы сельскохозяйственных растений, находящихся под действием озона с периода $T1$

Стадия измерения биомассы	Момент измерения биомассы в онтогенезе (сутки от момента прорастания)	Число использованных экспериментальных данных	Средние значения b	Ошибка (уровень достоверности 0,95)
Интенсивный вегетативный рост до цветения	20—29	36	—1,586	1,02
	33—43	36	—1,72	0,53
	20—43	72	—1,66 ¹	0,57
Рост после начала цветения	44—85	66	—1,465	0,43
Созревание плодов (конец онтогенеза)	92—158	22	—1,042	0,32

¹ Приведено среднее для значений, полученных на 20—29-е и 33—43-е сутки онтогенеза.

Таблица 3

Средние значения коэффициента b для урожая сельскохозяйственных растений, находящихся под действием озона с периода $T1$

Урожай	Число используемых экспериментальных данных	Средние значения, b	Ошибка (уровень достоверности 0,95)
Однолетних культур	61	-0,66	0,16
Двулетних культур	23	-1,53	0,63
Однолетних и двулетних культур	84	-0,9 ¹	0,22

¹ Для суммы значений, полученных для одно- и двулетних культур.

Таблица 4

Средние значения коэффициента b для биомассы и урожая сельскохозяйственных растений, находящихся под действием озона с периода $T2$

Измеряемый параметр	Момент измерения биомассы и урожая в онтогенезе (сутки от момента прорастания)	Число используемых экспериментальных данных	Среднее значение b	Ошибка (уровень достоверности 0,95)
Биомасса	50–134	16	-1,5	0,76
Урожай	86–106	12	-1,5	0,73
Биомасса и урожай	50–134	28	-1,55 ¹	0,53

¹ Для суммы значений, полученных для биомассы и урожая.

Полученные в результате проведенной обработки данные показали, что статистически значимого различия между средними значениями b для биомассы в зависимости от стадии онтогенеза, на которую приходится воздействие озоном, не наблюдается. Однако, как видно из данных, представленных в табл. 2 и 3, если воздействие начато в период $T1$, то значения коэффициента b для урожая однолетних культур в среднем в 2 раза выше значений для биомассы (различие статистически значимо). Из этого непосредственно следует, что если начало воздействия озоном приходится на период интенсивного вегетативного роста, то ущерб, наносимый действием озона биомассе, приблизительно в 2 раза превышает ущерб, наносимый будущему урожаю (показано для однолетних культур). Если воздействие озоном приходится на период формирования урожая (см. табл. 4), то значения b для биомассы и урожая статистически не отличаются.

Таким образом, чувствительность к озону, измеренная по потерям в биомассе у однолетних культур, не соответствует чувствительности к озону, измеренной по потерям в урожае, если начало воздействия приходится на стадию интенсивного вегетативного роста. Этот вывод имеет экспериментальное подтвержде-

ние. Так, в работе [23], где воздействие озоном производилось с периода T_1 , из 11 гибридов кукурузы по падению биомассы был выбран самый чувствительный ($b = -5,64$) и самый устойчивый ($b = -0,114$) гибрид. По урожаю эти гибриды практически не отличались ($b = -0,59$ и $b = -0,54$).

Определение значений коэффициента b для саженцев 11 пород лесных деревьев (сосна ладанная — дикий тип и гибрид, сосна жесткая, сосна виргинская, амбровое дерево, платан, ясень американский и пенсильванский, дуб иволистный, клен сахарный, тюльпанное дерево) [35] показало, что для всего диапазона концентраций b среднее составило $-0,94$, а для концентраций озона $0,05, 0,1, 0,15 \text{ млн}^{-1}$ было равно $-0,8, -1,27, -1,37$ соответственно.

Для конкретизации представлений о влиянии длительности воздействия озона на значения коэффициента b было введено понятие относительной длительности воздействия (ОДВ), которую мы измеряли как процент времени поллютирования относительно всего времени выращивания. Соответствующая обработка результатов экспериментов, где воздействие озоном началось в период T_1 , показала, что при увеличении ОДВ средние значения b для биомассы увеличиваются, т. е. ущерб снижается (табл. 5). На средние значения урожая изменения ОДВ не влияют. Так, при увеличении ОДВ от 2,6 до 29,2 % средние значения b остаются в пределах $-0,83 \dots -0,91$.

Таблица 5

Средние значения коэффициента b для биомассы сельскохозяйственных растений, находящихся под действием озона с периода T_1 , при различных значениях ОДВ

ОДВ %	Число использо-ванных экспери-ментальных данных	Средние значения b	Ошибка (уровень достоверности 0,95)
3—10	48	$-1,96$	$1,96$
10—20	50	$-1,5$	$0,79$
20—27	52	$-1,43$	$0,5$
30—34	9	$-0,64$	$0,36$

Для снижения значения ошибки, которая для малых доз сравнивается с эффектом или превышает эффект (см. табл. 1, 2, 5), Ф. Н. Семевский предложил специальную процедуру вычислений ущерба. Для этого все используемые экспериментальные данные были разделены только по методу постановки опытов, так как в результатах, полученных в открытых камерах, варьирование эффекта под действием малых доз значительно превышает соответствующее варьирование в закрытых камерах.

Обозначим через u величину $\frac{1}{\tau} \ln \frac{B_1(t)}{B(t)} \cdot 10^{-2}$, а соответствующее ей значение концентрации озона — как c . Тогда положим $\Delta u_n = u_n - u_{n-1}$ и $\Delta c_n = c_n - c_{n-1}$, где n — номер измерения (они упорядочены в направлении увеличения концентрации в каждом эксперименте). По средним для соседних точек значениям концентраций данные были распределены по произвольно выбранным диапазонам концентраций. Для каждого такого диапазона были вычислены отношения суммы Δu_n к сумме Δc_n , ошибки этих значений соответственно равны $\frac{\sigma_u}{\sqrt{n}}$ и $\frac{\sigma_c}{\sqrt{n}}$. Для удобства далее используется число $b = \frac{\sum \Delta u_n}{\sum \Delta c_n} \cdot 10^{-2}$. При этом мы по крайней мере избавляемся от зависимости всех экспериментальных данных, полученных в одной работе, от ошибки контроля. В предложенном методе обработки каждая конечная разность оказывается зависимой от ближайших соседей и только.

При обработке результатов опытов, в которых используется только одна концентрация озона, мы сравнивали значения u и c для опыта и контроля. Аналогичным образом получены первые значения Δu и Δc для результатов опытов, где исследовалось действие более чем одной концентрации озона. В табл. 6 представлены полученные этим способом результаты для данных экспериментов, поставленных в закрытых камерах [7—14, 23, 31, 39, 41—

Таблица 6

Значения \hat{b} для выбранных диапазонов концентраций озона (по данным, полученным в закрытых камерах)

Концентрация озона, млн^{-1}	Число использованных экспериментальных данных	\hat{b}
0,015—0,06	31	-1,92
0,065—0,125	38	-1,85
0,125—0,275	7	-3,63

Таблица 7

Значения \hat{b} для выбранных диапазонов концентраций озона (по данным, полученным в открытых камерах)

Концентрация озона, млн^{-1}	Число использованных экспериментальных данных	\hat{b}
0,015—0,034	30	-0,82
0,035—0,0625	74	-1,29
0,063—0,11	100	-2,16
0,111—0,145	36	-3,48

43, 46, 47 50, 51, 53]. В табл. 7 представлены аналогичные данные, полученные путем обработки результатов экспериментов, поставленных в камерах с открытым верхом [5, 15—17, 19, 20, 23—28, 34, 36—38, 44, 45, 52]. На рис. 1 те же результаты представлены графически.

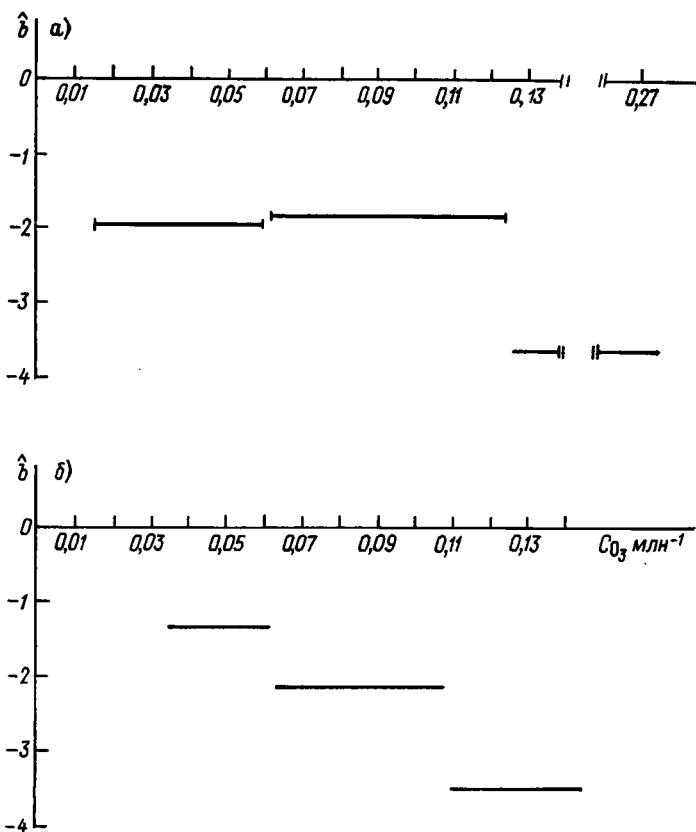


Рис. 1. Значения \hat{b} для выбранных диапазонов концентраций озона C_{O_3} по данным экспериментов, поставленных в закрытых камерах (а) и в камерах с открытым верхом (б).

Данные, полученные в закрытых камерах для саженцев деревьев [35], были обработаны таким же образом (табл. 8).

В заключение отметим, что в специальной литературе высказываются разнообразные гипотезы относительно эффекта воздействия околофоновых концентраций на биомассу растений. По представлению Беннотта и Реша [7], низкие концентрации загрязняющих воздух веществ оказывают стимулирующее действие на растения, так как растения адаптированы к действию околофоновых концентраций и в «чистом» воздухе (контроль) оказываются

Таблица 8

Значения \hat{b} для 11 пород лесных деревьев
(данные получены в закрытых камерах [35])

Использованная концентрация озона, млн ⁻¹	Число экспериментальных данных	\hat{b}
0,05	11	-0,3
0,10	11	-2,37
0,15	11	-1,56

в невыгодном положении. Группа Хигля использовала для аппроксимации своих данных представления о кривой, имеющей порог [23], и о линейности [27]; в последнее время они используют для аппроксимации полученных данных кривую Вейбулла [15, 28]. В работе [4] опубликована представительная таблица параметров для модели Вейбулла для всех исследованных этими авторами видов (и сортов) сельскохозяйственных растений. Авторы работ [37, 38] также используют для аппроксимации полученных результатов модель Вейбулла, а в работах [16, 34, 36] строится линейная зависимость.

Мы не видели основания принимать какую-либо из этих гипотез и вводить элемент предвзятости в обработку данных. Поэтому мы отказались от подбора параметров какой-либо кривой и привели непосредственно полученные результаты для различных диапазонов концентраций, времени воздействия и условий эксперимента.

Автор выражает искреннюю признательность Ф. Н. Семевскому, который осуществлял научное руководство данной работой, предложил алгоритмы обработки данных и постоянно обсуждал с автором используемые подходы и основные результаты этой статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Кунина И. М. Влияние озона на растения.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1986, т. 9, с. 44—86.
2. Ровинский Ф. Я., Егоров В. И. Озон, окислы азота и серы в нижней атмосфере.— Л.: Гидрометеоиздат, 1986. 183 с.
3. Assessing impacts of ozone on agricultural crops: I. Overview/Heck W. W., Cure W. W., Rawlings J. O. et al.—JAPCA, 1984, vol. 34, N 7, p. 729—735.
4. Assessing impacts of ozone on agriculture crops: II. Crop yield functions and alternative exposure statistics/Heck W. W., Cure W. W., Rawlings J. O. et al.—JAPCA, 1984, vol. 34, N 8, p. 810—817.
5. Assessment of crop loss from ozone/Heck W. W., Taylor O. C., Adams R. et al.—JAPCA, 1982, vol. 32, N 4, p. 353—361.
6. Bell J. N. B. Sulphur dioxide and the growth of grasses.— In: Effects of Gaseous Air Pollution in Agriculture and Horticulture. London et al. Butterworth Sci., 1982, p. 225—246.

7. Bennett J. P., Resh H. M., Runeckles V. C. Apparent stimulations of plant growth by air pollutants.—Can. J. Bot., 1974, vol. 52, N 1, p. 35—41.
8. Bennett J. P., Oshima R. J. Carrot injury and yield response to ozone.—J. Amer. Soc. Hort. Sci., 1976, vol. 101, N 6, p. 638—639.
9. Bennett J. P., Runeckles V. C. Effects of low levels of ozone on plant competition.—J. Appl. Ecol., 1977, vol. 14, N 3, p. 877—880.
10. Bennett J. P., Runeckles V. C. Effects of low levels of ozone on crimson clover and annual ryegrass.—Crop. Sci., 1977, vol. 17, N 3, p. 443—445.
11. Bennett J. P., Oshima R. J., Lippert L. F. Effects of ozone on injury and dry matter partitioning in peper plants.—Env. Exp. Bot., 1979, vol. 19, N 1, p. 33—39.
12. Chronic ozone or sulphur dioxide exposures, or both, affect the early vegetative growth of soybean/Tingey D. C., Reinert R. A., Wickliff C., Heck W. W.—Can. J. Pl. Sci., 1973, vol. 53, N 4, p. 875—879.
13. Effect of ozone on the yield and plant biomass of a commercial variety of tomato/Oshima R. J., Taylor O. C., Braegelmann P. K., Baldwin D. W.—J. Env. Qual., 1975, vol. 4, N 4, p. 463—464.
14. Effects of chronic exposures to ozone on the growth of sunflower plants/Shimizu H., Motohashi S., Iwaki H. et al.—Env. Conts. Biol., 1981, vol. 19, N 4, p. 137—147.
15. Effects of chronic doses of ozone and sulfur dioxide on injury and yield of soybeans in open-top field chambers/Heagle A. S., Heck W. W. Rawlings J. O., Philbeck R. B.—Crop Sci., 1983, vol. 23, N 6, p. 1184—1191.
16. Effects of ozone and sulfur dioxide on tuber yield and quality of potatoes/Foster K. W., Timm H., Labanauskas C. K., Oshima R.J.—J. Env. Qual., 1983, vol. 12, N 1, p. 75—80.
17. Endress A. G., Grunwald C. Impact of chronic ozone on soybean growth and biomass partitioning.—Agriculture, Ecosystems and Environm., 1985, vol. 13, N 1, p. 9—23.
18. Fowler D., Cape J. N. Air pollutants in agriculture and horticulture.—In: Effects of Gaseous Air Pollution in Agriculture and Horticulture.—London et al.: Butterworth Sci., 1982, p. 3—26.
19. Grunwald C., Endress A. G. Foliar sterols in soybeans exposed to chronic levels of ozone.—Plant. Phys., 1985, vol. 77, N 1, p. 245—247.
20. Heagle A. S. Ranking of soybean cultivars for resistance to ozone using different ozone doses and response measures.—Env. Pol., Scr. A, 1979, vol. 19, N 1, p. 1—10.
21. Heagle A. S., Body D. E., Heck W. W. An open-top field chamber to assess the impact of air pollution on plants.—J. Env. Qual., 1973, vol. 2, N 3, p. 365—368.
22. Heagle A. S., Body D. E., Neely G. E. Injury and yield responses of soybean to chronic doses of ozone and sulfur dioxide in the field.—Phytopathol., 1974, vol. 64, N 1, p. 132—136.
23. Heagle A. S., Philbeck R. B., Knott W. M. Thresholds for injury, growth, and yield loss caused by ozone on field corn hybrids.—Phytopathol., 1979, vol. 69, N 1, p. 21—26.
24. Heagle A. S., Philbeck R. B., Letchworth M. B. Injury and yield responses of spinach cultivars to chronic doses of ozone in open-top field chambers.—J. Env. Qual., 1979, vol. 8, N 3, p. 368—373.
25. Heagle A. S., Spenser S., Letchworth M. B. Yield response of winter wheat to chronic doses of ozone.—Can. J. Bot., 1979, vol. 57, N 19, p. 1999—2005.
26. Heagle A. S., Letchworth M. B. Relationships among injury, growth, and yield responses of soybean cultivars exposed to ozone at different light intensivities.—J. Env. Qual., 1982, vol. 11, N 4, p. 690—694.
27. Heagle A. S., Letchworth M. B., Mitchell C. A. Injury and yield responses to peanuts to chronic doses of oozne in open-top field chambers.—Phytopathol., 1983, vol. 73, N 4, p. 551—555.
28. Heagle A. S., Cure W. W., Rawlings J. O. Response of turnips

- to chronic doses of ozone in open-top field chambers.—Env. Poll. (Ser. A), 1985, vol. 38, N 4, p. 305—319.
29. Heath R. L. Ozone.—In: Responses of Plants to Air Pollution. Acad. Press, 1975, p. 23—55.
30. Heggstad H. E., Bennett J. H. Impact of atmospheric pollution on agriculture.—In: Air Pollution and Plant Life. John Wiley & Sons Ltd, 1984, p. 357—395.
31. Horstman D. C., Nicholls A. O., Calder D. M. Growth responses of *Dactylis glomerata*, *Lolium perenne* and *Phalaris aquatica* to chronic ozone exposure.—Aust. J. Pl. Phys., 1980, vol. 7, N 5, p. 511—517.
32. Howell R. K., Koch E. J., Rose L. P. Field assessment of air pollution-induced soybean yield losses.—Agron. J., 1979, vol. 71, N 2, p. 285—288.
33. Jones T., Mansfield T. A. The effect of SO_2 on growth and development of seedlings of *Phleum pratense* under different light and temperature environments.—Env. Poll. (Ser. A), 1982, vol. 27, N 1, p. 57—71.
34. Kohut R., Laurence J. A. Yield response of red kidney bean *Phaseolus vulgaris* in incremental ozone concentrations in the field.—Env. Poll. (Ser. A), 1983, vol. 32, N 3, p. 233—240.
35. Kress L. W., Skelly J. M. Response of several eastern forest tree species to chronic doses of ozone and nitrogen dioxide.—Plant. Dis., 1982, vol. 66, N 12, p. 1149—1152.
36. Kress L. W., Miller J. E. Impact of ozone on soybean yield.—J. Env. Qual., 1983, vol. 12, N 2, p. 276—281.
37. Kress L. W., Miller J. E. Impact of ozone on grain sorghum yield.—Water, Air, and Soil Pollut., 1985, vol. 25, N 4, p. 377—390.
38. Kress L. W., Miller J. E., Smith H. J. Impact of ozone on winter wheat yield.—Env. Exp. Bot., 1985, vol. 25, N 3, p. 211—228.
39. Manning W. J., Feder W. A. Effects of ozone on economic plants.—In: Effects of Air Pollutants on Plants. Applied Sci. Publishers Ltd, London, 1976, p. 47—60.
40. Mudd J. B. Physiological and biochemical effects of ozone and sulphur dioxide.—In: Symp. Effects of Airborne Pollution on Vegetation, Warsaw, 1979, p. 1—6.
41. Oshima R. J. Effect of ozone on a commercial sweetcorn variety.—Pl. Dis. Rep., 1973, vol. 57, N 9, p. 719—723.
42. Oshima R. J., Bennett J. P., Braegelmann P. K. Effect of ozone on growth and assimilate partitioning in parsley.—J. Am. Soc. Hort. Sci., 1978, vol. 103, N 3, p. 348—350.
43. Pelt E. J., Pearson N. S. Ozone-induced reduction in quantity and quality of two potato cultivars.—Env. Poll. (Ser. A), 1984, vol. 35, N 4, p. 345—352.
44. Rebbeck J., Brennan E. The effect of simulated acid rain and ozone on the yield and quality of glasshouse-grown alfalfa.—Env. Poll. (Ser. A), 1984, vol. 36, N 1, p. 7—16.
45. Reich P. B., Amundson R. G. Low level O_3 and/or SO_2 exposure causes a linear decline in soybean yield.—Env. Poll. (Ser. A), 1984, vol. 34, N 4, p. 345—355.
46. Reinert R. A., Nelson P. V. Sensitivity and growth of five elatior begonia cultivars to SO_2 and O_3 , alone and in combination.—J. Amer. Soc. Hort. Sci., 1980, vol. 105, N 5, p. 721—723.
47. Reinert R. A., Weber D. E. Ozone and sulfur dioxide-induced changes in soybean growth.—Phytopathol., 1980, vol. 70, N 9, p. 914—916.
48. Sanders J. S., Reinert R. A. Weight changes of radish and marigold exposed at three ages to NO_2 , SO_2 , and O_3 alone and in mixture.—J. Am. Soc. Hort. Sci., 1982, vol. 107, N 5, p. 726—730.
49. Skärby L., Sellidén G. The effects of ozone on crops and forests.—Ambio, 1984, vol. 13, N 2, p. 68—72.
50. The effects of ozone on the growth, yield, and partitioning of dry matter in cotton/Oshima R. J., Braegelmann P. K., Flager R. B., Teso R. R.—J. Env. Qual., 1979, vol. 8, N 4, p. 474—479.

51. Tingey D. T., Heck W. W., Reinert R. A. Effect of low concentrations of ozone and sulfur dioxide on foliage, growth and yield of radish.—*J. Am. Soc. Hort. Sci.*, 1971, vol. 96, N 3, p. 369—371.
52. Unsworth M. H., Lesser V. M., Heagle A. S. Radiation interception and the growth of soybeans exposed to ozone in open-top field chambers.—*J. Appl. Ecol.*, 1984, vol. 21, N 3, p. 1059—1079.
53. Wallmsley L., Ashmore M. R., Bell J. N. B. Adaptation of radish *Raphanus sativus* L. in response to continuous exposure to ozone.—*Env. Poll. (Ser. A)*, 1980, vol. 23, N 3, p. 165—177.

ASSESSMENT OF OZONE EFFECT ON PLANT YIELD AND PHYTOMASS PRODUCTION

I. M. Kunina

*Natural Environment and Climate Monitoring Laboratory,
USSR State Committee for Hydrometeorology and Control
of Natural Environment/USSR Academy of Sciences*

Data obtained in long-term tests of the effect of low ozone concentrations on higher plant mass parameters have been summarized, and the relationship of plant biomass changes due to the impact of various ozone concentrations with ontogenesis stages, with relative duration of ozone impact, and test techniques has been examined.

ВНУТРИГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ УРОВНЕЙ ЗАКИСЛЕНИЯ ВОДОЕМОВ В СВЯЗИ С СЕЗОННЫМИ ИЗМЕНЕНИЯМИ ГИДРОМЕТЕОРОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ

Ю. В. Курилова

*Лаборатория мониторинга природной среды
и климата Госкомгидромета и АН СССР*

В последние годы среди проблем антропогенного воздействия загрязнений на природную среду большое внимание стало привлекать выпадение кислотных осадков, возникающих при взаимодействии антропогенных кислотообразующих веществ (и в первую очередь двуокиси серы) с водяными каплями облаков. Проблема эта начинает приобретать уже глобальные масштабы в связи с влиянием дальнего переноса кислотообразующих веществ [1].

Среди негативных экологических последствий закисления природной среды можно назвать не только непосредственное мгновенное влияние кислотных дождей на биоту суши, но и косвенный, накапленный эффект, проявляющийся в закислении почв и водоемов. Формирование интегрального закисления водоемов происходит при накоплении кислотообразующих веществ предварительно в покровах — снежном, почвенном, растительном, а позднее через процессы водообмена на водосборе и в водоемах. Таким образом, идет постепенное повышение уровня закисления водоемов, и в случае отсутствия компенсирующих буферных карбонатных пород на водосборе кислотность водоемов может достигать критических для существования водной биоты значений.

Особую роль играет накопление кислотообразующих веществ в снежном покрове за зимний период, поскольку их реализация и поступление в водоем поверхностным стоком происходит интенсивно за короткий промежуток весеннего снеготаяния, создавая критические для биоты водоемов условия, так называемые условия pH-шока [2].

Действительно, за последние десятилетия в ряде районов мира, наиболее подверженных закислению (например, в Скандинавии и Канаде), обнаружены экологические последствия закисления, которые проявились в постепенной деградации пресноводных экосистем — в изменении их структуры и режима функционирования, а также в уменьшении интенсивности производственных процессов. Отдельные водоемы Скандинавии стали экологически мертвыми [2].

Настоящая статья посвящена выявлению роли изменчивых гидрометеорологических условий и процессов, в частности водообмена на водосборе обеспечивающих выщелачивание, переносы и накопление кислотообразующих веществ на водосборах.

Исследования были основаны на 10-летних рядах регулярных и достаточно частых наблюдений за химическим составом воды и гидрометеорологическими характеристиками трех малых водо-

сборов — логов Валдайского озера, проводившихся Валдайским филиалом ГГИ. Изучались три лога с различными площадями водосборов и ландшафтными характеристиками: лесной лог Таженый ($0,45 \text{ км}^2$), полевой естественный лог Усадьевский ($0,36 \text{ км}^2$) и полевой антропогенно трансформированный лог Архиерейский ($2,68 \text{ км}^2$).

Столь же длительные наблюдения за кислотностью воды проводились и на трех плесах самого Валдайского озера, однако они показали достаточно высокие ($\text{рН} = 7,0 \dots 8,0$) и устойчивые уровни в щелочной части шкалы кислотности. Последнее объясняется очень глубоким (около 60 м) врезом Валдайского озера и наличием глубинного залегания в нем карбонатных буферных пород.

Значения рН в замыкающих створах трех указанных логов-водосборов преимущественно также находятся в щелочной части шкалы рН , хотя в экстремальных условиях весеннего половодья они опускались до показателя кислой реакции $\text{рН} = 6,0$. В неустойчивом к антропогенному закислению районе Скандинавии в период весеннего рН -шока кислотность повышается до значений $\text{рН} = 5,0$ и менее, что вызывает там массовую гибель рыбы.

Хотя, как говорилось выше, абсолютные значения рН на трех исследуемых логах сравнительно высоки, они испытывают заметные колебания. Поэтому их анализ в комплексе с детальными гидрометеорологическими характеристиками может быть и будет использован ниже для изучения физических механизмов формирования условий закисления в зависимости от внешних переменных гидрометеорологических характеристик (осадков, толщины снежного покрова, осенне-зимнего промерзания почв, температуры поверхности почв, глубины залегания грунтовых вод) и с учетом постоянных ландшафтных факторов (состава почв на разных горизонтах и глубины врезов водоемов).

На основе комплексного анализа графиков годовых изменений перечисленных характеристик на трех указанных водосборах за 10-летний период было установлено существование характерных циклов внутригодовых изменений рН с определенным типовым пилообразным профилем с несколькими минимумами и максимумами рН .

С другой стороны была показана взаимосвязанность этих изменений с внутригодовыми изменениями комплекса гидрометеорологических характеристик, определяющих водность (влажность) года.

В течение всех 10 рассмотренных лет два основных минимума рН оказывались приуроченными к весенним и осенним переходным периодам (рис. 1), причем абсолютный в году минимум рН всегда наблюдался весной, что объясняется поступлением в водоем за короткий период весеннего половодья всех накопленных в снеге за длительный зимний период кислотообразующих веществ (табл. 1, см. рис. 1). Дополнительный фактор, способствующий понижению кислотности водоема в этот период рН -шока, —

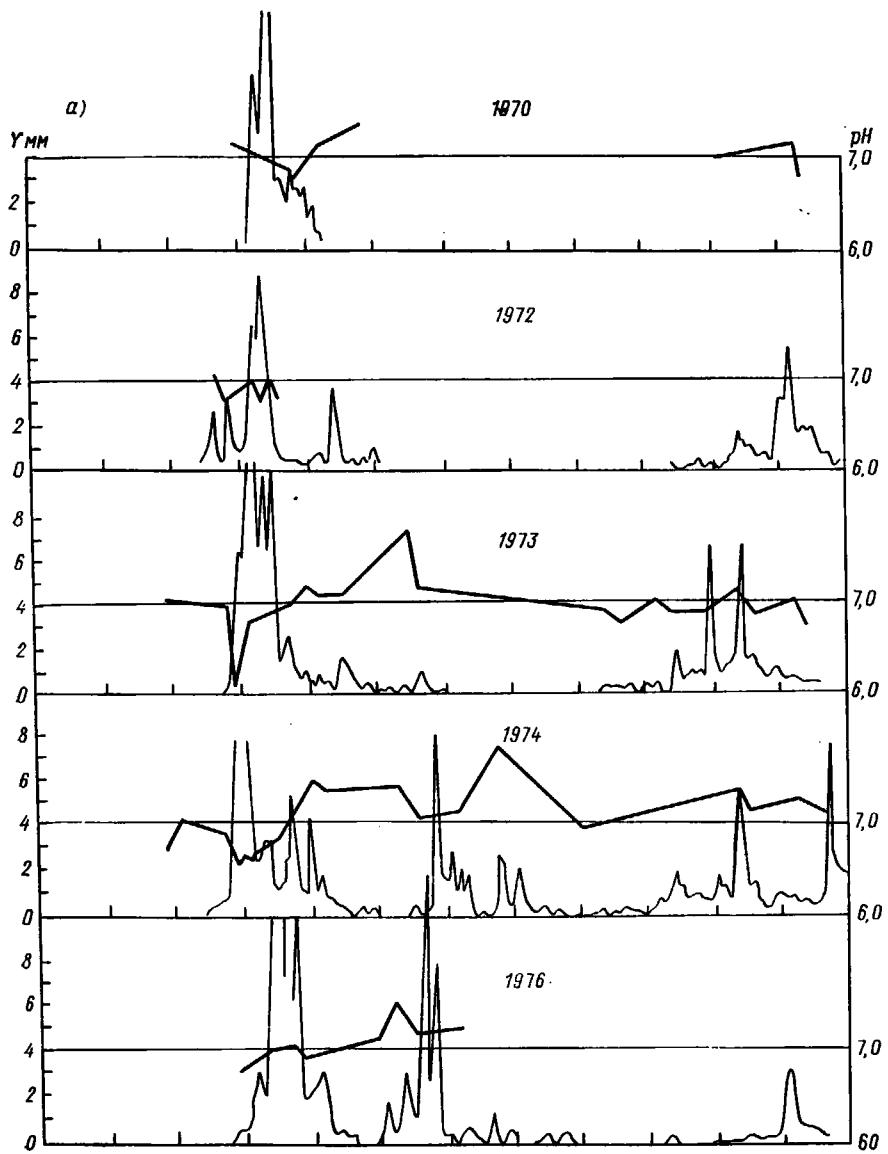
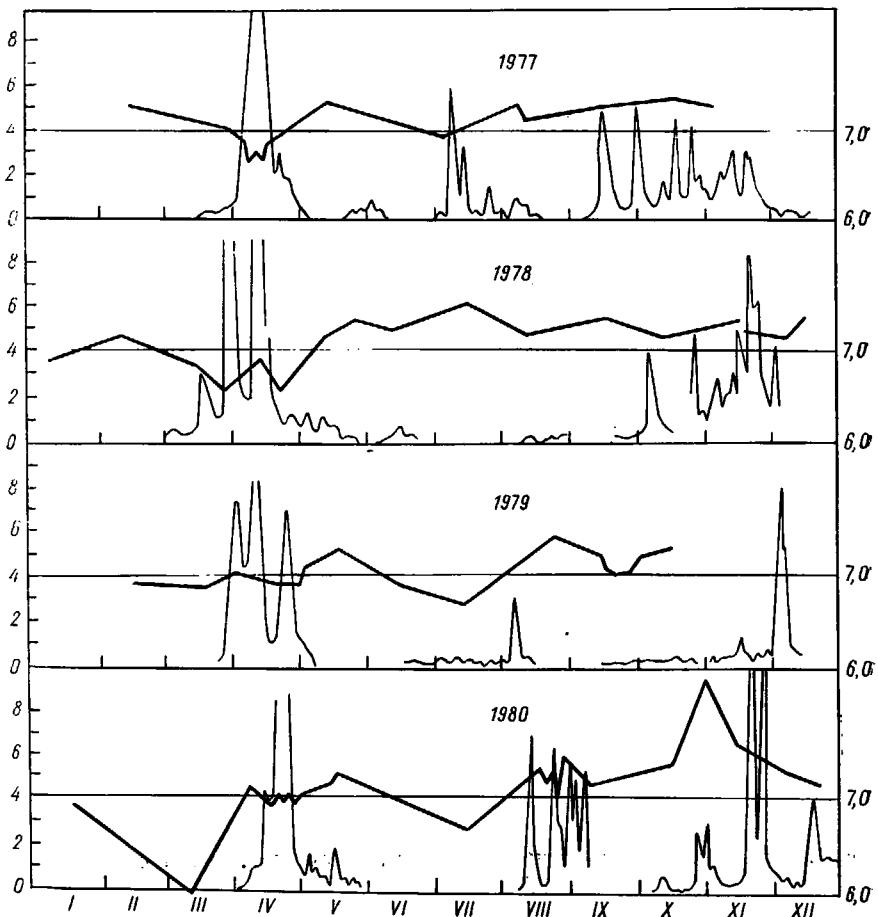


Рис. 1. Внутригодовые изменения показателя кислотности рН и стока для



полевого лога Усадьевского (а) и лесного лога Таежного (б) за разные годы.

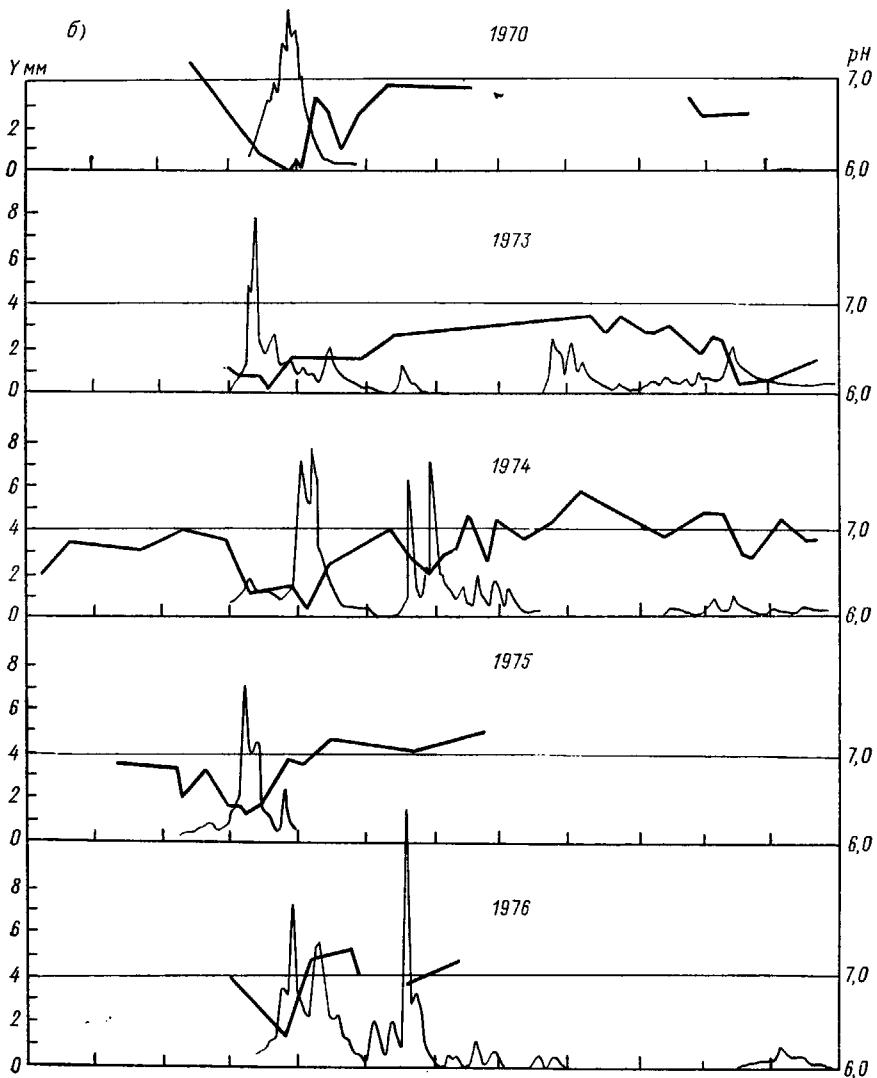
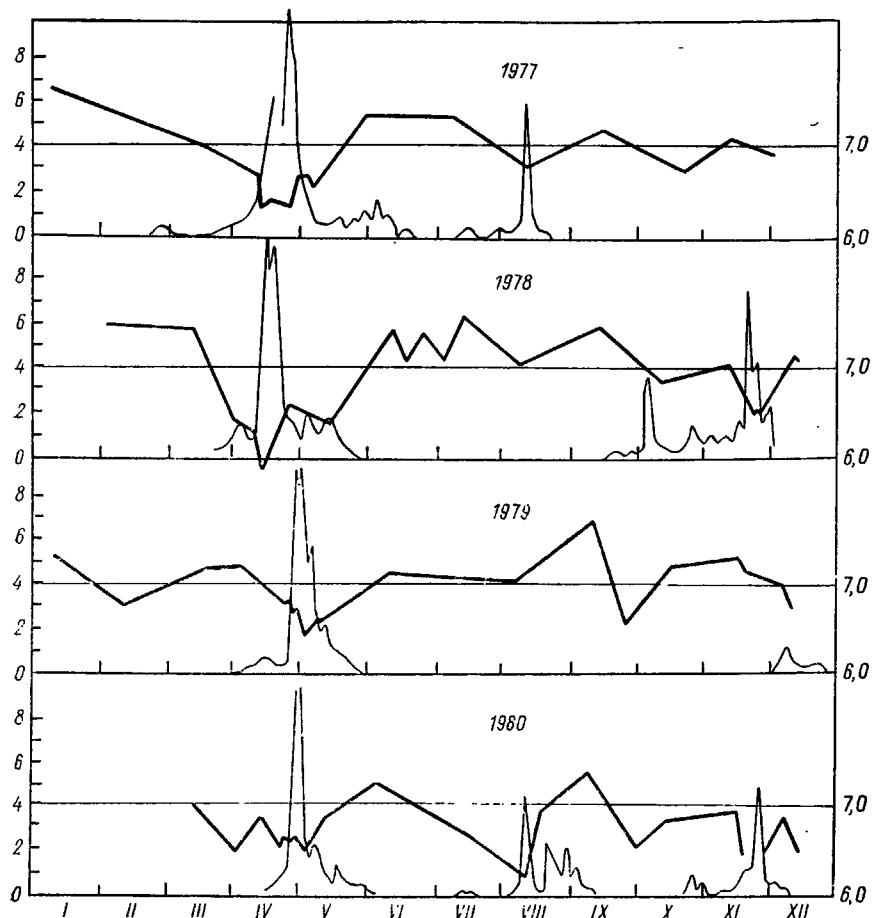


Рис. 1. Внутригодовые изменения показателя кислотности рН и стока для



полевого лога Усадьевского (а) и лесного лога Таежного (б) за разные годы.

Таблица 1

Соответствие пиков гидрографов стока (ПГ) минимумам pH

Год	Полевой водосбор Усадьевский			Лесной водосбор Тяжелый		
	весенний	летний	осенний	весенний	летний	осенний
1970	IV ПГ—мин. pH	—	XII ПГ—мин. pH	IV ПГ—мин. pH	—	—
1972	IV ПГ—мин. pH	—	X ПГ—мин. pH	—	—	—
1973	III ПГ—мин. pH	—	XI ПГ—?	IV ПГ—мин. pH	IX мин. pH	XI мин. pH
1974	IV ПГ—мин. pH	VII ПГ—мин. pH, IX мин. pH	XI ПГ—мин. pH	V ПГ—мин. pH	VI ПГ—мин. pH, VII ПГ—мин. pH, VIII ПГ—мин. pH	X мин. pH XI мин. pH
1975	—	—	—	IV ПГ—мин. pH	—	—
1976	IV ПГ—мин. pH	—	—	IV ПГ—мин. pH V ПГ—?	VI ПГ—мин. pH	—
1977	IV ПГ—мин. pH	—	IX ПГ—? X ПГ—? XI ПГ—?	IV ПГ—мин. pH	VIII ПГ—мин. pH	X мин. pH
1978	III ПГ—мин. pH IV ПГ—?	—	X ПГ—? XI ПГ—?	IV ПГ—мин. pH	VIII мин. pH	X ПГ—мин. pH XI ПГ—мин. pH
1979	IV ПГ—?	VII мин. pH, IX мин. pH	—	V ПГ—мин. pH	VIII ПГ—мин. pH, IX мин. pH	XII ПГ—мин. pH
1980	IX ПГ—мин. pH	VII мин. pH	—	V ПГ—мин. pH	VIII ПГ—мин. pH, X мин. pH	XI ПГ—мин. pH

Приимечание. ПГ — мин. pH полводные и паводочные минимумы pH; мин. pH — беспаводочный мин. pH; ПГ — ? — мин. pH не разрешены из-за редкости наблюдений, римские цифры — месяцы.

сильное разбавление буферных бикарбонатных веществ за счет большого количества поступившей воды.

Осенний минимум pH формируется под влиянием затяжных осенних дождей. В течение лета появляются также дополнительные, но менее глубокие минимумы pH иной природы, приуроченные к периодам активизации летних осадков (см. рис. 1 и табл. 1). Меньшую глубину летних минимумов pH (которые, как будет показано ниже, формируются в большинстве случаев за счет ограниченного по объему грунтового стока), можно объяснить меньшим разбавлением буферных бикарбонатов в водоеме.

В годовых циклах pH как на полевом (рис. 1 а), так и на лесном (рис. 1 б) логах-водосборах летний минимум pH появляется, как правило, в разные годы на третьем месяце после весеннего минимума pH. При этом на крупном водосборе Архиерейском (2,68) внутригодовой цикл практически от года к году неизменен, тогда как на малых логах Усадьевском (0,45) и Таежном (0,35) межгодовые особенности проявляются в некотором смещении сроков наступления частных максимумов и минимумов.

Анализ внутригодовых изменений pH совместно с внутригодовыми изменениями условий увлажнения, выраженных через сток и осадки, показал, что подавляющее большинство минимумов pH в весенний и осенний периоды соответствуют пикам гидрографа стока, как весеннего половодного, так и осеннего паводочного, т. е. кислотность и сток находятся строго в фазе в весенний и осенний периоды. Это совпадение существенно для весенних и осенних условий как на полевом (88 и 83 % соответственно), так и на лесном (92 и 100 % соответственно) водосборах.

В отдельных случаях весной (12 %) и осенью (17 %) на полевом водосборе пик гидрографа стока не сопровождается четко выраженным минимумом pH. Подобные ситуации можно объяснить влиянием соответствующих типов циркуляции атмосферы, при которых исключен дальний перенос кислотообразующих веществ и их поступление на анализируемый водосбор. Характерно, что на лесном водосборе Таежном такая ситуация (отсутствие минимума pH при максимуме стока) практически не наблюдается. В летних условиях неглубокие и не резкие минимумы pH, которые формируются на полевом водосборе постоянно, а на лесном в 36 % случаев, имеют совсем иную природу и образуются без пиков гидрографа стока. Эти минимумы pH формируются в достаточно засушливых условиях летом при сухой почве и низком уровне грунтовых вод (180—22 см) или при пересыхании почвы на глубине 200 см и при незначительных осадках (от 30 до 60 мм за несколько дней).

Такие осадки не могут сформировать в этих условиях, достаточно засушливых, поверхностный сток, а просачиваются в почву в виде грунтового стока. Это подтверждается повышением уровня грунтовых вод в периоды таких беспаводочных минимумов pH. Косвенным подтверждением механизма грунтового стока, формирующего беспаводочные минимумы pH, является также непре-

менное появление их на лесном логу, структура почвы которого более благоприятствует внутрипочвенному грунтовому стоку, чем почвы полевого участка.

Характерно, что на лесном водосборе минимумы рН обычно глубже ($\Delta \text{pH} = 0,4 \dots 1,0$), чем на полевом ($\Delta \text{pH} = 0,3 \dots 0,8$). Этот факт, по-видимому, свидетельствует о подкисляющей роли лесных почв и лесной растительности при прохождении грунтового стока, в отличие от бикарбонатных пород на водосборе, которые, как известно, снижают кислотность стока по сравнению с кислотностью поступающих осадков.

Ограниченный объем почвенного стока, поступающего в замыкающий створ, с одной стороны содержит меньшее количество кислотообразующих веществ, а с другой — уменьшает разбавление демпифицирующих бикарбонатов в водоеме. Оба эти фактора, связанные с ограниченным объемом воды при беспаводочном минимуме рН, объясняют причины более слабо выраженного минимума, чем в паводочных ситуациях.

Как показало сравнение с кислотностью свободных осадков, кислотность под кронами различных деревьев уменьшается по-разному: рН соснового лога в целом ниже рН елового, рН таежного лога близко к рН елового; рН при подствольных измерениях в общем ниже, чем при подкроновых, что говорит о существенной роли кронового и стволового накопления кислотообразующих веществ; рН болотных ландшафтов оказалось различным для верховых, низовых и переходных болот (рис. 2).

Проведенный комплексный анализ внутригодовых изменений рН и гидрометеорологических характеристик увлажнения позволяет сказать, что рН зависит от увлажнения водосбора, причем годовой ход рН коррелирует с годовым ходом увлажнения водосбора и в большинстве случаев с годовым ходом стока для влажных осенне-весенних периодов $\text{pH} = f(Y_{\max})$. Для засушливых летних условий, когда питание водоемов идет за счет грунтового стока, увлажнение определяется суммой осадков.

Относительно количественных оценок зависимости $\text{pH} = f(Y_{\max})$ (рис. 3) можно сказать, что для паводков она проявляется достаточно четко, причем для лесного Таежного водосбора рН более чувствительно к значению Y_{\max} , чем для полевого лога Усадьевского (больше наклон кривой на рис. 3).

Для пиков гидрографа весеннего половодья такой зависимости практически не наблюдается (см. рис. 3), причем для полевого лога Усадьевского отсутствие зависимости проявляется в веерном разбросе точек на графике, увеличивающемся с увеличением максимального значения гидрографа стока. Это объясняется тем фактом, что максимум гидрографа весеннего половодья в отличие от летних паводков, определяется не только объемом воды, накопленной в снеге, к которому пропорционально накопление кислотообразующих веществ, но и предшествовавшим состоянием водосбора, которое также требует учета (предшествовавшее осенне промачивание, зимнее промерзание, темпы весеннего оттаивания).

ния). Последние условия и обеспечивают изменчивость максимального стока, тогда как для лесного водосбора Таежного отсутствие такой зависимости, напротив, проявляется в малом разбросе значений как pH , так и $Y_{max} \cdot (\Delta pH) = 0,4$, $\Delta Y_{max} = 5\ldots$

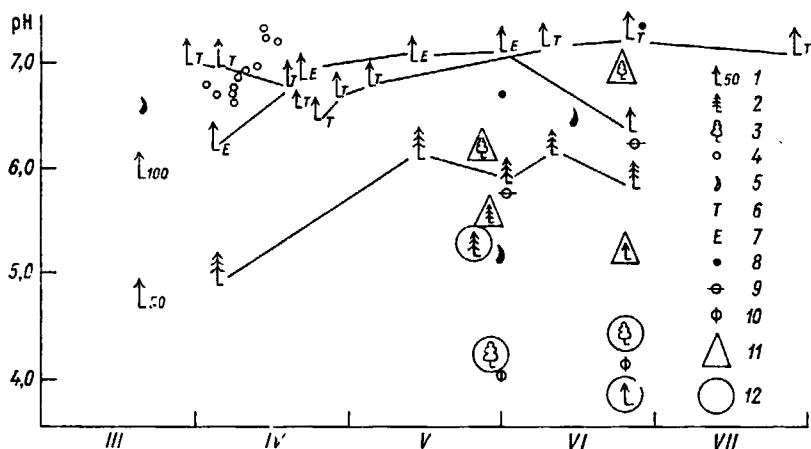


Рис. 2. Значения pH для различных ландшафтов Валдая, измеренные в разные месяцы 1986 г.

Условные обозначения: 1 — ель (в скобках дан возраст деревьев); 2 — сосна; 3 — осина; 4 — агрометплощадка; 5 — свободные осадки; 6 — водосбор Таежный; 7 — еловый лог; 8—10 — соответственно низовье, промежуточное, верховое болото; 11 — подкроновые измерения; 12 — подствольные измерения.

12 л/с). Это еще раз подтверждает известное положение о стабильности условий формирования стока в лесных водосборах, а также свидетельствует о высокой устойчивости здесь условий

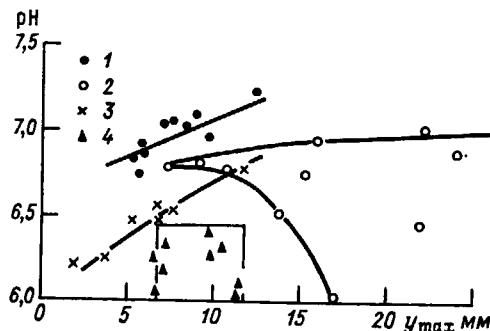


Рис. 3. Зависимости pH от пика гидрографа стока.

1 — лог Усадьевский, паводки; 2 — лог Усадьевский, весенне полноводье; 3 — лог Таежный, паводки; 4 — лог Таежный, весенне полноводье.

закисления. Сохранение устойчивого диапазона значений pH в лесных условиях, большая чувствительность лесных водосборов к максимальному значению паводочного стока, а также большая абсолютная величина pH свидетельствуют о подкисляющем влиянии хвойных лесов и лесных подзолистых почв. Поэтому при

выявлении антропогенно спровоцированных закислений озер необходимо учитывать и естественную подкисляющую способность лесных ландшафтов, особенно хвойных.

Кроме того, следует отметить большую чувствительность озер, расположенных в зоне хвойных лесов к антропогенным закислениям.

Поскольку способность водосбора демпфировать (понижать) или повышать уровень закисления вод определяется его геологобиологическим строением, то важнейшим показателем водосбора является учет площадей распространения бикарбонатных демпфирующих пород, с одной стороны, и типов подкисляющей лесной растительности, с другой.

Учет пространственного распределения лесов, усиливающих закисление, и бикарбонатных пород, демпфирующих его, так же как и знание закономерностей соотношения внутригодовых циклов водности и закисления водосборов будут способствовать организации оптимальной и экономичной системы биомониторинга закисления пресноводных водоемов. При этом существенный экономический эффект даст организация такой сети биомониторинга пресноводных экосистем, которая использовала бы уже существующие гидрометеорологические сети для получения интегральной оценки состояния увлажнения всего водосбора.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Кислотные дожди/Ю. А. Израэль, И. М. Назаров, А. Я. Прессман и др.—Л.: Гидрометеоиздат, 1983, 205 с.
2. A Henriksen Acidification of fresh water—a large scale titration.—Proc. of International Conference Ecological Impacts of Acid Precipitations. SNSF Project, Sandefjord, Norway, 1980, p. 68—74.

INTRA-ANNUAL CHANGES IN THE LEVELS OF WATER RESERVOIR ACIDIFICATION RELATED TO SEASONAL VARIATIONS OF HYDROMETEOROLOGICAL PROCESSES

J. V. Kurilova

*Natural Environment and Climate Monitoring Laboratory,
USSR State Committee for Hydrometeorology and Control
of Natural Environment/USSR Academy of Sciences*

Generalization of 10-year series of observations of pH in three minor tributaries to the Valdai Lake and of the hydrometeorological characteristics of valley drainage basins of these tributaries has enabled to identify the patterns of acidification seasonal changes. The effect of landscape features on acidification is shown along with the effect of hydrometeorological conditions, first of moistening, on intraseasonal peculiarities of water reservoir acidification.

РЕЗУЛЬТАТЫ ЛИХЕНОМЕТРИЧЕСКОГО ОБСЛЕДОВАНИЯ РЕЗЕРВАТНОЙ ЗОНЫ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА ЛИТОВСКОЙ ССР

|Л. М. Филиппова|, С. М. Семенов

*Лаборатория мониторинга природной среды
и климата Госкомгидромета и АН СССР*

A. B. Пчелкин

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

A. B. Шимкус, Р. A. Юкнис

Литовская сельскохозяйственная академия Госагропрома СССР

Национальный парк Литовской ССР является одним из основных объектов исследования по программе экологического мониторинга. В качестве одного из фоновых биополигонов Госкомгидромета в Северо-западном регионе СССР в настоящее время выбрана резерватная зона упомянутого парка. В 1986 г. там начата реализация программы фоновых биологических наблюдений [2], в том числе лихенометрических, дендрометрических, почвенных и некоторых других. Базовое обследование выполнялось силами специалистов Лаборатории мониторинга природной среды и климата Госкомгидромета и АН СССР, Литовской сельскохозяйственной академии (ЛитСХА), Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова. Программа наблюдений будет в дальнейшем осуществляться лабораторией мониторинга леса при ЛитСХА на базе методических подходов, отработанных в ходе упомянутого базового обследования. В данной статье приводятся результаты базовой лихенометрической съемки.

Игналинский национальный парк Литовской ССР расположен на территории Игналинского и Утенского районов республики. Парк и его окрестности свободны от крупных промышленных комплексов и других мощных локальных источников антропогенного воздействия. Экосистема национального парка характерна для лесных экосистем Прибалтики. Таким образом, этот национальный парк, обладающий необходимым природоохранным режимом является естественным объектом для реализации программы фонового глобального и регионального мониторинга.

В качестве биологического полигона для осуществления программы фонового глобального экологического мониторинга была выбрана резерватная зона Игналинского национального парка, занимающая 11 кварталов (500×1000 м) лесонасаждений.

Тип леса в резерватной зоне можно охарактеризовать как сняк бруснично-черничный.

Кустарники и кустарнички представлены видами *Galuna vulgaris*, *Vaccinium Myrtillus*, *Vaccinium idae*, эпигейные мхи — *Pleurozium Schreberi* (Brid.) Mitt., *Dicranum undulatum* Brid.,

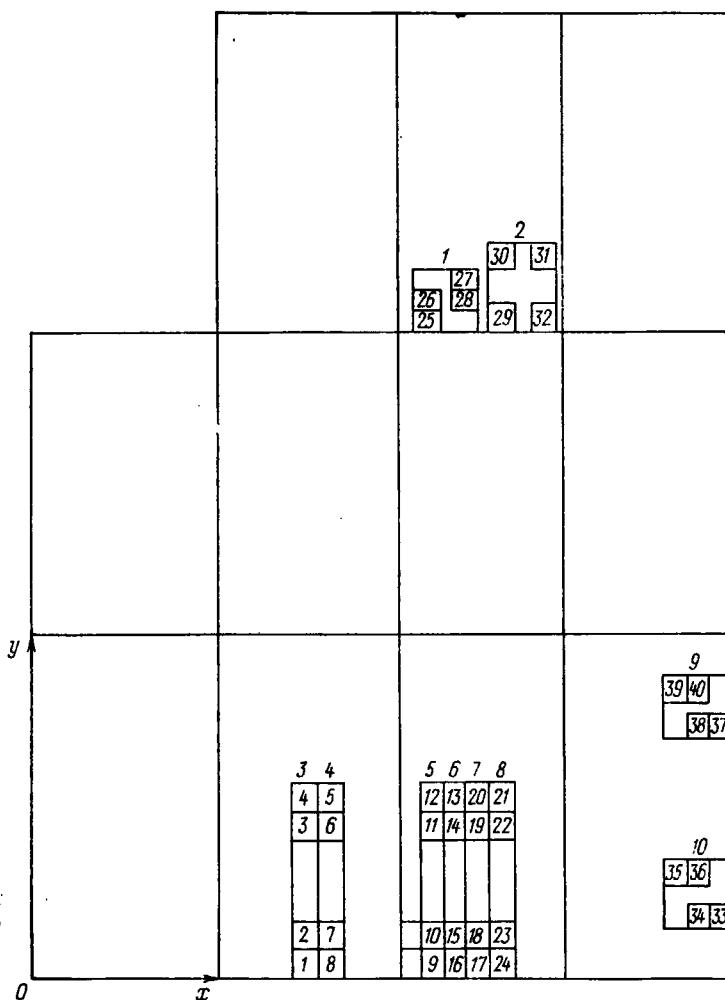


Рис. 1. Схема расположения пробных площадок в резерватной зоне в 1986 г.

Calomagrostis epigeios, эпигейные лишайники — *Cladonia rangiferina* (L.) Web.

В табл. 1 приведены некоторые характеристики древостоев в тех выделах, где закладывались лихенометрические пробы.

В ходе лихенометрического обследования резерватной зоны были обследованы 40 пробных площадок из числа обследованных.

Таблица 1

Некоторые характеристики древостоев резерватной зоны

Выдел	Сомкнутость	Возраст, число лет	Высота, м	Подрост	Подлесок
1	0,6	165	33	Ель	Рябина, береза
2	0,65	131	28	Ель, береза	Можжевельник, рябина, крушина ложная
3	0,7	45	20	Ель, береза	Можжевельник, рябина, жимолость, ива
4	0,6	154	27	Ель, сосна, береза	Можжевельник, рябина
5	0,7	46	18	Ель, сосна	—
6	0,6	171	27	Ель, сосна	—
7	0,7	44	19	Ель, береза	Крушина ложная, можжевельник
8	0,6	170	26	Ель, сосна	Береза
9	0,7	51	21	Ель, береза	Можжевельник, рябина
10	0,7	38	17	Ель	Береза, крушина ложная

лесоэкологической экспедицией Лаборатории мониторинга леса при ЛитСХА. На каждой из этих площадок были изучены три дерева основной лесообразующей породы — *Pinus sylvestris*. Схема расположения пробных площадок дана на рис. 1.

Несистематическое расположение проб в пространстве обусловлено тем, что в других выделах в течение времени существования древостоев проводилась хозяйственная эксплуатация (а также рядом других причин).

В результате камеральной обработки образцов, собранных по методике Инсарова — Пчелкина [1], были обнаружены следующие виды лишайников:

1) *Biatora* sp., 2) *Cetraria glauca*, 3) *Chaenotheca melanophaea*, 4) *Cladonia* sp., 5) *Hypogymnia physodes*, 6) *Lecanoza chlorona*, 7) *Lecidea scalaris*, 8) *Parmeliopsis ambigua*, 9) *Parmeliopsis pallescens*, 10) *Pseudevernia furfuracea*.

Таким образом, эпифитная лихенофлора резерватной зоны отличается сравнительной бедностью форм. Кроме того, следует отметить отсутствие кустистых лишайников и значительную угнетенность листоватых лишайников, о чем говорит частая встречаемость поврежденных талломов не только синильных, но и ювелирных особей.

Результаты обследования эпифитной лихенофлоры методом линейных пересечений позволили установить показатели общего покрытия. Необходимая для этого информация собрана в табл. 2.

Таблица 2

Общее покрытие лишайников-эпифитов (длина пересечения с мерной лентой на высоте 1,5 м от комля)

№ площадки	x м	y м	C ₁ см	L ₁ см	C ₂ см	L ₂ см	C ₃ см	L ₃ см
1	510	20	35,5	5,6	51,5	3,2	62,0	4,4
2	810	55	62,0	9,8	41,5	4,0	52,0	6,8
3	810	370	65,5	4,8	46,0	4,7	59,0	10,6
4	810	405	72,5	5,8	47,0	4,0	63,5	5,0
5	860	405	141,0	11,9	146,0	3,7	146,0	16,0
6	860	370	152,0	2,8	93,0	2,3	113,0	5,2
7	860	55	138,0	21,7	112,0	10,2	128,0	10,1
8	860	20	99,5	10,0	110,0	9,5	121,0	38,4
9	1055	20	59,0	12,9	64,0	15,8	58,0	5,8
10	1055	55	52,0	8,9	69,0	17,0	55,0	10,9
11	1055	370	61,0	5,9	42,0	3,2	52,0	9,0
12	1055	405	55,0	11,1	47,0	3,2	60,0	14,1
13	1105	405	122,0	8,6	133,0	4,9	165,0	10,7
14	1105	370	98,0	4,0	117,0	5,6	109,0	2,8
15	1105	55	100,0	5,9	114,0	4,0	130,0	12,0
16	1105	20	109,0	4,5	108,0	10,2	116,0	4,3
17	1155	20	47,0	2,5	68,0	11,3	40,0	5,4
18	1155	55	54,0	5,7	44,5	7,4	59,0	4,4
19	1155	370	34,0	5,2	53,5	6,3	51,0	8,2
20	1155	405	36,5	7,7	61,0	15,5	93,0	6,7
21	1205	405	112,0	9,7	119,0	4,8	123,0	4,1
22	1205	370	120,0	5,1	157,0	6,8	123,0	4,1
23	1205	55	109,0	6,7	82,0	9,5	99,0	14,3
24	1205	20	92,0	6,8	107,0	1,7	123,0	3,0
25	1080	2020	148,0	5,2	115,0	0,4	97,0	2,1
26	1080	2055	135,0	1,7	132,0	2,1	107,5	3,1
27	1140	2125	36,0	2,8	133,5	7,8	121,5	2,5
28	1140	2090	127,0	3,6	128,0	6,4	120,0	3,0
29	1275	2020	37,5	2,5	121,0	5,6	118,0	2,9
30	1275	2125	122,5	7,3	136,0	5,3	104,0	5,3
31	1365	2125	124,5	4,8	94,5	2,5	121,0	2,7
32	1365	2020	119,0	9,0	129,0	12,2	138,0	6,2
33	1980	1325	60,0	15,5	39,0	25,1	44,5	5,6
34	1945	1325	36,5	3,0	48,0	11,4	66,0	15,3
35	1910	2675	95,0	2,1	55,0	8,4	47,0	8,3
36	1945	2675	69,0	2,1	51,0	8,0	41,0	5,6
37	1980	825	84,0	10,1	48,5	7,9	68,0	10,8
38	1945	825	37,0	13,6	48,5	6,8	79,5	14,1
39	1910	930	63,0	12,0	49,0	4,1	79,0	10,7
40	1945	930	51,0	14,7	59,0	5,3	73,0	11,5

Приложение. x, y — оси системы координат на рис. 1, C_i — длина окружности поперечного сечения ствола дерева на высоте 1,5 м от комля, L_i — общее покрытие.

Учитывая, что абсолютное покрытие лишайников на деревьях главной породы зависит от возраста, при обработке данных мы приводили покрытия к условно 100-летнему возрасту древостоя с помощью формулы

$$L_{100} = L + (t - 100) \beta,$$

где t — возраст древостоя (число лет), L — десятичный логарифм измеренного покрытия (см), $\beta = -0,14 \cdot 10^{-2}$ есть коэффициент регрессии, характеризующий возрастной тренд.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Статистическая обработка результатов наблюдений, выполненная с помощью специального алгоритма типа [3] на ЭВМ СМ-4, позволила установить следующие характеристики поля параметра L_{100} в пространстве:

Среднее L_{100}	0,8
Дисперсия L_{100}	$0,129 \cdot 10^{-1}$
Среднеквадратическое отклонение L_{100}	0,11
Дисперсия L_{100} в пробе	$0,57 \cdot 10^{-1}$

Анализ обнаружил сильнейшую корреляцию результатов оценок L_{100} между пробами — характерный радиус этой корреляции много больше диаметра резервата.

Разрешающая способность показателя L_{100} достаточно удовлетворительна — возможно обнаружение измерений L_{100} примерно на $\pm 25\%$ исходного значения и более.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Инсаров Г. Э. Об учете лишайников-эпифитов на стволах деревьев.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем.— Л.: Гидрометеоиздат, 1982, т. 5, с. 25—32.
2. Методологические аспекты осуществления фонового мониторинга состояния биоты суши/Ю. А. Израэль, Л. М. Филиппова, Г. Э. Инсаров и др.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем.— Л.: Гидрометеоиздат, 1986, т. 9, с. 8—21.
3. Семенов С. М., Козин В. Н., Инсаров Г. Э. Оценка параметров экспоненты автоковариационной функции по экспериментальным данным.— Бюллетень ОФАП Госкомгидромета, 1985, № 4.

THE RESULTS OF LICHENOMETRIC SURVEY IN THE RESERVE ZONE OF THE LITHUANIAN NATIONAL PARK

L. M. Filippova, S. M. Semenov

*Natural Environment and Climate Monitoring Laboratory,
USSR State Committee for Hydrometeorology and Control
of Natural Environment/USSR Academy of Sciences*

A. V. Pchiolkin

Moscow State University

A. B. Shimkus, R. A. Juknis

*Lithuanian SSR Agricultural Academy,
USSR Agro-industrial Committee*

The layout of lichenometric survey, performed in the Lithuanian National Park in 1986 is presented, as well as observational data collected. Methods of data display and processing are described, and the estimate of average epiphytic lichen covering and its variance are presented.

РОСТ И ПРОДУКТИВНОСТЬ ДРЕВЕСНОГО ЯРУСА ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ В УСЛОВИЯХ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ПРИРОДНОЙ СРЕДЫ

P. A. Юкнис, M. I. Лекене

*Лаборатория мониторинга леса при Литовской сельскохозяйственной академии
Госагропрома СССР*

Загрязнение природной среды следует рассматривать как качественно новый внешний фактор, к воздействию которого биота эволюционно неприспособлена. Воздействие загрязняющих веществ приводит к негативным изменениям природных экосистем, снижению их устойчивости, видового разнообразия и продуктивности. В конечном итоге ухудшение состояния природной среды является фактором, ограничивающим возможности и темпы дальнейшего социально-экономического развития общества.

Хотя первые факты поражения лесов промышленными выбросами были отмечены уже в середине прошлого столетия [26], еще сравнительно недавно усыхание и повреждение лесов под воздействием загрязняющих веществ рассматривалось в основном как чисто локальное явление. И лишь в конце 1970-х, начале 1980-х годов появились тревожные сигналы о поражении лесов на обширных территориях некоторых стран Западной и Центральной Европы, которое распространялось далеко за пределы зон влияния конкретных промышленных центров. В лесоводственной и экологической литературе вместо теоретических рассуждений о возможностях поражения лесов в региональном и глобальном масштабах появился вопрос, отражающий крайнюю обеспокоенность: что ожидает наши леса? Идет ли дело к лесоводственной катастрофе? [17]. А всего 2—3 года спустя научные журналы запестрели заголовками: «Леса Польши под угрозой»; «Швейцарские лесовладельцы перед угрозой гибели лесов»; «ФРГ — кладбище леса»; «Смерть лесов»; «Крупнейшая катастрофа в природе» и т. д. [18, 21, 29].

По данным за 1985 г. [21] поврежденные леса в ФРГ составляют 50 %, Швейцарии — 34 %, Чехословакии — 27 %, Австрии — 26 %, ГДР — 12 %, Польше — 7 %. Увеличение площади пораженных лесов за последние годы происходит с необычайной скоростью. Для ФРГ приводятся такие цифры: 1982 г.— 8 %, 1983 г.— 34 %, 1984 г.— 50 % [28]. Если даже сделать некоторую скидку на возможную переоценку темпов роста площади пораженных лесов за счет усовершенствования методов диагностики поражений, сведения все же крайне тревожные. Такое небывалое по масштабам повреждение и усыхание лесов, охватывающее целые регионы Европейского континента, расценивается как наиболее оструя экологическая катастрофа современности, которая выявила явную не подготовленность науки и практики не только к принятию необходимых мер по предотвращению дальнейшего развития этого

негативного процесса, но и для его понимания и выявления конкретных причинных связей.

Среди причин данных явлений наряду с различными загрязняющими веществами указываются неблагоприятные климатические условия (холодные зимы конца 1970-х и засушливые летние периоды начала 1980-х годов), инвазии вредителей и эпидемии различных болезней, лесонодственны ошибки (разведение лесных монокультур, которые отличаются пониженной стабильностью) и т. д. Однако большинство специалистов сходятся во мнении, что в данном случае действует, как это в природе обычно и бывает, целый комплекс факторов, хотя основным фактором, обуславливающим нынешнее широкомасштабное ухудшение состояния лесов и их усыхание, является загрязнение, а остальные лишь усугубляют отрицательное воздействие [26, 29].

Анализ данных различных авторов о поражении лесов в ряде Европейских стран показывает, что наиболее остро этот процесс проявляется в регионах, где долгосрочные негативные процессы хронического закисления природной среды, обусловленные в основном дальним переносом загрязняющих веществ, перекрываются прямым воздействием местных промышленных центров и комплексов.

В нашей стране повреждение лесов наблюдается преимущественно локально, вокруг наиболее крупных промышленных центров и комплексов. Сбор информации о поврежденных промышленными выбросами лесах, исследования и наблюдения за их состоянием и ростом до сих пор производятся фрагментарно, разобщенными силами отдельных организаций и исполнителей. Эти исследования сосредоточены вокруг наиболее крупных объектов загрязнения. Информация о реальном состоянии лесов в условиях фоновых региональных уровней загрязнения природной среды, которые, как показывает горький опыт стран Центральной и Западной Европы, представляют основную опасность будущему наших лесов, практически отсутствует даже в регионах наиболее интенсивной антропогенной нагрузки. Также практически отсутствует и информация о фактических уровнях загрязнения природной среды на территориях, находящихся вне зоны прямого воздействия крупных промышленных центров, но отличающихся большим скоплением промышленных предприятий на сравнительно небольших участках земной поверхности. Отсутствие единой в достаточной степени унифицированной централизованной системы сбора, хранения и анализа необходимой информации крайне затрудняет выявление фактических масштабов происходящих негативных процессов, их оценку и прогноз.

Вместе с тем, учитывая крайне неблагоприятное географическое положение западных регионов нашей страны, которые расположены на пути интенсивного трансграничного переноса загрязненных воздушных масс, а также интенсивно развивающуюся сеть собственных крупных промышленных объектов, проявление и в нашей стране более обширных поражений лесов регионального мас-

штаба вполне реально ужс в ближайшем будущем. Поэтому разработка и внедрение системы мониторинга лесов в СССР с учетом специфики отдельных регионов должны быть осуществлены в ближайшее время. Необходимо также развивать международное сотрудничество в этой области. Расширение обмена информацией позволит воспользоваться опытом Европейских стран и сэкономить время для изучения негативных процессов, происходящих в условиях загрязненной природной среды, и своевременной разработки рекомендаций по рациональному управлению природными ресурсами в данных условиях.

МОДЕЛИРОВАНИЕ РОСТА И ПРОДУКТИВНОСТИ ДРЕВОСТОЕВ

Показатели роста и продуктивности древесного яруса интегрально отражают влияние внешних воздействий на лесные экосистемы в целом и являются основными показателями, отражающими экологические и экономические последствия загрязнения природной среды [3].

Выявление и оценка ответных реакций древесного яруса лесных экосистем на сравнительно невысокие уровни антропогенных воздействий трудно осуществимы как с помощью полевых наблюдений, так и на основе лабораторных экспериментов. Для оценки и прогноза антропогенных изменений продуктивности древесного яруса при различном уровне воздействия на природную среду необходим синтез выявленных различными исследователями с помощью разных методов частных закономерностей в моделях роста древостоеv и проведение на них различных имитационных экспериментов. С другой стороны, предварительные модельные и лабораторные оценки антропогенных трендов позволяют значительно повысить разрешающую способность методов натурных наблюдений [12].

Несмотря на то что в лесной таксации накоплен большой опыт по построению моделей (таблиц) хода роста лесных насаждений, их использование в целях экологического мониторинга по ряду причин крайне ограничено. Во-первых, таблицы хода роста нормальных насаждений не отражают роста реальных древостоеv, а лишь дают представление о том пределе, которого достигают конкретные насаждения в определенные периоды своей жизни [9]. Кроме того, в таблицах хода роста отсутствуют данные о текущем приросте основных параметров деревьев (высота, диаметр) и о параметрах усыхающих деревьев, а именно эти показатели должны контролироваться в первую очередь при реализации системы мониторинга лесных экосистем [15].

В связи с задачами экологического мониторинга и управления лесными ресурсами в условиях нарушенной природной среды крайне желательным является построение физиологически обоснованных моделей роста лесных насаждений. Однако существующий уровень познания физиологических процессов растений и влияния множества внешних и внутренних факторов на их интенсивность

явно недостаточен для построения теоретически обоснованных моделей. Наиболее перспективным на данном этапе является полуэмпирический подход, основанный на построении взаимоувязанных ростовых функций, форма которых определяется исходя из определенных теоретических соображений, а конкретные параметры — на основе накопленных эмпирических материалов. Желательно, чтобы процессы роста и отпада деревьев рассматривались с единых позиций [6].

Для целей мониторинга лесов одними из наиболее пригодных являются имитационные модели роста древостоев, разрабатываемые на основе закономерностей взаимоотношений [16, 23, 27]. Таким моделям присуща наибольшая гибкость при моделировании сложных антропогенных перестроек структуры (включая пространственную) древостоев.

При разработке модели выделены два основных блока:

- роста условно не подверженных антропогенному воздействию древостоев;
- антропогенных изменений роста и интенсивности отпада деревьев.

МОДЕЛЬ РОСТА ДРЕВОСТОЕВ, УСЛОВНО НЕ ПОДВЕРЖЁННЫХ АНТРОПОГЕННОМУ ВОЗДЕЙСТВИЮ

Основную часть лесных экосистем Европейского континента составляют условно одновозрастные леса на определенной стадии сукцессии (восстановление после рубок, пожаров), поэтому при разработке моделей роста древостоев основное внимание следует уделять возрастной динамике основных количественных показателей, процессам прироста, отпада и накопления фитомассы.

При разработке модели в основном использованы материалы выборочных исследований и наблюдений за ростом и продуктивностью суходольных сосняков Березинского биосферного заповедника и данные ретроспективного анализа ширины годичных колец и линейного прироста кроны. Для выявления закономерностей процесса самоизреживания крайне необходимы данные долгосрочных наблюдений. Их отсутствие частично можно заместить учетом сухостойных деревьев в древостоях, где исключена хозяйственная деятельность. Такие исследования были проведены в Березинском биосферном заповеднике. Дополнительно использованы и закономерности самоизреживания, выявленные другими исследователями.

Диаметр поперечного сечения ствола является одним из основных количественных параметров деревьев, который тесно коррелирует с другими параметрами ствола и кроны. В условно одновозрастных сосняках получены следующие данные об индексе корреляции диаметра, которые хорошо согласуются с данными других авторов: с общей наземной фитомассой дерева — 0,98; фитомассой ствола — 0,96; фитомассой зеленых сучьев — 0,90; фитомассой хвои — 0,85; диаметром кроны — 0,90; высотой дерева — 0,75. Диа-

метр хорошо отражает общее положение данного дерева в древостое, его текущий статус и потенциальные возможности дальнейшего роста. На общепринятой в лесоисследовательских работах высоте измерения (1,3 м) диаметр является наиболее просто и точно измеряемым показателем. Его возрастная динамика за весь период роста дерева может быть ретроспективно изучена по кернам древесины практически без ущерба для растущих деревьев.

При разработке данной модели роста древостоев, основанной на закономерностях роста отдельных деревьев, траектория роста диаметра положена в основу модели. Возрастная динамика всех остальных параметров деревьев рассматривается в конкретной связи с их ростом по диаметру.

На основе ретроспективного анализа колец древесины можно восстановить траекторию роста по диаметру лишь оставшихся живых деревьев, которые в среднем возрасте составляют примерно 1 % их начального числа. Следовательно, восстановить траекторию роста среднего диаметра древостоя таким образом нет возможности. На основе хорошо известной в лесной таксации закономерности роста деревьев, согласно которой наиболее крупные деревья в большинстве случаев сохраняют свой ранг в течении всей жизни древостоя, по данным анализа годичных колец с большой степенью достоверности можно восстановить возрастную динамику диаметра деревьев максимального ранга. По данным выборочных исследований сосняков южных была вычислена средняя возрастная траектория роста диаметра наиболее крупных деревьев. В качестве математической модели кривой роста по диаметру использована кривая роста Мичерлиха [7], вида $y = a(I - e^{-BT})^c$.

Для изучаемых сосняков кривая роста по диаметру деревьев максимального ранга (D^{\max}) имеет вид

$$D^{\max} = 618,8(I - e^{-0,009337(T-t)})^{0,93753}, \quad (1)$$

где T — возраст древостоя (число лет); t — возраст, при котором деревья достигают высоты 1,3 м (число лет).

При разработке модели роста деревьев по диаметру выяснилось, что прирост деревьев по диаметру за ближайший год или период в древостое определяется возрастом и в определенных условиях произрастания в основном зависит от статуса самого дерева (параметры ствола, кроны, фитомасса отдельных фракций и в первую очередь ассимиляционного аппарата), а также параметров и положения соседних деревьев (уровня конкуренции). Конкуренция в данном контексте рассматривается в наиболее распространенном ее понятии как борьба между особями за ресурсы при ограничением их количестве.

Как указывалось выше, статус дерева и в древостое хорошо отражается его диаметром. Для оценки уровня конкуренции применен индекс конкуренции K , определение которого основано на следующих предпосылках. Уровень влияния соседних деревьев обусловливается соотношением количественных параметров

(диаметра) соседних деревьев с параметрами изучаемого центрального дерева и густотой соседних деревьев. Чем больше данное соотношение и густота соседних деревьев, тем сильнее влияние соседних деревьев (уровень конкуренции).

Далее при разработке модели диаметр, индекс конкуренции, прирост и другие параметры деревьев максимального ранга приведены к единице, а параметры деревьев более низких рангов выражаются в относительных величинах, через соотношение с соответствующими параметрами деревьев максимального ранга.

Годичный прирост по диаметру деревьев максимального ранга определяется как первая производная диаметра по возрасту:

$$Z_D^{\max} = 5,706e^{-0,009337(T-t)}(1 - e^{-0,009337(T-t)})^{-0,01247}. \quad (2)$$

Зависимость прироста от их диаметра в условно одновозрастных древостоях хорошо аппроксимируется прямой линией. Теснота этой связи с возрастом уменьшается и выражается коэффициентами корреляции от 0,7—0,9 в молодняках до 0,4—0,5 в спелых насаждениях [2].

Зависимость годичного прироста деревьев от их диаметра моделируется исходя из следующих предпосылок, обусловленных известными закономерностями:

- прирост по диаметру у деревьев максимального диаметра является также максимальным;
- прирост линейно уменьшается пропорционально уменьшению диаметра;
- линия зависимости прироста от диаметра идет через пересечение координат.

Следует отметить, что последняя предпосылка соблюдается исполнностью. Во многих случаях коэффициент a уравнения $Z_D = a + bD$ выражается положительным числом, но, как правило, сравнительно небольшим [2].

При изучении этой зависимости в относительных величинах, где единице приведены диаметр наиболее крупных деревьев и их прирост, на основе вышеизложенных предпосылок получаем

$$ZS_D = bDS, \quad (3)$$

где ZS_D — относительный прирост по диаметру, DS — относительный диаметр.

При изменении относительного диаметра на единицу относительный прирост по диаметру также меняется на единицу, следовательно, коэффициент b уравнения (3) равен единице и уравнение преобразует вид

$$ZS_D = DS. \quad (4)$$

При наличии данных о возрастной динамике прироста по диаметру деревьев максимального ранга в абсолютных величинах (уравнение (2)) на основе зависимости (4) построена модель зависимости прироста по диаметру от диаметра в различном возрасте ($Z_D = Z_D^{\max} DS$).

Исследование зависимости прироста по диаметру от индекса конкуренции показало, что она имеет логарифмический характер и отличается средней теснотой ($\eta \approx 0,5$). Когда оба показателя выражаются в относительных величинах (прирост по диаметру и индекс конкуренции деревьев максимального ранга приравнивается единице), то параметры этой зависимости фактически не зависят от возраста и хорошо аппроксимируются следующим уравнением:

$$ZS_D = 1,023 - 0,40491 \ln KS. \quad (5)$$

Далее было построено двумерное линейное уравнение

$$ZS_D = 0,985DS - 0,099336 \ln KS + 0,106476 + \zeta (R = 0,707). \quad (6)$$

Видно, что коэффициент у относительного диаметра близок к единице. Учитывая зависимость (4) этот коэффициент был округлен до единицы, что соответствует заложенному в нем смыслу. Остальные коэффициенты также были округлены, и в относительном виде было получено

$$ZS_D = DS - 0,1 \ln KS + 0,1 + \zeta. \quad (7)$$

Такая операция практически не повлияла на точность аппроксимации. Остаточная дисперсия при этом увеличилась всего на 0,1 %.

Исследование линейной модели (7) показало, что толстомерные деревья на изменение уровня конкуренции реагируют слабо, и изменение KS в пределах возможных значений приводит к изменению прироста по диаметру всего на 10—12 %, в то время как прирост тонкомерных деревьев при этом возрастает или снижается на 35—40 %.

Кривая роста по высоте деревьев максимального ранга определена на основе ретроспективного анализа роста стволов срубленных деревьев:

$$H^{\max} = 357,523 (1 - e^{-0,0185011T})^{1,44901}. \quad (8)$$

Прирост по высоте деревьев максимального ранга определяется как первая производная высоты по возрасту:

$$Z_H^{\max} = 9,58458e^{-0,0185011T} (1 - e^{-0,0185011T})^{0,44901}. \quad (9)$$

Далее была изучена зависимость прироста деревьев по высоте от диаметра и уровня конкуренции. Установлено, что зависимость прироста по высоте от диаметра носит криволинейный характер. Индекс корреляции меняется с возрастом древостоя от 0,8 в молодняках до 0,4 в перестойных древостоях.

Исследования зависимости прироста по высоте от уровня конкуренции показали, что, как и следовало ожидать, эта зависимость является слабой, поскольку высота деревьев значительно меньше зависит от густоты древостоя, чем диаметр, а уровень конкуренции в значительной мере обуславливается именно

густотой окружающих деревьев. Далее была построена множественная регрессионная модель зависимости прироста по высоте от диаметра деревьев и возраста древостоя. Прирост по высоте при этом представлялся в виде отношения к приросту деревьев максимального ранга, а диаметр — как его отношение к диаметру деревьев максимального ранга:

$$ZS_H = -0,74825 + \frac{28,210}{T} + 4,493DS - \frac{105,857}{T} - \\ - 2,757(DS)^2 + \frac{80,585(DS)^2}{T} + \zeta (R = 0,784). \quad (10)$$

При исследовании и моделировании процесса усыхания деревьев обычно выделяются два вида отпада деревьев [13, 23, 24]:
— обусловленный конкуренцией между деревьями;
— случайный (болезни, вредители, стихийные бедствия и т. д.).

В разрабатываемых имитационных моделях роста и самоизреживания древостоев [20, 23] причинно обусловливается только конкурентный отпад. Случайный отпад обычно включается в модели как случайная составляющая процесса самоизреживания в виде некоторой постоянной доли общего отпада.

Анализ структуры отпада в древостоях различного возраста по относительным ступеням толщины, где единице приравнен диаметр деревьев максимального ранга, позволил сформулировать следующие предположения.

1. Отпад деревьев, обусловленный конкурсными отношениями, независимо от возраста древостоя в основном происходит за счет деревьев низших рангов. При этом средний диаметр сухостоя составляет примерно одну треть среднего диаметра растущих деревьев, а максимальный диаметр усыхающих деревьев не превышает половины диаметра растущих деревьев максимального ранга.

2. Вероятность случайного отпада не зависит от параметров деревьев, что приводит к равномерному его распределению по всему ряду вариации деревьев по диаметру, т. е. количество случайного отпада для отдельных ступеней толщины пропорционально количеству растущих в них деревьев.

На основе этих предположений и данных о фактическом относительном диаметре отпада, который с возрастом меняется от 0,3—0,4 в 20—30-летнем возрасте до 0,8—0,9 в 150-летнем возрасте, косвенным путем была определена доля случайного отпада в зависимости от возраста древостоев (сосняки мицкисы):

Возраст древостоя, число лет	20	30	40	50	70	100	120	140
Доля случайного отпада	13	10	12	15	25	45	57	73

В первом варианте модели возрастная динамика количества деревьев на единице площади была задана заранее на основе ис-

следовательских данных для мшистых сосняков Березинского заповедника. В дальнейшем на основе разработанной модели предусмотрено исследование различных сценариев процесса самоизреживания.

Для аппроксимации возрастной динамики числа растущих деревьев на единице площади применена функция Гомперца [8]

$$N_T = 210,0e^{(3,756e^{-0,02005T})}. \quad (11)$$

Общее число усыхающих в возрасте T деревьев на единице площади определяется как первая производная этой функции:

$$DN_T = 15,8146e^{(3,756e^{-0,02005T})} e^{-0,02005T}. \quad (12)$$

Далее на основе представленных данных определяется процент деревьев, отпадающих из-за конкуренции:

$$PK = 244,249e^{-0,01391T} (1 - e^{-0,001391T})^{0,52478}. \quad (13)$$

При определении вероятности конкурентного отпада деревьев полагалось, что вероятность отпада, как и прирост деревьев, в основном обусловливается статусом самого дерева и уровнем конкуренции. В модели вероятность отпада рассматривается как функция диаметра деревьев и индекса конкуренции. В работе Валькера и Дунканна [30] было показано, что зависимость вероятности (P) альтернативного исхода (смерть—выживание) от внешних факторов и факторов, отражающих определенные свойства самого индивидуума, хорошо описывается логистической кривой вида

$$P = \frac{A}{1 + e^{(b_0 + b_1x)}}, \quad (14)$$

где A — максимально возможное значение функции.

Так как максимальная вероятность любого события равна единице, кривая приобретает вид

$$P = (1 + e^{(b_0 + b_1x)})^{-1} \quad (15)$$

и в многомерном случае

$$P = (1 + e^{(b_0 + b_1x_1 + \dots + b_nx_n)})^{-1}. \quad (16)$$

Гамильтон [22] позднее показал, что зависимости такого вида имеют место и при изучении вероятности отпада или выживания деревьев.

На основе исследовательских данных были определены параметры логистической кривой зависимости вероятности отпада деревьев (P_m) от относительного диаметра и относительного индекса конкуренции:

$$P_m = (1 + e^{(11,04861DS - 0,38795KS)})^{-1}. \quad (17)$$

Вычисленная для каждого дерева вероятность отпада сравнивается со случайным числом, и в отпад включается по формулам (11), (12) определенное количество деревьев с максимальной положительной разницей между вычисленной вероятностью отпада и случайным числом.

Число случайно отпадающих за данный год или период деревьев выбирается случайным путем из числа деревьев, оставшихся после отчисления в отпад из-за конкурентных отношений.

Объем ствола деревьев (V) определен по общепринятой формуле

$$V = \frac{\pi}{4} d_{1,3}^2 h f, \quad (18)$$

где $d_{1,3}$ — диаметр на высоте 1,3 м; h — высота дерева; f — видовое число.

Зависимость среднего видового числа от возраста определена по местным таблицам хода роста, а его зависимость от ранга дерева — на основе выявленных закономерностей связи этого показателя с отношением высоты и диаметра дерева:

$$f = 0,32658 + 0,186869 \frac{h - 1,3}{d_{1,3}} \quad (r = 0,689). \quad (19)$$

В дальнейшем предусмотрено моделирование прироста по объему ствола деревьев непосредственно на основе закономерностей формирования годичных слоев древесины на различной высоте ствола.

На основании данных картографированной пробной площади (средневозрастный сосняк мшистый) в качестве исходных были проведены расчеты динамики продуктивности древостоя по разработанной модели (табл. 1).

Таблица 1
Показатели роста и продуктивности сосняков мшистых

Возраст*, число лет	Наличный древостой				Прирост			Отпад		
	Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Число ство- лов на 1 га	Сумма пло- щадей сече- ний, м ² /га	Запас ство- ловой дре- весины, м ³ /га	по высоте, см	по диаметру, мм	по запасу, м ³ /га	Число ство- лов	Относитель- ный диаметр ¹
70	22,2	24,3	565	27,1	291	16,1	1,92	7,0	—	0,74
80	23,8	26,8	482	28,2	314	13,6	1,84	6,4	83	0,78
90	25,1	28,9	427	29,2	339	10,9	1,65	5,8	55	0,81
100	26,2	30,8	389	30,0	360	9,4	1,56	5,4	38	0,83
110	27,3	32,4	359	30,7	383	9,0	1,45	4,6	30	0,85
120	28,3	33,8	334	31,3	401	8,3	1,20	4,0	25	0,87
130	29,2	35,3	312	31,8	415	7,8	1,15	3,8	22	0,89
140	30,0	36,7	293	32,2	432	7,0	1,09	3,7	19	0,91
150	30,8	37,8	279	32,5	446	6,5	1,02	3,4	14	0,92

¹ Отношение диаметра сухостоя к диаметру растущих деревьев.

МОДЕЛИРОВАНИЕ АНТРОПОГЕННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ РОСТА И ПРОДУКТИВНОСТИ ДРЕВОСТОЕВ

Обширными исследованиями, проведенными в основном при сравнительно высоких уровнях загрязнения, установлено, что вследствие загрязнения природной среды в древостоях происходят два основных тесно взаимосвязанных процесса, обусловливающих сложные структурные перестройки и снижение продуктивности древостоев — уменьшение прироста и увеличение отпада (смертности) деревьев. В методиках оценки происходящих антропогенных изменений древостоев [1, 10] чаще всего учитывается лишь одна сторона процесса — либо изменение прироста, либо отпад деревьев. А при проведении комплексных наблюдений и исследований изменения отдельных параметров древостоя, как правило, рассматриваются отдельно и между собой слабо согласованы.

При переходе от данных наблюдений за отдельными индивидуумами (состояние, рост деревьев) к выводам относительно всего сообщества (древостоя) обычно возникают существенные трудности. Для такого перехода необходима общая концепция, позволяющая увязать изменение свойств и параметров отдельных индивидуумов (деревьев) с изменениями всей изучаемой совокупности (древостоя).

Анализ роста и динамики продуктивности древостоев в условиях сравнительно высоких уровней загрязнения природной среды, где все отрицательные тенденции проявляются более очевидно и в более короткий срок, а также данных других исследователей показал, что антропогенные изменения различных показателей в условиях загрязненной природной среды происходят достаточно сбалансированно и в принципе соответствуют возрастным изменениям древостоя. Чем сильнее воздействие, тем быстрее происходит процесс старения древостоев. Несмотря на слабую изученность внутренних механизмов процессов старения растений, возрастные изменения деревьев и древостоев сравнительно легко прослеживаются по внешним признакам — приросту, архитектонике кроны, интенсивности и структуре отпада и т. д.

Снижение прироста по различным параметрам ствола и кроны деревьев является характерным признаком старения деревьев. Исследования показали, что в условиях загрязненной природной среды наряду с более интенсивным, чем в естественных условиях, снижением прироста меняются и соотношения интенсивности прироста по различным параметрам. Прирост по высоте уменьшается быстрее, чем по диаметру, а прирост по диаметру в верхней части ствола уменьшается более значительно, чем в нижней (рис. 1). Аналогичные изменения с возрастом проявляются и в неповрежденных древостоях (рис. 2), но в условиях загрязненной среды скорость этих изменений повышается с увеличением интенсивности воздействия. Зависимость радиального прироста деревьев от их диаметра в изучаемых условно одновозрастных сосняках с уве-

личением уровня загрязнения меняется так же, как и с увеличением возраста (рис. 3, 4). Обнаружено, что с увеличением степени повреждения древостоев все внутренние взаимосвязи нарушаются и их теснота уменьшается (рис. 4). Уменьшение тесноты взаимо-

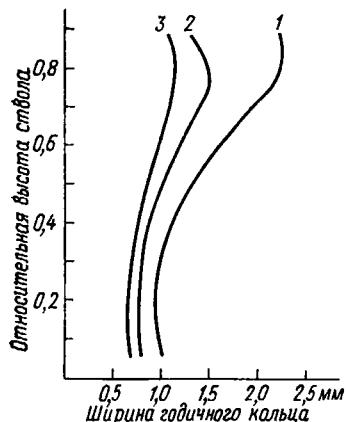


Рис. 1. Изменение ширины годичного кольца древесины по длине ствола при различной степени повреждения сосновых древостоев (Ионавский лесхоз, средневозрастный сосняк, 1984 г.).

1 — контрольный древостой, 2 — среднеповрежденный древостой, 3 — сильно поврежденный древостой.

связей различных параметров наблюдается и с увеличением возраста нормально растущих древостоев [2].

Основные закономерности изменений параметров ствола деревьев в условиях загрязненной природной среды показаны на рис. 5.

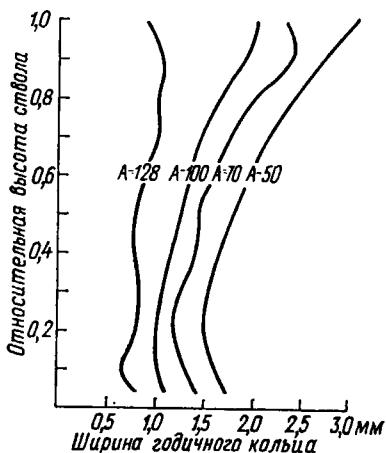


Рис. 2. Изменение ширины годичного кольца древесины по длине ствола сосны в различном возрасте [5].

По данным исследований роста кроны деревьев, в условиях загрязнения более значительно снижается прирост терминального побега и верхних ветвей, что приводит к изменению архитектоники кроны, которая становится плосковершинной, а при более сильном поражении суховершинной. Кроны поврежденных деревьев по

Рис. 3. Зависимость радиального прироста (Z_r) от диаметра деревьев ($D_{1,3}$) в условно одновозрастных сосняках различного возраста (Друскининкайский лесхоз) [2].

$$Z_r = 0,395 - 0,004A + 0,122D - 0,00158AD + 0,00000624^2D + 0,0000156A^2.$$

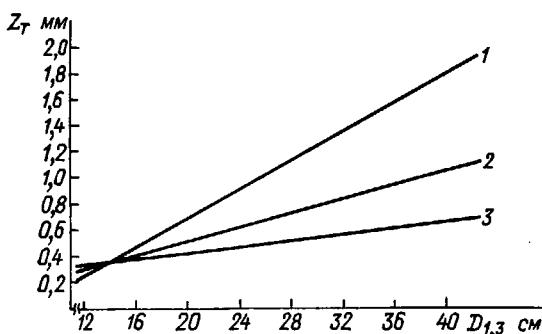
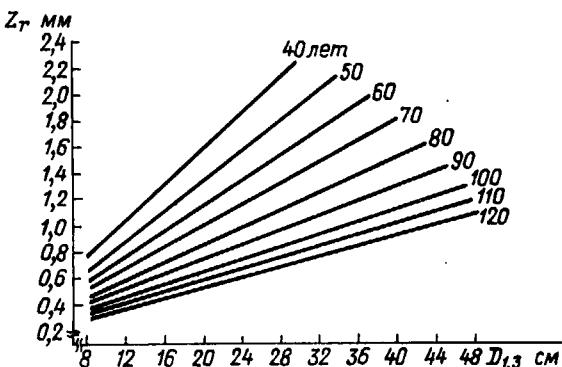


Рис. 4. Зависимость радиального прироста (Z_r) от диаметра деревьев ($D_{1,3}$) при различной степени повреждения древостоев. (Ионавский лесхоз, средневозрастный сосняк, 1984 г.)

- 1) $Z_r = -0,4051 + 0,0548D_{1,3}$ ($r=0,767$);
- 2) $Z_r = 0,0138 + 0,0271D_{1,3}$ ($r=0,532$);
- 3) $Z_r = 0,2150 + 0,0111D_{1,3}$ ($r=0,362$).

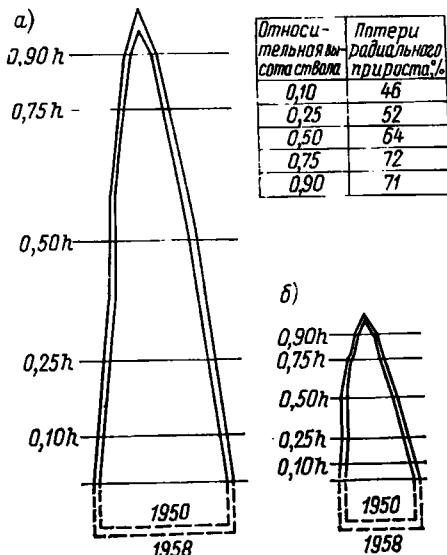


Рис. 5. Изменение параметров и формы стволов деревьев в условиях загрязненной природной среды [31]. а — 70-летняя сосна, контрольный древостой ($D_{1,3}=27$ см, $H=19,7$ м); б — 67-летняя сосна, поврежденный древостоем ($D_{1,3}=13,8$ (0,51); $H=6,8$ (0,35)).

своей форме становятся похожими на кроны старовозрастных деревьев.

Усыхание деревьев в поврежденных древостоих в первую очередь происходит за счет наиболее мелких отстающих в росте деревьев. Чем интенсивнее воздействие, тем интенсивнее происходит процесс изреживания древостоя с вовлечением в отпад все более толстомерных деревьев. Аналогично смещение процесса отпада в сторону более толстомерных деревьев происходит и с увеличением возраста древостоя (см. табл. 1). В процессе деструкции поврежденных древостоев в их пространственной структуре проявляется тенденция к более групповому размещению деревьев. Такая же тенденция проявляется и при естественной деструкции, обусловленной возрастом древостоев (перестойные древостои).

К выводу об ускорении процессов старения в условиях загрязненной природной среды пришли и другие исследователи, изучавшие рост древесных растений [11] и развитие других биологических объектов [14] под воздействием загрязнений. Ускорение процессов старения, видимо, является неспецифической реакцией биоты на отрицательные внешние воздействия.

Рабочая гипотеза о сбалансированном ускорении процессов старения в условиях загрязненной природной среды была использована при разработке модели антропогенных изменений роста и продуктивности древостоев.

Моделирование роста и продуктивности поврежденных древостоев проводится следующим образом.

«Нормальная» зависимость годичного прироста по диаметру от возраста деревьев максимального ранга в условно неподверженных антропогенному воздействию древостоях выражается уравнением (2).

По данным о годичном приросте по диаметру деревьев максимального ранга поврежденных древостоев на основе зависимости (2) определяется физиологический возраст древостоя T^* с учетом ускорения процессов старения. Для этого необходимо решить уравнение

$$5,706e^{-0.009337(T-t)}(1-e^{-0.009337(T-t)})^{-0.01247} = Z_D^{\max*}$$

при заданном $Z_D^{\max*}$ (годичный прирост по диаметру деревьев максимального ранга поврежденного древостоя) относительно T . Так как T из-за нелинейности функционально не выражается, для решения был применен комбинированный метод хорд и касательных [4].

Далее рост и отпад поврежденных древостоев моделируется на основе этих же зависимостей как и в условно не подверженных антропогенному воздействию древостоях, но с подстановкой на каждом годичном шагу вместо календарного возраста T , возраста с учетом ускорения процессов старения T^* .

Для проверки обоснованности исходного предположения о сбалансированном ускорении процессов старения в условиях загрязненной природной среды ежегодные потери годичного прироста по

диаметру в условиях загрязненной природной среды задавались следующим образом:

$$Z_D^*(T_k) = (Z_D^*(T_{k-1}) - Z_D(T_{k-1}) + Z_D(T_k))(1 - \alpha) \quad (20)$$

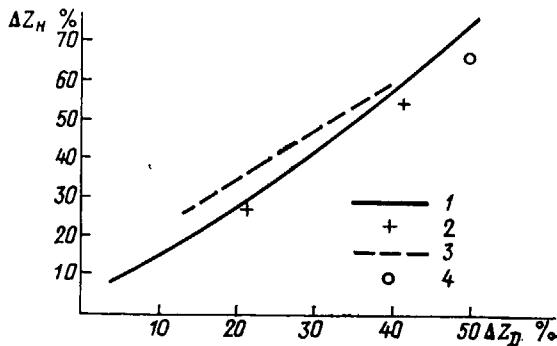
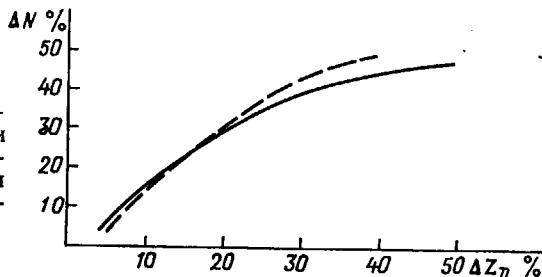


Рис. 6. Сравнение потерь прироста по диаметру (ΔZ_D) и по высоте (ΔZ_H) в поврежденных промышленными выбросами древостоях (средневозрастные сосновки).

1 — по модели, 2 — Ионавский лесхоз, 3 — [25], 4 — [31].

(т. е. задавалось постоянное относительное ежегодное снижение прироста по диаметру), где Z_D^* — прирост по диаметру в условиях загрязненной природной среды, Z_D — прирост по диаметру «нормально» растущих деревьев, T — возраст древостоя, T^* — возраст

Рис. 7. Сравнение потерь прироста по диаметру (ΔZ_D) и снижение густоты (ΔN) в поврежденных промышленными выбросами древостоях (средневозрастные сосновки).



древостоя с учетом ускорения процессов старения, k — число лет от начала воздействия, α — относительное снижение годичного прироста по диаметру (при $\alpha = 0,01$ ежегодное снижение прироста составляет 1 %).

При сравнении данных расчетов по модели при различных α с исследовательскими данными и данными других авторов (рис. 6, 7) видно, что изменение основных параметров древостоя (прирост по высоте, густота древостоя), рассчитанное по модели на основе изменений прироста по диаметру, хорошо согласуется

с исследовательскими данными об антропогенных изменениях этих показателей, что подтверждает обоснованность исходных предположений о сбалансированном ускорении процессов старения в условиях загрязненной природной среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеев В. А. Особенности описания древостоев в условиях атмосферного загрязнения.— В кн.: Взаимодействие экосистем и атмосферных загрязнений. Тезисы докладов I Сов. amer. симпозиума по проекту 02.03—21. Таллин, 1982, ч. 1, с. 97—115.
2. Антанайтис В. В., Загреев В. В. Прирост леса.— М.: Лесная промышленность, 1981. 200 с.
3. Биосферный потенциал леса/В. В. Бугровский, Е. Т. Мелкина, Н. И. Пьявченко, Ю. Л. Цельниker.— М.: ДАН СССР, 1984, т. 278, № 2, с. 498—502.
4. Выгодский М. Я. Справочник по высшей математике.— М.: Наука, 1973, с. 392—394.
5. Дворецкий М. Л. Текущий прирост древесины ствола и древостоя.— М.: Лесная промышленность, 1964. 125 с.
6. Корзухин М. Д. К эколого-физиологической модели лесной динамики.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1986, т. 9, с. 259—276.
7. Кофман Г. Б. Рост и форма деревьев.— Новосибирск: Наука, 1986. 210 с.
8. Кофман Г. Б., Кузьмичев В. В. Применение функции Гомперца к изучению динамики отпада в древостоях.— В кн.: Исследования динамики роста организмов. Новосибирск: Наука, 1981, с. 108—122.
9. Кузьмичев В. В. Закономерности роста древостоев.— Новосибирск: Наука, 1977. 160 с.
10. Лиепа И. Я. Единая программа оценки реакции древостоя на влияние факторов воздействия.— В кн.: Моделирование и прогноз в экологии. Рига: Зинатне, 1980, с. 44—67.
11. Маруринь А. Темпоральность как интегральный показатель тренда состояния лесных экосистем.— В кн.: Мониторинг лесных экосистем. Каунас: Райде, 1986, с. 21—22.
12. Методологические аспекты осуществления фонового мониторинга состояния биоты суши/Ю. А. Израэль, Л. М. Филиппова, Г. Э. Инсаров и др.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1986, т. 9, с. 8—21.
13. Морозов Г. Ф. Учение о лесе.— Л.: Госиздат, 1928, с. 404.
14. Слепян Э. И. Категории биоэкологических нарушений и система их диагностики при комплексном глобальном мониторинге состояния биосфера.— В кн.: Комплексный глобальный мониторинг состояния биосфера. Л.: Гидрометеоиздат, 1986, т. 2, с. 86—99.
15. Юкнис Р. А. Выборочные методы дендроэкологических исследований в условиях загрязнения окружающей среды.— В кн.: Разработка и внедрение на комплексных фоновых станциях методов биологического мониторинга. Рига: Зинатне, 1983, т. 1, с. 160—167.
16. Arguey J. D. An individual tree model for stand simulation in Douglas fir. In: Growth models for tree and stand simulation. Research notes of Royal College of Forestry. Stockholm, 1974, p. 38—46.
17. Bauer F. Kommt es fortlich zur Katastrophe? — *Algemeine Forstzeitung*, 1982, Bd 37, N 29, S. 865—867.
18. Bergnadzki E., Kaminski E., Sterpinski Z. Zdrożenie lasów w Polsce.— *Nauka polska*, 1983, v. 31, N 5, p. 23—29.
19. Dahms W. G. Growth-simulation model for Lodgepole pine in Central Oregon.— *Research Paper PNW—302*, Portland, 1983. 23 p.

20. Daniels R. F., Burkhart H. E. Simulation of individual growth and stand development in managed Loblolly Pine plantations.— UPJ, FWS 5-75.— Virginia, 1975. 69 p.
21. Giesen K. Auswirkungen des Waldsterbens und Stand der Gegenmassnahmen.— Allgemeine Forstzeitshrift, 1985, v. 40, N 46, p. 1245—1247.
22. Hamilton D., Bruce E. Modeling the probability of individual trees mortality.— USDA Forest Service Research Paper, INT-185, Ogden, 1976. 22 p.
23. Hegyi F. A simulation model for managing Jack-Pine stands. In: Growth Models for Tree and Stand Simulation. Research Notes N 30 of Royal College of Forestry. Stockholm, 1974, p. 74—91.
24. Lee Y. J. Mortality of lodgepole pine in modeling. In: Growth Models for Tree and Stand Simulation. Research Notes N 30 of Royal College of Forestry. Stockholm, 1974, p. 240—252.
25. Lux H., Stein J. Die Forstlichen Imissions—schadgebiete im Lee des Ballungssaumes Halle und Leipzig.— Hercynia, 1977, Bd 14, N 4, S. 413—421.
26. McLaughlin S. B. Effects of air pollution on forests.— J. Air Pollut. Control Assoc., 1985, v. 35, N 5, p. 512—534.
27. Newnham R. M., Smith J. H. Development and testing of stand models for Douglas fir and Lodgepole pine.— The Forestry Chronicle, 1964, v. 40, N 4, p. 494—502.
28. Postel S. Forests in a fossil-fuel world.— Futurist, 1984, v. 18, N 4, p. 41—46.
29. Ulrich B. Waldsterben durch saure Niederschläge.— Umschau, 1984, v. 84, N 11, S. 348—355.
30. Walker S., Duncan D. Estimation of the probability of an event as a function of several independent variables.— Biometrika, 1967, v. 54, p. 167—179.
31. Wentzel K. F. Habitus-änderung der Waldbaume durch Luftverunreinigung.— Forstarchiv, 1971, Bd 42, S. 165—172.

THE GROWTH AND PRODUCTION OF THE TREE LAYER OF FOREST ECOSYSTEMS UNDER ENVIRONMENTAL POLLUTION

R. A. Juknis, M. I. Lekene

*Forest Monitoring Laboratory,
The Lithuanian SSR Agricultural Academy,
USSR Agro-industrial Committee*

Brief analysis of large-scale deterioration of the state of forests in some areas in West and Central Europe is presented. Probable expansion of the scales of forest damage in the Soviet Union is discussed.

The use of mathematical and simulation models of forest growth and production to tackle forest ecosystem monitoring problems is considered feasible. The presented results of modelling man-induced changes in the growth and production of the forest ecosystem tree layer, based on the hypothesis on deterioration acceleration under environmental pollution, confirm this assumption.

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭКОСИСТЕМ

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СТАБИЛЬНОСТЬ СИСТЕМЫ ХИЩНИК—ЖЕРТВА

Н. А. Аджабян

Вычислительный центр АН АрмССР и Ереванского государственного университета

Сохранение числа видов в биологическом сообществе является существенной характеристикой модели экологической системы. Это требование, подразумевающее конечность численностей популяций в сообществе, является критерием адекватности модели. При изменении взаимоотношений видов в сообществе вследствие исчезновения какого-либо вида предполагается исследование устойчивости другой модели. Устойчивость в смысле сохранения числа видов предлагается называть стабильностью [5]. При исследовании систем дифференциальных уравнений для моделей экосистем такому пониманию соответствует концепция устойчивости по Лагранжу, как показано Ю. М. Свирежевым [2, 5].

Устойчивость по Лагранжу соответствует условиям ограниченности траекторий в некоторой области фазового пространства. Для многих реальных моделей, изменения в которых наблюдались в течение длительного времени, было отмечено свойство сохранять исходное состояние при достаточно больших возмущениях системы. Область стабильности, следовательно, может быть достаточно большой, т. с. в терминах систем дифференциальных уравнений необходимо рассматривать большие возмущения переменных. Отметим, что математический аппарат исследования устойчивости по Лагранжу не развивался с тех пор, как был введен для задач небесной механики.

В работах [2, 8, 9] даны определения и приведен метод исследования экостабильности в соответствии с концепцией устойчивости по Лагранжу. Минимальные оценки области стабильности системы хищник—жертва типа Вольтерра с обобщенной трофической функцией приведены в [9].

В данной работе рассматриваются оценки границ области экостабильности при больших колебаниях численностей взаимодействующих популяций относительно их начальных значений. Для исследования устойчивости возникающих при этом периодических решений применяются методы бифуркаций.

Истоки современных методов теории бифуркаций для двумерных систем восходят к Андронову и Понтрягину, подробная сводка

результатов и ссылки приведены, например, в [6]. Модели хищник—жертва являются наиболее изученным объектом математической экологии. Однако описание структуры всей фазовой плоскости становится возможным только при сочетании метода исследования экостабильности с анализом бифуркаций в модели.

Приведем формальное определение экостабильности и метод ее исследования, следя [2]. Предполагается, что биологическое сообщество описывается системой

$$dN_i/dt = F_i(N_1, \dots, N_n), \quad i = \overline{1, n}, \quad (1)$$

где $N_i(t)$ — численность популяции, F_i — в общем случае нелинейные функции, зависящие как от численностей видов, так и от различных параметров, с начальными условиями $N_i(0) = N_i^0$ и $N_i(t) \geq 0$ для всех $t \geq 0$, $N_i^0 > 0$.

Это условие означает, что множество \mathcal{P}^n — положительный ортант n -мерного пространства — является инвариантным множеством системы (1). Сообщество, описываемое системой (1), называется экологически стабильным, если в фазовом пространстве модели можно выделить такие замкнутые конечные области Ω_0^n и $\Omega^n \supset \Omega_0^n$, что для любого $N^0 \in \Omega_0^n$ траектории не выходят за пределы Ω^n . Формально это условие записывается следующим образом:

$$\exists \Omega_0^n, \Omega^n \subset \text{Int } \mathcal{P}^n : \forall N^0 \in \Omega_0^n, \quad \forall t > 0 : N(t) \in \Omega^n. \quad (2)$$

Особенностью рассматриваемого подхода является определение стабильности методами анализа устойчивости по Ляпунову после некоторого преобразования системы (1). В результате такого преобразования получается система с постоянно действующими возмущениями. Функции постоянно действующих возмущений здесь зависят от начальных условий N_1^0, \dots, N_n^0 исходной системы как от параметров. Условия, при которых решения преобразованной системы ограничены, при заданных ограничениях на функцию постоянно действующих возмущений (п. д. в.) определяют область стабильности системы.

Поскольку все $N_i^0 > 0$, можно сделать подстановку $\xi_i = \ln(N_i/N_i^0)$, тогда получим систему

$$d\xi_i/dt = \varphi_i(\xi_1, \dots, \xi_n; N_1^0, \dots, N_n^0). \quad (3)$$

Система (2) записывается в виде системы с п. д. в. следующим образом:

$$\begin{aligned} d\xi_i/dt &= \Phi_i(\xi_1, \dots, \xi_n; N_1^0, \dots, N_n^0) + B_i; \quad i = \overline{1, n}, \\ \text{где} \quad \Phi_i &= \varphi_i(\xi_1, \dots, \xi_n; N_1^0, \dots, N_n^0) - \varphi_i(0, \dots, 0; N_1^0, \dots, N_n^0), \\ B_i &= \varphi_i(0, \dots, 0; N_1^0, \dots, N_n^0). \end{aligned} \quad (4)$$

Система (4) может рассматриваться как система с постоянно действующими возмущениями. Ее устойчивость определяется теоремой Малкина по устойчивости укороченной системы, т. е. системы без учета п. д. в., при этом функции B_i предполагаются достаточно малыми [8].

Рассмотрим применение этого метода к задаче исследования экологической стабильности системы хищник—жертва. Уравнения рассматриваемой модели имеют вид

$$\begin{aligned} dx/dt &= ax - V(x)y, \\ dy/dt &= kV(x)y - my, \end{aligned} \quad (5)$$

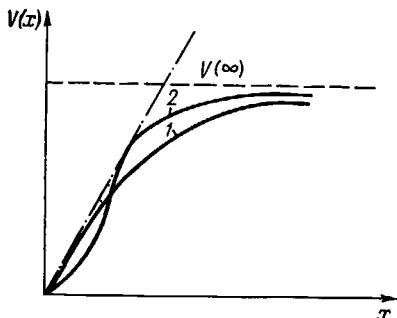


Рис. 1. Два класса трофических функций.

где x , y — численности жертв и хищников соответственно; a — скорость роста численности жертв; m — коэффициент естественной смертности хищников; $V(x)$ — трофическая функция хищника, т. е. число или биомасса жертв, потребляемых одним хищником за единицу времени; k — часть энергии, получаемой хищником с биомассой съеденных жертв и расходуемой им на воспроизведение.

Предполагается, что $V(x)$ принадлежит одному из двух классов, для которых Холлингом получены экспериментальные кривые (рис. 1). Трофическая функция типа 2 характерна для хищников с достаточно сложным поведением.

Нижнюю границу области стабильности дает оценка области асимптотической устойчивости нулевого решения преобразованной системы:

$$\begin{aligned} d\xi/dt &= y_0[w(0, x_0) - w(\xi, x_0)l^\eta] + B_\xi, \\ d\eta/dt &= kx_0[w(\xi, x_0)l^\xi - w(0, x_0)] + B_\eta, \end{aligned} \quad (6)$$

где

$$\begin{aligned} \xi &= \ln x/x_0; \quad \eta = \ln y/y_0; \quad w(\xi, x_0) = U(x_0 l^\xi)/x_0 l^\xi, \\ B_\xi &= a - w(0, x_0) y_0, \\ B_\eta &= kx_0 w(0, x_0) - m. \end{aligned}$$

Тривиальное решение $\xi^* = \eta = 0$ асимптотически устойчиво при $w'(0, x_0) > 0$, где $w'(0, x_0) = dw(\xi, x_0)/d\xi$ при $\xi = 0$. Предельное

значение для параметра x_0 в исходных переменных системы соответствует условию $V(x)/x = \max$ (рис. 2). Обозначим эту точку x_m . Границы области $\Omega_1 = \{y_0 > 0, 0 < x_0 < x_m\}$, полученные с помощью теоремы Малкина, приведены в [9]. Решения системы хищник—жертва с начальными значениями $x_0, y_0 \in \Omega_1$ остаются ограниченными при всех возмущениях B_ξ, B_η , ограниченных по модулю. Приведем неравенство, из которого следует указанное утверждение.

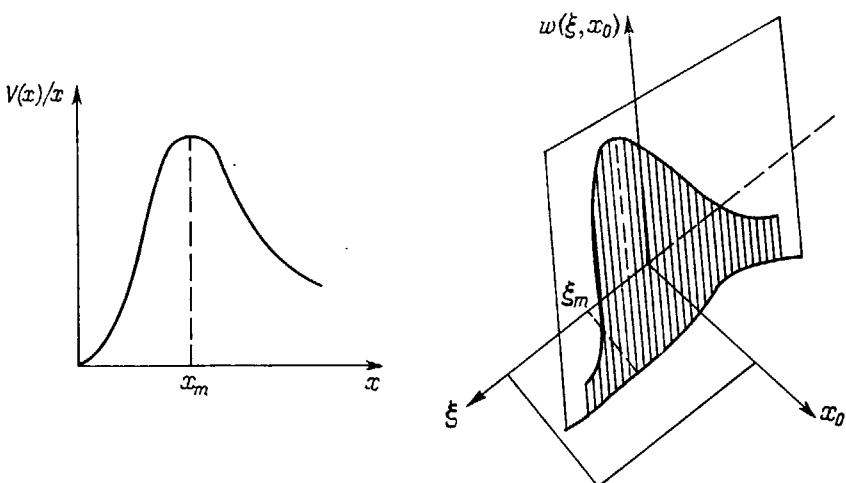


Рис. 2. График зависимости $w(\xi, x_0)$ от $V(x)/x$ и x_0 .

ние [3]. Пусть в векторном виде уравнение системы с возмущениями имеет вид

$$dy/dt = F(t, y) + p(t) \quad y(t_0) = y_0, \quad (7)$$

где $y \in R^n$, $F(t, y) = \text{col}(Y_1, \dots, Y_n)$, Y_1, \dots, Y_n — некоторые нелинейные функции. Введем обозначение $\|y(t, t_0, y_0)\| = u(t)$ и предположим $\|p(t)\| \leq p_0$. Для нормы решений системы (6) выполняется неравенство $u(t) \leq (1 + \lambda_0)t + c$, где λ_0 и c — константы, определяемые по оценкам нелинейной части и начальных значений y_0 решений системы (7) из области асимптотической устойчивости. Оценка получается применением теоремы 1.4.1 к интегральному неравенству (2.4.31) [3].

Рассмотрим решения системы хищник—жертва после того, как теряется устойчивость по линейному приближению, т. е. при $w'(0, x_0) \leq 0$. Нелинейные составляющие, а также п. д. в. B_ξ, B_η будем считать зависящими от характера изменения функции $w(\xi, x_0)$.

Запишем систему (6) с выделенной линейной частью в виде

$$\begin{aligned} d\xi/dt &= -y_0 w'(0, x_0) \xi - y_0 w(0, x_0) \eta + X_0(\xi, \eta) + B_\xi, \\ d\eta/dt &= kx_0 [w'(0, x_0) + w(0, x_0)] \xi + Y_0(\xi, \eta) + B_\eta. \end{aligned} \quad (8)$$

Матрица линейного приближения при $w'(0, x_0) \leq 0$ имеет два собственных значения с положительной действительной частью. При

$$[y_0 w'(0, x_0)]^2/4 < y_0 w(0, x_0) [kx_0 (w'(0, x_0) + w(0, x_0))] \quad (9)$$

корни характеристического уравнения комплексно сопряжены и равновесие $(\xi^*, \eta^*) = (0, 0)$ соответствует седловой точке порядка 2 в соответствии с терминологией [7]. Для двумерных систем такая точка соответствует фокусу.

Влияние B_ξ, B_η на характер равновесия $(\xi^*, \eta^*) = (0, 0)$ может привести к возникновению других нулей в окрестности точки $(0, 0)$. Все нули системы (8) можно определить из уравнения

$$\begin{aligned} h'(\xi) [-y_0 w'(0, x_0) \xi - y_0 w(0, x_0) h(\xi) + X_0(\xi, h_\xi) + B_\xi] = \\ = kx_0 [w'(0, x_0) + w(0, x_0)] \xi + Y_0(\xi, h(\xi)) + B_\eta, \end{aligned} \quad (10)$$

где $\eta = h(\xi)$ — локальное центральное многообразие системы (8).

Для исследования траекторий системы (8) применим подход, основанный на использовании вспомогательных функций определяемых в окрестности равновесия или периодических решений. Такие функции называются функциями бифуркации [7]. Функция бифуркации строится по функциям правой части системы дифференциальных уравнений. Для периодического решения локальной замкнутой координаты, исследование сводится к анализу подобной функции в окрестности некоторого нулевого решения. Возмущения типа B_ξ, B_η для системы (8) рассматриваются как параметры функции бифуркации. Устойчивость системы (8) меняется дважды: при $w'(0, x_0) = 0$, причем матрица A имеет комплексно сопряженные корни для значений $w'(0, x_0) < 0$ и при $x_0 \rightarrow \infty$, собственные значения матрицы при этом нулевые.

Рассмотрим вначале бифуркации с параметром $w'(0, x_0) = 0$, предполагая, что B_ξ, B_η меняются в окрестности нуля. При $w'(0, x_0) = 0$ матрица линейного приближения имеет два мнимых корня. Функции B_ξ, B_η на спектр матрицы не влияют. Условия существования и устойчивости периодических решений соответствуют возникновению предельного цикла из фокуса. Для системы хищник—жертва при $w'(0, x_0) \leq 0$ имеет место бифуркация Андронова—Хопфа, т. е. возникает семейство периодических решений периода $T(\varepsilon) \rightarrow T_0$ при $\varepsilon \rightarrow 0$, где ε — разность между текущим и бифуркационным значениями.

Используя метод оценки устойчивости решений при бифуркации [5], запишем систему в нормальной форме Пуанкаре:

$$\dot{z} = \lambda(\mu) z + \sum_{j=1}^{[L/2]} c_j(\mu) z |z|^{2j} + O(|(z, \mu)|^{L+1}), \quad (11)$$

где μ — бифуркационный параметр, критическое значение которого равно нулю; $c_j(\mu)$ — коэффициенты, определяемые по исходной системе уравнений для приведения к комплексно-нормальной форме; $\lambda(\mu) = \alpha(\mu) + i\nu(\mu)$ — комплексно-сопряженные корни ха-

рактеристического уравнения, $\dot{z} = \xi + i\eta$, $\alpha'(0) = \partial \operatorname{Re} \lambda / \partial \mu \neq 0$. Для системы хищник—жертва $\alpha'(0) = y_0 > 0$. Периодические решения устойчивы, если $\operatorname{Re} c_1(0) < 0$. Для системы (7)

$$\operatorname{Re} c_1(0) = \frac{[-(w(0, x_0))^2 kx_0 y_0^2 + y_0 w''(0, x_0)]}{8w(0, x_0) \sqrt{kx_0 y_0}} - \frac{y_0 w'''(0, x_0)}{16}. \quad (12)$$

Для устойчивости возникающих периодических решений при $w'(0, x_0) = 0$ должно выполняться $w''(\xi, x_0) < 0$.

Для трофической функции $V(x)$ типа 2 $w(\xi, x_0)$ имеет максимум в некоторой точке ξ_m . Аналитически, S-образная трофическая функция (кривая 2 на рис. 1), может быть представлена выражением $ax^n/k + x^n$ [4]. На рис. 2 показана зависимость $w(\xi, x_0)$ от $V(x)/x$ и x_0 .

В точке ξ_m все производные функции $w(\xi, x_0)$ до порядка l равны нулю, а $(l+1)$ -го порядка меньше нуля.

При заданных параметрах трофической функции $V(x)$ устойчивость периодических решений системы (8) может быть определена по условию (12) в случае $w''(0, x_0) \neq 0$.

Приведем определение функции бифуркации [7] при возникновении предельного цикла из фокуса. С помощью замены переменных систему уравнений (8) необходимо преобразовать так, чтобы матрица линеаризации новой системы $\dot{y} = f(y)$, где $y = (y_1, y_2)$, имела чисто мнимые корни. Функции возмущений новой системы обозначим Y_1, Y_2 .

Вводя полярные координаты $(u \cos \theta, -u \sin \theta)$ и исключая t , уравнение (8) запишется в виде

$$du/d\theta = f(u, \theta, \gamma), \quad (13)$$

где $f(\theta, 0, \gamma) = 0$, $\partial f(0, 0, \gamma) / \partial u = 0$, f — периодическая по θ функция. Параметр γ зависит от возмущений Y_1 и Y_2 , а также от п. д. в. B_ξ, B_η . Функция бифуркации определяется выражением

$$G(a, \gamma) = \frac{1}{2\pi} \int_0^{2\pi} f(s, a + u^*(a, \gamma), \gamma) ds, \quad (14)$$

где $u = a + u^*$, a — некоторое фиксированное число, u^* удовлетворяет уравнению

$$du^*/d\theta = f(\theta, u, \gamma) - G(a, \gamma). \quad (15)$$

Существует окрестность U для $(u, \gamma) = (0, 0)$ такая, что уравнение (13) имеет решение $u(\theta)$ только при условии $u(\theta) = u^*(\theta, a_0, \gamma)$, где a_0 удовлетворяет уравнению бифуркации

$$G(a_0, \gamma) = 0. \quad (16)$$

Устойчивость решения $u(\theta)$ определяется устойчивостью решения a_0 уравнения

$$\dot{a} = G(a, \gamma). \quad (17)$$

Каждое периодическое решение уравнения (14) сопоставляется циклу исходной системы. Нулевое решение системы (8) асимптотически устойчиво, если существует $\beta < 0$, такое что

$$G(a, 0) = \beta_0 a^{2q+1} + O(|a|^{2q+1}), \quad |a| \rightarrow 0. \quad (18)$$

Знак β_0 можно определить либо разложением в ряд Тейлора f из (13), либо приведением к нормальной форме системы дифференциальных уравнений. Для (8) знак β_0 соответствует знаку $Rc c_1(0)$.

Пусть дано $G(a, 0)$ и W — окрестность $(Y_1 + B_\xi, Y_2 + B_\eta) = 0$. Определим функции $\gamma_j: W \rightarrow R$, $\gamma_j(0, 0) = 0$, $0 \leq j \leq q-1$, $\gamma_i(0, 0) = -\beta_0$, тогда $G(a, \gamma)$ будет иметь вид

$$G(a, \gamma) = \sum_{j=0}^q \gamma_j (Y_1 + B_\xi, Y_2 + B_\eta) a^{2j+1} + O(|a|^{2q+1}), \quad |a| \rightarrow 0. \quad (19)$$

Для матрицы линейного приближения в нуле γ_0 представляет действительные части собственных значений; $G(a, \gamma)$ при $q=1$ описывает качественное поведение траекторий в окрестности предельного цикла при бифуркации Андронова — Хопфа. Периодические решения возникают при $\gamma_i > 0$, а $\gamma_i = 0$ соответствует предельному циклу. Функции п. д. в. B_ξ и B_η не зависят от переменных и, следовательно, не влияют на характеристики функции бифуркации.

При $x_0 \rightarrow \infty$ параметр $w'(0, x_0)$ становится равным 0. Рассмотрим бифуркации системы в этом случае. Функция $w(\xi, x_0)$ убывает при $x_0 \rightarrow \infty$. Если предположить, что все производные и $w(0, \infty)$ равны нулю в окрестности точки (ξ^*, η^*) , уравнение (10) можно записать в виде

$$h'(\xi) B_\xi = B_\eta. \quad (20)$$

Для исследования решений системы (8) при этой бифуркации примем $|w(0, \infty)| \varepsilon$, $\varepsilon > 0$. Характеристическое уравнение $\lambda^2 + y_0 k x_0 \varepsilon^2 = 0$ имеет чисто мнимые корни, следовательно, можно применить функции бифуркации типа (14). Параметр γ функции бифуркации для $x_0 = \infty$ зависит только от B_ξ и B_η . Примем $B_\xi = -a$, $B_\eta = kV(\infty) - m$, где $V(\infty) = x_0 w(0, x_0)$. Таким образом, условие возникновения неустойчивого предельного цикла можно записать в виде $a = kV(\infty) - m$. Следовательно, периодические решения становятся неустойчивыми при $a > kV(\infty) - m$.

Для определения других возможных точек бифуркации приведем определение точек бифуркации степени q [7]. Функция f , представляющая векторное поле уравнения $dx/dt = f(x, \mu)$, где μ является точкой бифуркации, если возмущения ведут к изменению устойчивости. На множестве X'_n , где n — размерность, если $f \in X'_n$ имеет непрерывные производные порядка $r \geq 1$, определяется отношение эквивалентности для сравнения структурно устойчивых по-

лей. Векторное поле $f \in X_2$ структурно устойчиво, если все критические точки и периодические орбиты гиперболические, а устойчивое и неустойчивое многообразия пересекаются трансверсально (см. [7]). Устойчивые векторные поля являются точками бифуркации степени 0. После f ненулевой степени, для которого в некоторой окрестности любое g либо эквивалентно f , либо имеет степень 0, является точкой бифуркации степени 1. Точки бифуркации следующих степеней определяются рекурсивно.

Для двумерных систем показано, что если f имеет в некоторой окрестности точки $(0, 0)$ точки бифуркации степени 1, то все точки

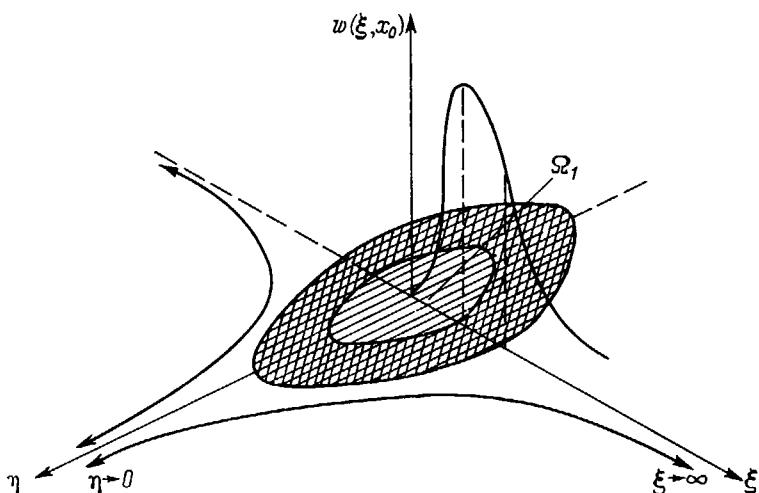


Рис. 3. Области устойчивости системы хищник—жертва для модели с S-образной трофической функцией.

бифуркации будут иметь степень 1. Применяя теорему о классификации точек бифуркации степени 1, можно показать, что устойчивый предельный цикл системы хищник—жертва является единственным.

На рис. 3 показаны области устойчивости системы хищник—жертва. В области Ω_1 решения с начальными значениями (x_0, y_0) устойчивы, приближение к замкнутой кривой в условиях возмущений приводит к устойчивым периодическим решениям. Решения в заштрихованной области при увеличении возмущений приближаются к границе области устойчивости, т. е. в системе с переменными (ξ, η) могут возникнуть неограниченные решения.

Для исходной системы при $x_0 \in \Omega_1$ колебания приводят к равновесию, при котором не меняется ни плотность популяции жертвы, ни плотность популяции хищника. Периодические решения системы (8), возникающие при бифуркации, для исходной модели

соответствуют возникновению вынужденных колебаний численности популяций. Устойчивость этих решений определяет большую стабильность системы, которая обеспечивается только свойствами трофической функции. Уходящие в бесконечность траектории при больших начальных концентрациях жертвы возникают при условии $\alpha > kV(\infty) - m$. Экологическая формулировка этого условия состоит в том, что биотический потенциал жертвы α превосходит биотический потенциал хищника $kV(\infty) - m$.

Механизм регулирования численности популяций при взаимодействии хищник—жертва в случае S-образной трофической функции подробно описан в [5]. Изменения в системе характеризуются в терминах параметра, называемого степенью адаптации хищника. Значения этого параметра определяются в зависимости от коэффициентов m — естественной смертности хищника, $V(\infty)$ — уровня насыщения хищника, а также коэффициента эффективности «переработки» биомассы жертв в собственную биомассу. Сохранение стабильности системы при больших изменениях этих параметров для хорошо адаптированных хищников наблюдается в природных экосистемах. В качестве примера рассмотрим изменения биомассы и численности зоопланктона в процессе эвтрофирования озер, приведенные в [1]. Планктонные хищники могут рассматриваться как организмы с высоким порогом насыщения. Планктоны организмы можно разделить на трофические уровни: фитопланктон, мирный планктон, питающийся фитопланктоном, и хищный планктон.

Таким образом, сообщество зоопланктона включает два трофических уровня. При составлении трофической структуры выполняются требования, позволяющие допускать ее адекватность модели хищник—жертва. Требования эти таковы: а) хищник и жертва должны обитать в одном биотопе; б) сезонная динамика и пространственное распределение хищников и жертв совпадают.

Скорость увеличения среднегодовой биомассы фитопланктона, мирного и хищного планктонов различна. В Малом Севане за 30 лет биомасса фитопланктона возросла в 20 раз, мирного зоопланктона — в 3,5 раза. Наиболее существенные изменения претерпела биомасса хищников: она возросла в 35 раз. Сама трофическая структура, в частности число видов, практически не меняется [1]. Увеличиваются только энергетические затраты на поддержание всей структуры. Виды начинают исчезать только при очень сильном загрязнении. Возможное объяснение резких изменений численности планктонных хищников — это характер их взаимодействия, который при хорошем качестве среды обитания не проявлялся. Хищный планктон, по всей видимости, обладает высокой эффективностью переработки биомассы жертв в собственную. Приведенный пример изменения динамики зоопланктона иллюстрирует возможность существования прямых аналогов рассмотренной простой модели в природных экосистемах.

Автор выражает благодарность проф. Ю. М. Свиражеву за постановку задачи и указания в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Иванова М. Б. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах.—Л.: Зоологический институт АН СССР, 1985.
2. Логофет Д. О., Свирежев Ю. М. Экологическая стабильность и лагранжева устойчивость. Новый взгляд на проблему.—В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1985, т. 7, с. 253—258.
3. Мартынюк А. А., Гутовски Р. Интегральные неравенства и устойчивость движения.—Киев: Наукова думка, 1979. 270 с.
4. Одум Ю. Основы экологии.—М.: Мир, 1975. 740 с.
5. Свирежев Ю. М., Логофет Д. О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.
6. Хессард Б., Казаринов Н., Вэн Н. Теория и приложения бифуркации рождения цикла.—М.: Мир, 1985. 280 с.
7. Hale J. K. Topics in dynamic bifurcation theory.—Providence (R. I); AMS, for the Conf. Board of the Math Sci, 1981. p. 84.
8. Svirezhev Yu. M. Modern problems of mathematical ecology.—In: Proc. Int. Congress Math., Warsaw, 1983. Amsterdam, New-York, Oxford, 1984, p. 1677—1693.
9. Svirezhev Yu. M., Logofet D. O. Complicated dynamics in simple models of ecological systems.—Math. research., 1985, Bd 23, p. 13—22.

ECOLOGICAL STABILITY OF PREY-PREDATOR SYSTEM

N. A. Adzhabyan

*Computer Centre of the Armenian SSR Academy of Sciences
and the Yerevan State University*

Conditions for co-existence of two species, exhibiting prey—predator interactions, are studied by applying the method of Lagrange stability concept formalization for ecological modelling. The region of ecostability is defined by properties of solutions of the differential equations derived from the model equations. It is shown that the method permits to describe an overall system behavior. The population growth is assumed dependant on the current sizes of populations, with constant rates of prey birth and predator mortality. The only physical characteristic of a real ecological system incorporated is the functional response of the predator. The property of periodic solutions being preserved under perturbations for a wide range of parameter values is shown.

КОНЦЕПТУАЛЬНО-БАЛАНСОВОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭКОСИСТЕМ ЛУГОВО-СТЕПНЫХ ЛОГОВ-ПАСТБИЩ И ИХ ЗАПОВЕДНЫХ АНАЛОГОВ

Н. И. Базилевич, А. А. Тишков, Тран Ти

Институт географии АН СССР

Среди методов, способных обеспечить дифференциальную оценку роли естественных и антропогенных факторов в современной динамике экосистем можно выделить метод балансовых построений, сравнительно широко используемый в физической географии и смежных дисциплинах [2, 11, 14, 15]. Наравне с разработками балансового метода как в географии, так и в экологии в последние годы получило развитие концептуально-балансовое моделирование [9, 13, 27, 37], которое на базе современных представлений об интенсивности потоков вещества и энергии в экосистемах и между ними позволяет количественно описывать их функционирование, а также служит необходимым этапом при математическом моделировании экологических систем [7, 24, 37].

В СССР к настоящему времени накоплен сравнительно большой опыт синтеза материалов по структуре и функционированию лугово-степных экосистем на основе балансового и концептуально-балансового моделирования [5, 7, 25–27]. На первом этапе этих исследований авторами учитывались только те биотические и абиотические потоки, параметры которых определялись экспериментально. Степень замкнутости биологического круговорота устанавливалась по показателю абиотичности (отношение интенсивности всех входных и выходных абиотических потоков к значению продукции). В дальнейшем было предложено на основании отношения потерь вещества в основных компонентах экосистем в результате их длительного хозяйственного использования (выявляются при сравнении с эталоном) с учетом интенсивности современных процессов определять индекс антропогенной трансформации. Первый опыт таких построений, учитывающих антропогенные изменения в структуре и функционировании экосистем, реализован Н. И. Базилевич и др. [4, 5, 7].

Эти принципы и были использованы при количественной оценке, выполненной на основе концептуально-балансового моделирования природных и антропогенных составляющих функционирования экосистем лугово-степных лугов в условиях их заповедования (эталон) и интенсивного выпаса. Для реализации поставленной цели необходимо изучить сезонную динамику запасов надземной и подземной фитомассы, мортмассы и продукции в экосистемах лугово-степных лугов при заповедовании и пастбищном использовании и проанализировать роль ведущих абиотических факторов в производственном процессе и в миграции органического вещества изученных экосистем (с привлечением опубликованных данных).

Исследования проводились в Центральной лесостепи Курской области на территории Стрелецкого участка Центральночерноземного государственного биосферного заповедника (ЦЧГБЗ) и в окрестностях Курской опытной сельскохозяйственной станции (п. Петринка).

В качестве эталона были выбраны заповедные участки степного лога. Под эталоном понимается природная не нарушенная человеком экосистема, в которой биологический круговорот веществ сбалансирован и взаимодействие биотических и абиотических процессов обеспечивает устойчивость ее структуры и функционирования. Через лог были заложены трансекта с юго-востока на северо-запад и 3 пробных площадки — на склонах и днище (табл. 1). В качестве аналога был выбран участок лога, используемый под пастбище (4—5 голов на 1 га) с продолжительностью выпаса скота около 5 ч/сут. Здесь также были заложены профиль поперек лога и 3 площадки — на склонах и днище (табл. 1). Как по пастбищным нагрузкам, так и по степени развития дигрессивных процес-

Таблица 1
Характеристика пробных площадей

Показатель	Южный и юго-восточный склоны	Северный и северо-западный склоны	Дно лога
Заповедник			
Уклон, ...°	20,0	15,0	0,3
ФАР, ккал/(см ² ·год)	37,1	31,5	35,0
Почва	Типичный чернозем	Чернозем оподзоленный	Лугово-черноземная
Фитоценоз	Разнотравно-прямокострово-вейниковая луговая степь	Разнотравно-коротконожково-вейниковый луг	Разнотравно-чемерицевый луг
Пастбище			
Уклон, ...°	15,0	24,0	0,4
ФАР, ккал/(см ² ·год)	38,2	26,3	35,0
Почва	Чернозем типичный, смытый с насыщением	Чернозем оподзоленный, смытый с насыщением	Черноземно-луговая, смытая с насыщением
Фитоценоз	Разнотравно-спорышевый, сбой	Разнотравно-полевицово-лугово-овсяницевый луг, III—IV стадия дигрессии	Разнотравно-прырейно-лугово-овсяницевый луг, III стадия дигрессии

сов выбранный аналог является типичным для района исследований.

Для определения запаса фитомассы ежемесячно отбирались уксы (25×25 см) в пятикратной повторности и монолиты почвы ($25 \times 25 \times 20$ см). В слое 0—20 см сосредоточено 80 % массы подземных органов. Уксы разбирались на следующие фракции: зеленые части, ветошь и подстилка. Монолиты отмывались на сите с ячейками $0,25 \times 0,25$ мм. Полученная масса визуально разбиралась на живые и отмершие органы. В июльский срок наблюдений с глубин 0—5, 5—10, 10—15 и 15—20 см отбирались образцы для определения гумуса.

Интенсивность процессов образования, отмирания и разложения надземной и подземной фитомассы оценивалась методом минимальной оценки [25]. Среднеквадратичное отклонение при расчетах составило 15 %.

Эффективность использования лучистой энергии автотрофным блоком экосистем (КПД ФАР) рассчитывалась по отношению энергии в годовой продукции фотосинтеза к количеству фотосинтетически активной солнечной радиации [13]. При этом калорийность сухого органического вещества принималась равной 4 ккал/г. При расчетах удельной скорости продукционного и деструкционного процесса длительность вегетационного периода принималась равной 190 дней [23].

ПРОДУКТИВНОСТЬ ЗАПОВЕДНОГО ЛУГОВО-СТЕПНОГО ЛОГА (ЭТАЛОНА)

Результаты исследования продуктивности и некоторых элементов функционирования экосистем заповедного лога представлены в табл. 2 и 3. Во влажный 1982 г. абсолютные величины среднего и максимального запаса зеленой массы, мертвых подземных органов и продукции в фитоценозах склонов были существенно выше, чем в относительно сухой 1983 г. На дне лога, по-видимому, за счет более благоприятных условий вегетации в весенний и раннелетний периоды (отсутствие застойного увлажнения) в 1983 г. продукция оказалась на 10 т/(г·год) ниже, чем в 1982 г.

Итогом изучения особенностей продукционно-деструкционного процесса экосистем заповедного лога в разные по гидротермическим условиям годы явилось представление о специфике структуры и функционирования автотрофного блока. Так, отношение R_{AV}/G_{AV} заметно уменьшается во влажный год и увеличивается при дефиците влаги. Также колеблется по годам и в зависимости от положения точки наблюдения в рельефе отношение R/V : в 1982 г. оно было существенно выше единицы, а в 1983 г. (особенно на дне лога) приближалось к единице. В 1983 г. продукция на склонах оказалась сходной со среднемноголетними значениями, характерными для плакорной степи [33, 34]. Отношение продукции зеленой части к ее максимальному запасу выражено

Таблица 2

Показатели продуктивности экосистем заповедного лугово-степного лога

Показатель	Юго-восточный склон		Северо-западный склон		Дно лога	
	1982	1983	1982	1983	1982	1983
Средние значения запаса, т/га						
зеленой массы, G	5,68	3,17	5,79	3,14	5,94	7,37
ветоши D	2,26	2,48	2,13	2,71	1,87	3,43
подстилки L	3,37	3,66	2,94	3,06	2,83	2,89
живых подземных органов R	4,84	6,49	5,28	5,31	8,60	13,10
мертвых подземных органов V	10,03	8,36	9,01	6,90	12,24	11,27
Максимальный запас зеленой массы G_{\max}	13,74	5,60	11,83	5,10	12,01	10,40
Приращение за вегетационный период, т/га·год)						
зеленой массы P_G	14,22	6,00	14,41	8,80	15,30	18,60
ветоши P_D	13,11	5,00	11,58	6,70	14,25	17,60
подстилки P_L	13,79	7,75	12,56	9,20	14,75	13,10
живых подземных органов P_R	10,25	10,60	9,20	8,60	14,49	21,70
мертвых подземных органов P_V	8,90	10,70	9,15	13,30	14,25	18,60
Убыль при разложении, т/(га·год)						
подстилки P_M	14,55	6,55	10,73	7,50	19,26	16,90
мертвых подземных органов P_W	12,31	14,20	5,49	7,90	20,59	19,00

меньшими значениями, чем на плакоре, а контрастность продукцииных характеристик склонов и дна возрастала по сравнению с засушливым 1982 г. Аналогичным образом, но менее резко изменилось и значение КПД ФАР (см. табл. 3).

Таблица 3

Некоторые показатели структуры и функционирования экосистем заповедного лугово-степного лога

Показатель	Юго-восточный склон		Северо-западный склон		Дно лога	
	1982	1983	1982	1983	1982	1983
$(D_{AV} + L_{AV})/G_{AV}$	1,00	1,94	0,88	1,84	0,79	0,86
$G_{AV} + D_{AV} + L_{AV}$ т/га	11,21	9,31	10,86	18,91	10,64	13,69
V_{AV}/R_{AV}	2,07	1,29	1,71	1,30	1,42	0,86
R_{AV}/G_{AV}	0,85	2,04	0,91	1,69	1,45	1,78

Показатель	Юго-восточный склон		Северо-западный склон		Дно лога	
	1982	1983	1982	1983	1982	1983
Средняя скорость формирования P_a , т/(га·с)	0,07	0,04	0,08	0,05	0,08	0,10
Средняя скорость формирования P_n (0—20), т/(га·сут)	0,05	0,07	0,05	0,04	0,08	0,11
$P_g + P_n$ т/(га·год)	24,47	16,60	23,61	117,40	29,79	40,30
КПД ФАР за апрель—сентябрь, %	2,61	2,23	2,99	2,21	3,40	4,49
P_g/G_{max}	1,03	1,07	1,22	1,72	1,27	1,79
Удельная скорость производственного процесса, мг/(г·сут)	22,70	28,00	21,95	23,12	25,19	29,97
Удельная скорость разложения растительных остатков, мг/(г·сут)	9,64	8,91	6,10	6,40	19,58	10,52

ПРОДУКТИВНОСТЬ ЭКОСИСТЕМ ЛУГОВО-СТЕПНОГО ЛОГА-ПАСТБИЩА И РОЛЬ ВЫПАСА В ИХ СОВРЕМЕННОМ ФУНКЦИОНИРОВАНИИ

Выпас домашнего скота — одна из наиболее древних форм хозяйственного использования степной растительности [1, 10, 17, 19, 28—30]. Под влиянием этого фактора шло формирование современного облика зональных и интразональных экосистем луговой степи [12, 18, 20], особенно последние 200 лет [21]. В связи с тем что основные площади плакорта в настоящее время практически полностью распаханы, максимальные пастбищные нагрузки в условиях луговых степей приходятся на лога и балочные комплексы, которые имеют сильно деградированные растительный и почвенный покровы, а их экосистемы представлены заключительными стадиями пастбищной дигрессии.

Параллельные исследования производственно-деструкционных процессов в 1983 г. в условиях заповедного лога (эталона) и лога-пастбища показали, что специфика формирования продукции последнего заключается в наличии летней паузы на обоих склонах и летнего максимума на дне лога. Существенной особенностью функционирования экосистем лога-пастбища является смещение сроков накопления надземной мортмассы к осени. Здесь почти не выражен переход прошлогодней ветоши в подстилку, поскольку накопление растительных остатков очень мало (табл. 4).

Максимальный запас зеленой массы на логе-пастбище составил лишь 6—8 % такового на заповедном логе. В этих же пределах изменялись значения G_{AV} и D_{AV} (табл. 5).

Таблица 4

Некоторые продукционные показатели структуры и функционирования экосистем лога-пастибища (1) и заповедного лога (2), 1983 г.

Показатель	Южные и юго-восточные склоны		Северные и северо-западные склоны		Дно лога	
	1	2	1	2	1	2
$(D_{AV} + L_{AV})/G_{AV}$	0,91	1,94	1,26	1,83	0,86	0,88
V_{AV}/R_{AV}	0,47	1,31	0,30	1,20	0,34	0,86
$\frac{D_{AV} + L_{AV} + V_{AV}}{G_{AV} + R_{AV}}$	0,56	1,54	0,40	1,68	0,45	0,88
P_G/G_{\max}	5,19	1,07	4,35	1,73	2,90	1,79
P_R/P_G	0,53	2,06	0,95	0,95	0,79	1,11
Средняя скорость формирования P_G , т/(га·сут)	0,01	0,03	0,01	0,05	0,01	0,10
Средняя скорость формирования P_R , т/(га·сут)	0,005	0,05	0,009	0,05	0,009	0,11
R_R/R_{AV}	1,13	1,55	0,85	1,62	0,75	1,66

Таблица 5

Отношение запаса и продукции фитомассы экосистем лога-пастибища к аналогичным значениям для экосистем заповедного лога (100 %)

Показатель	Южный и юго-восточные склоны		Северный и северо-западный склоны		Дно лога	
	пастбище	% от значения для заповедного лога	пастбище	% от значения для заповедного лога	пастбище	% от значения для заповедного лога
G_{\max} т/га	0,36	6,4	0,42	8,2	0,71	6,8
G_{AV} т/га	0,23	7,3	0,19	6,1	0,44	6,0
D_{AV} т/га	0,14	5,6	0,20	7,4	0,31	9,0
L_{AV} т/га	0,07	1,9	0,04	1,3	0,07	2,4
$G_{AV} + D_{AV} + L_{AV}$ т/га	0,44	4,7	0,43	4,8	0,82	5,6
R_{AV} т/га	0,88	13,6	1,57	29,6	1,62	12,4
V_{AV} т/га	0,41	4,9	0,47	6,8	0,55	4,9
$G_{AV} + R_{AV}$ т/га	1,11	11,5	1,76	20,8	2,06	10,1
P_G т/(га·год)	1,87	31,2	1,83	20,8	2,06	11,1
P_R т/(га·год)	0,99	9,3	1,74	20,2	1,62	7,5
R_{AV} т/га	1,29	8,7	2,04	16,7	2,17	8,9
$P_G + P_R$ т/(га·год)	2,86	17,8	3,57	20,5	3,68	9,1

Более контрастные значения были получены для запасов подстилки и суммарных запасов живой и мертвый растительной массы. Первые составляют $\frac{1}{50}$, а вторые — $\frac{1}{20}$ аналогичных значений в экосистемах эталона. В подземной сфере различия выражены лишь несколько меньше — 12—30 %. При низких значениях запаса на логе-пастбище сравнительно высокими являются показатели продукции (с учетом сгравливания скотом): на склонах они составляют $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{5}$, а на дне лога — $\frac{1}{9}$ таковых в заповеднике (см. табл. 5).

В целом показатели продуктивности экосистем склонов и дна лога-пастбища имели близкие абсолютные величины. Исходная контрастность структуры и продуктивности растительного покрова лугово-степных логов здесь слаживалась влиянием выпаса, а так же конвергенцией растительности в результате пастбищной дигрессии.

КОНЦЕПТУАЛЬНО-БАЛАНСОВОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭКОСИСТЕМ ЛОГА-ПАСТБИЩА И ЕГО ЗАПОВЕДНОГО АНАЛОГА

Для целей моделирования были взяты средние данные о запасах и интенсивности потоков органического вещества в основных блоках исследованных экосистем (фитомасса, мортмасса, гумус почвы, см. табл. 2—5).

Как и во всех типах травяных экосистем, наибольшее количество органического вещества оказалось сосредоточенным в блоке «гумус почвы». Так, его запасы в слое почвы 0—20 см на склонах заповедного лога составляют от 188,0 (юго-восточный) до 240,0 т/га (северо-западный), а в логе-пастбище — 145,0 (северный) и 186,0 т/га (южный). Запасы гумуса в почве на днищах логов в заповеднике и на пастбище оказались 120,0 и 176,0 т/га соответственно.

В процессе отмирания фитомассы в эталонных экосистемах практически вся продукция зеленой массы (за исключением ее части, потребленной фитофагами) переходит в блоки «ветошь» и «подстилка», а продукция корней — в блок «подземная мортмасса». Количество минерализовавшихся и гумифицированных растительных остатков в среднемноголетнем цикле соответствует здесь количеству ежегодно отмирающих надземных и подземных органов растений. При этом гумифицируется только около 5 % растительных остатков, а минерализуется до CO_2 около 95 % [6, 7].

Заключительным звеном биологического круговорота является минерализация гумуса. Для заповедных экосистем-эталонов количество ежегодно минерализующегося гумуса соответствует (с некоторыми флуктуациями) значению его ежегодного новообразования.

При анализе пастбищных экосистем необходимо к полученным при полевых исследованиях значениям продукции добавить коли-

чество органического вещества, которое отчуждается за период выпаса скота. Наши расчеты по данным, полученным на Петринской сельскохозяйственной опытной станции, показали, что с начала мая по начало октября скотом отчуждается около 1,0 т/га органического вещества.

Усвояемость корма крупным рогатым скотом составила (по опубликованным данным) около 45—50 %. Зная режим выпаса пами был рассчитан возврат органического вещества с экскрементами, мочой и метаном.

Все потоки, характеризующие отчуждение при хозяйственной деятельности, нами рассматривались как антропогенные составляющие функционирования экосистем. При антропогенном изменении интенсивности потоков (прямом или опосредованном) изменяется и количество органического вещества в блоках. Скорость этих изменений можно оценить путем сравнения производительных характеристик и запасов органического вещества в блоках трансформированной экосистемы и эталона. Разность между запасами можно разделить на продолжительность использования данной территории в ходе хозяйственной деятельности [5].

В нашем случае условно принималось, что эталонная система (заповедный лугово-степной лог) не претерпевала существенных антропогенных изменений в последние 50—100 лет (особенно с момента заповедования в 1935—1938 гг.) и восстановилась до квазиравновесного состояния, как и прилегающие к ней участки пла-корной луговой степи. Ориентировочно длительность активного агрокультурного освоения района исследований составляет около 200 лет [21]. Именно этот период охватывает время интенсивного использования рассматриваемого лугово-степного лога в пастбищном хозяйстве и его деградации.

Использование лугово-степных логов как пастбищ приводит к трансформации всех компонентов их экосистем и в целом к сокращению запасов органического вещества в блоках. Наиболее существенные потери отмечаются для надземной и подземной фитомассы, мортмассы и мертвых подземных органов (см. табл. 4). Близкие к характерным для заповедных экосистем показатели запаса гумуса в почве экосистем лога-пастбища обусловлены следующими причинами. Во-первых, действие выпаса стимулирует быструю деструкцию опада пастбищных растений и накопление гумуса, т. е. процесс этот противоположен таковому в заповедных экосистемах, где идет интенсивное накопление подстилки и ветоши при отсутствии стравливания. Во-вторых, минерализация гумуса за счет деятельности микроорганизмов в условиях пастбища происходит менее интенсивно, так как уплотнение почвы, ее пересыхание летом и ухудшение аэрации ингибируют развитие в верхних почвенных горизонтах микрофауны и микрофлоры. И, наконец, самым важным фактором накопления гумуса в почве лога-пастбища служит интенсивный егонос с прилегающими к логу полей и частичная аккумуляция в условиях «ступенчатых» склонов (пасквальный микрорельеф, сформировавшийся в результате

выбивания крупным рогатым скотом троп) и днища с меандрирующим водотоком.

Концептуально-балансовое моделирование функционирования экосистем лугово-степных лугов в условиях абсолютной заповедности и при пастьбищном режиме позволяет проследить направление и интенсивность потоков органического вещества внутри экосистем и между ними. Для реализации этих целей были привлечены данные о водном балансе изученных территорий [16, 22, 31, 32, 35, 36], а также о характере накопления и динамике органического вещества в экосистемах луговой степи в условиях заповедования и при разных режимах использования [3, 5, 8, 26].

Наиболее существенным среди потоков органического вещества в экосистемах склонов заповедного луга является его привнос с поверхностью стоком с водоразделов ($0,076 \text{ т}/(\text{га} \cdot \text{год})$) в растворенной форме при стоке $4122 \text{ м}^3/(\text{га} \cdot \text{год})$. Второй статьей прихода служат атмосферные осадки ($5650 \text{ м}^3/\text{год}$), с которыми поступает $0,012 \text{ т}/\text{га}$ органического вещества.¹ Всего в экосистемы склонов с учетом перераспределения снега с водораздела вносится $0,09 \text{ т}/(\text{га} \cdot \text{год})$ органического вещества (табл. 6).

Такое же количество (с небольшими колебаниями по годам) выносится из экосистемы с внутрипочвенным вертикальным стоком (фильтрация растворов за пределы корнеобитаемого слоя) и идет на питание грунтовых вод.

Экосистемы дна луга функционируют в ином режиме поступления органического вещества аллохтонной природы (около $0,027 \text{ т}/(\text{га} \cdot (\text{год}))$): с выклинивающейся верховодкой — $0,014 \text{ т}/\text{га}$, с осадками — $0,062 \text{ т}/\text{га}$, с аккумулированным снегом — $0,01 \text{ т}/\text{га}$. Расход складывается из выноса органического вещества с весенним стоком, в том числе с водами временного водотока, и фильтрации. Эти процессы на данном этапе развития экосистемы относительно сбалансированы.

Все это позволяет охарактеризовать экосистемы заповедного лугово-степного лага как относительно равновесные, функционирование которых существенно зависит, но не определяется полностью влиянием экосистем плакорной степи. Антропогенное поступление органического вещества составляет только около $0,01 \text{ т}/\text{га}$ (с осадками) вследствие запыленности атмосферы [5].

В условиях засушливых лет, когда транзит воды с растворенными органическими веществами и минеральными веществами в экосистемах луга сокращен, последние функционируют практически автономно и все экотопические различия сводятся к перераспределению ФАР, которое во многом и определяет различия в продуктивности и ее уровень. Во влажные годы транзит воды и с ней органического вещества, азота и других биогенов растет, что сказывается в первую очередь на продуктивности экосистем склонов. Эффект аллохтонного поступления органического вещества

¹ Годовое суммарное испарение в районе исследований несколько превышает $500 \text{ мм}/\text{год}$.

Таблица 6

Накопление (+) и потери (—) органического вещества в процессе функционирования экосистем лугово-степных лугов при заповедном режиме и интенсивном выпасе (т/(га·год))

Статьи баланса органического вещества и индексы состояния экосистемы	Заповедник			Пастбище		
	Юго-восточный склон	Северо-западный склон	Дно лога	Южный склон	Северный склон	Дно лога
Поступление						
осадки	0,012	0,012	0,012	0,012	0,012	0,012
аккумуляция снега	0,002	0,002	0,001	0,001	0,002	0,002
жидкий сток	0,076	0,076	—	0,177	0,177	0,384
твердый сток	—	—	0,014	1,075	1,075	1,928
выклинивание верховодки	—	—	—	0,200	0,200	0,200
с пометом скота	—	—	—	—	—	—
Итого	+0,090	+0,090	+0,027	+1,465	+1,466	+2,526
Потери (вынос)						
жидкий сток	—	—	0,015	0,184	0,200	0,358
твердый сток	—	—	—	0,920	1,008	1,000
фильтрация	0,090	0,090	0,012	0,034	0,034	0,056
Итого	-0,090	-0,090	-0,027	-1,138	-1,242	-1,414
Прочие потери						
изымается скотом	—	—	—	1,000	1,000	1,000
ежегодные потери органического вещества фитомассы за период хозяйственного освоения	—	—	—	0,044	0,040	0,077
ежегодные потери (—) и аккумуляция (+) гумуса почвы (0—20 см)	—	—	—	-0,001	-0,475	+0,280
Баланс	0	0	0	-0,718	-1,515	+1,315
Индекс абиотичности (отношение суммарного выноса органического вещества абиотическими потоками к его содержанию в продукции), %	0,430	0,440	0,070	61,100	48,300	61,700
Индекс антропогенной трансформации (отношение баланса органического вещества к его запасу в эталоне), %	—	—	—	-0,430	-0,570	+0,84

ства и воды может достигать 50 % продукции зеленой массы, что прослеживается при сравнении характеристик продуктивности лугово-степных сообществ на склонах логов и на плакоре в одинаковых условиях атмосферного увлажнения [34].

Совершенно иная картина миграции органического вещества наблюдается в экосистемах лога-пастбища. Здесь основными источниками аллохтонного органического вещества является жидкий (0,18 т/(га·год) на склонах и 0,38 т/(га·год) на дне лога) и твердый (1,08 т/(га·год) и 1,93 т/(га·год) соответственно) сток с водораздельных пространств, более 75 % которых заняты зябью. Прочие статьи поступления в целом аналогичны таковым в заповеднике (см. табл. 6). Существенным отличием функционирования лога-пастбища служит большой объем транзита органического вещества с весенним и осенним стоком и не пересыхающим в течение вегетационного периода ручьем на дне лога. В целом за год со склонов с жидким стоком выносится 0,18 (южный склон) — 0,20 т/га·год (северный склон) органического вещества, а на дне — 0,36 т/(га·год). Вынос органического вещества из экосистем с твердым стоком составляет в целом около 1,0 т/(га·год). В то же время фильтрационные качества почв сбитого пастбища значительно ниже, чем у целинных черноземов. Поэтому миграция органического вещества при промачивании почвы на склонах здесь существенно меньше — около 0,03 т/(га·год).

Все эти перестройки в миграции органического вещества в выпасаемом логе следует рассматривать как следствие антропогенной трансформации не только самого лога, но и прилегающей к нему территории, занятой агроценозами (бассейна в целом). Если снижение запаса органического вещества в блоках фитомассы и мортмассы здесь определяется собственно пастбищным режимом, то возрастание транзитности органического вещества обусловливается выносом его с полей поверхностным стоком по уплотненной при выпаде поверхности почвы, затрудненной фильтрацией и неразвитостью растительного покрова.

Для оценки антропогенной составляющей в функционировании экосистем лога-пастбища мы дифференцированно проанализировали интенсивность миграции органического вещества на логе-пастбище и заповедном логе, изменение индекса абиотичности (отношение суммы выноса органического вещества к его содержанию в продукции), а также индекс антропогенной трансформации — отношение баланса органического вещества в экосистемах лога-пастбища к его запасу в эталонной экосистеме. Было принято, что период выхода исследованного лога из природного режима функционирования и его интенсивное антропогенное изменение составляет около 200 лет, как и указывалось выше [12, 20, 21].

Принимая во внимание эти условия, было выявлено, что ежегодные потери (или антропогенная аккумуляция) органического вещества фитомассы за период хозяйственного использования лога-пастбища составляют от 0,077 т/(га·год) (дно лога) до

0,04 т/(га·год) (склоны). Это означает, что длительное пастбищное использование растительности исследованных экосистем привело к трансформации практически всех элементов структуры и функционирования — состава, горизонтальной и вертикальной структуры фитоценозов, а, следовательно, основных продукционных характеристик — запаса надземной и подземной фитомассы, ее продукции, удельной скорости продуцирования и др. Эрозионные процессы стимулируют не только вынос, но и аккумуляцию гумуса в почвах трансформированных экосистем (за счет привноса с водораздельных пашен). Так, средняя скорость ежегодных потерь гумуса за период интенсивного хозяйственного освоения рассматриваемого пастбища составила 0,001 т/(га·год) на южном склоне и 0,475 т/(га·год) на северном. В условиях дна лога-пастбища на данном этапе развития пасквального ландшафта отмечается аккумуляция гумуса со скоростью до 0,28 т/(га·год). В тоже время эффект от эвтрофирования в данном случае не проявляется — повышения запаса и продукции фитомассы не происходит в связи с тем, что коренным образом изменяются другие факторы, обеспечивающие продукционный процесс (например, механический состав верхних слоев почвы, ее аэрация, уплотнение и др.).

Антropогенная составляющая приходной части баланса органического вещества экосистем лога-пастбища составила около 93 % на склонах и около 98 % на дне лога. В расходной части баланса она имеет также близкие значения — 91 и 97 % соответственно.

Результаты концептуально-балансирующего моделирования экосистем лугово-степных логов-пастбищ и их заповедных аналогов оказываются полезными для количественной оценки динамических изменений структурно-функциональных характеристик экосистем в процессе их хозяйственного использования. В данном случае моделирование выступает как метод синтеза данных, характеризующих биотические и абиотические процессы при мониторинге пасквальных сообществ. По нашему мнению, выбор заповедных экосистем в качестве эталона при анализе тренда лугово-степных логов-пастбищ позволяет аргументированно и методически объективно выделить антропогенную составляющую динамики изученных сообществ.

Как было показано выше, антропогенная трансформация экосистем лугово-степных логов в процессе их пастбищного использования усиливает транзитность в функционировании биоты и стимулирует дальнейшую деградацию основных структурных и функциональных характеристик экосистем. По индексу абиотичности экосистемы склонов лога-пастбища и его заповедного аналога (этапона) различаются почти в 100 раз, а экосистемы дна — в 1000 раз. Это свидетельствует о резком возрастании роли абиотических процессов в функционировании антропогенных модификаций экосистем. Наиболее существенные перестройки организации происходят в экосистеме дна лога-пастбища, где отмечаются самые высокие потери продукционного потенциала по сравнению

с заповедником и развитие процессов антропогенного эвтрофирования, которые не компенсируют даже частично последствий антропогенной трансформации.

Таким образом, экосистемы лога-пастища характеризуются декомпенсационным режимом функционирования, а экосистемы заповедного лога в многолетнем цикле практически стационарны. Расход резерва органического вещества на логе-пастище происходит быстрее, чем на плакорных пастищах луговой степи, несмотря на его привнос с твердым стоком с водораздела [5, 7].

Концептуально-балансовое моделирование — один из перспективных методов анализа и синтеза, позволяющих количественно оценить естественные и антропогенные составляющие функционирования и динамики экосистем в условиях разного режима использования. Выявленные в данной работе закономерности могут быть полезны в качестве составной части обоснования рекомендаций по мелиорации и управлению динамикой естественных кормовых угодий региона и для выбора наиболее репрезентативных и информативных показателей мониторинга лугово-степных экосистем с транзитным режимом функционирования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Антропогенные изменения экосистем настоящих степей / Р. И. Злотин, Н. С. Казанская, К. С. Ходашова и др. — Изв. АН СССР, Сер. геогр., 1979, № 5, с. 5—18.
2. Арманд Д. Л. Основы метода балансов в физической географии. — Изв. ВГО, 1947, № 6, с. 18—27.
3. Афанасьев Е. А. Черноземы Средне-Русской возвышенности. — М.: Наука, 1966. 224 с.
4. Базилевич Н. И. Биологическая продуктивность почвенно-растительных формаций СССР. — Изв. АН СССР, Сер. геогр., 1986, № 2, с. 49—67.
5. Базилевич Н. И., Семенюк Н. В. Биологическая продуктивность луговой степи Центральночерноземного биосферного заповедника при различных режимах использования. — В кн.: Экологический мониторинг в биосферных заповедниках социалистических стран. Пущино, 1982, с. 115—142.
6. Базилевич Н. И., Шмакова Е. И. Продуктивность абсолютно заповедной луговой степи Центральночерноземного биосферного заповедника. — Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1984, т. 89, вып. 4, с. 94—107.
7. Базилевич Н. И., Гильманов Т. Г. Концептуально-балансовые модели как этап обобщения экологической информации при построении математических моделей. — В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1985, т. 7, с. 152—178.
8. Герцик В. В. Влияние выпаса на растительность, влажность и структуру почв. — Труды Центральночерноземного гос. заповедника, 1955, вып. 3, с. 269—291.
9. Гильманов Т. Г. Математическое моделирование биогеохимических циклов в травяных экосистемах. — М.: Изд-во МГУ, 1978, 168 с.
10. Горшкова А. А. Биология степных пастищных растений Забайкалья. — В кн.: Экология флоры Забайкалья. — Иркутск: Наука, 1971, с. 5—113.
11. Григорьев А. А. Опыт аналитической характеристики состава и строения физико-географической оболочки земного шара. — М.—Л.: 1937. 68 с.
12. Диесман Л. Г. Изменение численности копытных в степях Европейской части СССР в голоцене. — Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1982, т. 84, вып. 2, с. 3—14.
13. Дроздов А. В. Крупномасштабная карта потенциально возможной солнечной радиации. — В кн.: Геофизика ландшафта. М.: Наука, 1967, с. 57—66.

14. Дроздов А. В. Об изучении массоэнергообмена в ландшафте балансовым методом.—Изв. АН СССР. Сер. геогр., 1974, № 1, с. 129—140.
15. Дроздов А. В. Опыт разграничения природных комплексов по характеристикам массоэнергообмена.—В кн.: Современные проблемы природного районирования. М.: Наука, 1975, с. 111—122.
16. Иверонова М. И., Яшипа А. В. Снежный покров Стрелецкого участка Центральночерноземного заповедника.—Труды Центральночерноземного гос. заповедника, 1971, вып. 11, с. 146—181.
17. Казанская Н. С. Экологическая схема изменения луговой растительности под влиянием выпаса в условиях Курской области.—Труды Центральночерноземного гос. заповедника, 1965, вып. 9, с. 117—123.
18. Комаров Н. Ф. Этапы и факторы эволюции растительного покрова черноземных степей.—Зап. ВГО. Нов. сер., 1951, т. 13, с. 73—81.
19. Краснитский А. М., Дыренков С. А. Сравнительная оценка луговых и степных экосистем, формирующихся при косимом и некосимом режимах заповедной охраны.—Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1982, т. 87, вып. 4, с. 102—110.
20. Лакренко Е. М. Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей.—В кн.: Растительный покров СССР. Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР».—М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1956, т. 11, с. 537—731.
21. Материалы по истории сельского хозяйства и крестьянства СССР.—М.: Изд-во АН СССР, 1959, сб. 3. З. 494 с.
22. Методы исследования водного баланса территории и картирование его элементов.—М.: Институт географии АН СССР, 1973. 220 с.
23. Рябов В. А. Климатическая характеристика Центральночерноземного заповедника.—В кн.: Материалы стационарного изучения компонентов лесостепей заповедных биогеоценозов. Л.: Гидрометеоиздат, 1979, с. 5—72.
24. Свирижев Ю. М., Елизаров Е. Я. Математическое моделирование биологических систем.—М.: Наука, 1972. 159 с.
25. Титлянова А. А. Биологический круговорот углерода в травяных биогеоценозах.—Новосибирск: Наука, 1977. 221 с.
26. Титлянова А. А. Методология и методы оценки чистой первичной продукции и построение баланса химических элементов в экосистемах.—В кн.: Теоретические основы и опыт экологического мониторинга. М.: Наука, 1983, с. 63—76.
27. Титлянова А. А., Шатохина Н. Г. Баланс химических элементов в луговом и степном биогеоценозах.—В кн.: Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы.—Новосибирск: Наука, 1976, т. 2, с. 335—342.
28. Тишков А. А., Шеремет Л. Г. Динамика растительности «Михайловской целины» и вопросы управления ею.—В кн.: Проблемы охраны генофонда и управления экосистемами в заповедниках степной и пустынной зон. Тез. докл. М.: Наука, 1984, с. 187—191.
29. Тишков А. А., Шеремет Л. Г. Продуктивность и динамика биоты луговых степей Михайловской целины.—В кн.: Динамика биоты в экосистемах Центральной лесостепи. — М.: Институт географии АН СССР, 1986, с. 200—210.
30. Ходашова К. С., Злотин Р. И., Снегирева Е. В. Влияние животных на продуктивность растительности луговой степи.—В кн.: Гетеротрофы в экосистемах Центральной лесостепи.—М.: Институт географии АН СССР, 1979, с. 10—63.
31. Черышев Е. П. Твердый сток в основных естественных экосистемах и сельскохозяйственных угодьях.—В кн.: Водный баланс основных экосистем Центральной лесостепи. М.: Институт географии АН СССР, 1975, с. 213—277.
32. Чеснышов Е. П., Барыкова Н. А. Гидрологические особенности вещественного обмена в различных экосистемах Центральной лесостепи.—В кн.: Материально-энергетические ресурсы основных геосистем Центральной лесостепи. М.: Институт географии АН СССР, 1976, с. 203—223.
33. Шмакова Е. И. Связь продукционного процесса луговой степи с условиями погоды.—Изв. АН СССР. Сер. геогр., 1985, № 2, с. 116—125.
34. Шмакова Е. И., Тран Ти. Влияние рельефа на продукционно-деструкционный процесс степной растительности.—В кн.: Проблемы охраны

генофонда и управления экосистемами в заповедниках степной и пустынной зон. Тез. докл.—М.: Наука, 1984, с. 187—191.

35. Яшина А. В. Распределение снежного покрова по природным комплексам Стрелецкой лесостепи.—В кн.: Биогеографическое изучение лесостепи.—М.: Институт географии АН СССР, 1972, с. 101—106.

36. Яшина А. В., Фишман М. И. Влажность почв в зависимости от рельефа и условий снегонакопления.—В кн.: Геофизика ландшафта. М.: Наука, 1967, с. 95—109.

37. Grassland simulation model/Innis G. S. (Ed).—Ecol. studies, 1978, vol. 26, p. 858—860.

CONCEPT-BALANCE SIMULATION OF THE ECOSYSTEMS OF MEADOW-STEPPE VALLEY PASTURES AND OF THEIR RESERVE ANALOGUES

N. I. Bazilevich, A. A. Tishkov, Tran Ti

Institute of Geography, USSR Academy of Sciences

The considered parameters of steppe meadow production in the Russian forest-steppe zone are compared with overgrazed valleys. As for the latter, a sharp growth of abiotic fluxes has been revealed.

ДИНАМИКА КОРРЕЛЯЦИЙ МЕЖДУ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИМИ ПАРАМЕТРАМИ ПРИ АДАПТАЦИИ И ЭКОЛОГО-ЭВОЛЮЦИОННЫЙ ПРИНЦИП ПОЛИФАКТОРИАЛЬНОСТИ

A. H. Горбань

Вычислительный центр Красноярского филиала СО АН СССР

B. T. Манчук, E. V. Петушкива

Институт медицинских проблем Севера СО АМН СССР

Экология человека, согласно определению экологии как «биологии организмов в отношении к среде» ([8], с. 13), должна рассматривать два круга вопросов. С одной стороны, это анализ воздействия человека на среду — тех антропогенных воздействий, которые находятся в центре внимания современной экологии (см. например, [9, 15]; здесь очевидна стыковка экологии человека со всей остальной экологией и, конечно, с экономикой, социологией, социальной психологией и др.), а с другой — это задачи адаптации человека к изменяющейся новой среде. Здесь экология сближается с другими разделами биологии человека и медициной.

На стыке этих двух комплексов задач, которые можно обозначить так: среда под действием человека и человек под действием среды, лежит главная проблема — проблема образа жизни (образа действий) в данном регионе. Конечно, проблемы конструирования, внедрения, поддержания и развития образа жизни выходят за рамки любой конкретной области исследования и вообще науки как таковой [4]. Однако прикладное значение экологических исследований состоит в первую очередь в обеспечении подходов к этим проблемам.

Важной составной частью организации рационального образа жизни человеческих популяций должно быть изучение (измерение) уровня здоровья этих популяций — своеобразный медико-биологический мониторинг. В особенности это относится к популяциям в экстремальных условиях, в том числе на Крайнем Севере.

Уровень здоровья популяции по своему существу определяется показателями смертности, рождаемости, заболеваемости и их структурой. Выделяя для наблюдения наиболее чувствительное звено, естественно остановиться на изучении новорожденных детей [1, 3, 17, 18]. Можно считать, что система мать—плод и организм новорожденного ребенка являются зеркалом социально-биологической адаптации.

Кажется также естественным переход от показателей заболеваемости к показателям метаболизма. Динамическая характеристика состояния метаболизма новорожденного может играть роль информативного маркера функционального состояния систем не только новорожденного ребенка, но и систем организма матери.

Из всех возможных характеристик метаболизма нами были выбраны показатели липидного обмена. Особо важную роль липиды играют в обеспечении энергетических и пластических потребностей в детском возрасте и особенно в период новорожденности, так как именно этот возрастной период развития человека отличается значительными потребностями в структурных и энергетических компонентах и выраженными динамическими изменениями в липидном метаболизме.

При медико-биологическом мониторинге человеческих популяций в экстремальных условиях особую сложность приобретает проблема интерпретации данных, установлении границ нормы и патологии, поскольку то, что следовало бы считать нормой для организма, в ходе процесса адаптации может значительно отличаться от нормы для адаптированного состояния. В поисках отличий нормы для адаптирующихся популяций от нормы для адаптированных исследовались не только значения отдельных параметров, но и различные связи между ними (которые, как мы предполагаем, могут быть в некоторых случаях информативнее самих значений). На этом пути при сравнительном изучении липидного обмена у новорожденных в средних широтах Сибири и на Крайнем Севере (у некоренного населения) был выявлен следующий эффект.

Корреляции между физиологическими параметрами в ходе процесса адаптации выше, чем в адаптированном состоянии.¹ Здесь необходимо сделать очевидное, но все же важное замечание. При особо тяжелых нагрузках возникает перенапряжение и нарушение нормального функционирования и процесса адаптации. При этом корреляции, естественно, могут снижаться (это ясно хотя бы из рассмотрения предельного случая, когда корреляции исчезают вовсе). Такой процесс вряд ли можно называть адаптацией, а скорее - деструкцией.

Экспериментальные результаты других авторов [2, 6, 7, 13], полученные на близком [6] и другом физиологическом материале [2, 7, 13], подтверждают существование этого эффекта. То, что эффект наблюдается на различном материале для разных физиологических параметров, заставляет искать не только конкретные механизмы повышения корреляций при увеличении адаптационной нагрузки и их усилении в результате адаптации. Для разных групп параметров такие механизмы могут быть (и наверняка будут) различными. Возникает вопрос: в чем общая причина таких эффектов? Когда возникают вопросы такой общности, приходится рассматривать механизмы эволюции.

Мы полагаем, что объяснение найденному эффекту можно найти в следующем эколого-эволюционном законе: отбор и сук-

¹ Проведенное нами небольшое социологическое обследование показало, что эффект действительно является неожиданным, так как почти все опрошенные профессиональные исследователи (биологи, врачи, биофизики, математики) считали, что должно быть наоборот.

цессия ведут от монофакториальности к полифакториальности, от управления небольшим числом факторов к равнозначности многих факторов ([12], там же подробная библиография).

Очевидны следующие параллелизмы:

1) монофакториальность (все управляет одним фактором или малым их числом, существующие колебания остальных факторов малозначимы) — высокая корреляция (поскольку управляющих факторов немного и при этом они общие для всей популяции, то и параметры скоррелированы);

2) полифакториальность — низкая корреляция (факторов много, одни параметры более чувствительны к колебаниям одних факторов, другие — других и в результате корреляция уменьшается).

Точный математический смысл им можно придать различными способами с использованием конкретных моделей. Сложность не в этом. Более тонким является вопрос о перенесении эколого-эволюционного закона об отборе и сукцессии на процесс индивидуальной адаптации. Обсуждению такого перенесения посвящен один из разделов нашей работы. Кроме того, заслуживает дальнейшего обсуждения вопрос о движении в ходе отбора и сукцессии отmono-к полифакториальности.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ КОРРЕЛЯЦИЙ МЕЖДУ ПОКАЗАТЕЛЯМИ ЛИПИДНОГО ОБМЕНА У НОВОРОЖДЕННЫХ КРАЙНЕГО СЕВЕРА И СРЕДНИХ ШИРОТ СИБИРИ

Нами было проведено исследование показателей липидного обмена у здоровых доношенных новорожденных детей, родившихся в условиях средних широт Сибири и у некоренного населения в условиях Крайнего Севера. Анализировалась цельная кровь, взятая у новорожденных детей натощак утром в одно и то же время. Разделение липидов на фракции проводилось с использованием метода тонкослойной хроматографии с предварительным определением содержания общих липидов бихроматным методом с последующей денситометрией полученных хроматограмм для качественной и количественной оценки выделенных фракций липидов и фосфолипидов. Наблюдение за детьми осуществлялось в динамике первых 10 дней жизни и в различные сезоны года.

При анализе рассматривались липидные фракции: свободный холестерин (СХ), свободные жирные кислоты (СЖК), триглицериды (ТГ), эфиры холестерина (ЭХ), фосфолипиды (ФЛ); фракции фосфолипидов: лизолецитин (ЛЛ), сфингомиelin и фосфатидилсерин (СМ+ФС), фосфатидилхолин (ФХ), фосфатидилэтаноламины (ФЭА).

На первом этапе исследовалась динамика изменения показателей липидного обмена, а затем проводился анализ коэффициентов парной корреляции для всех показателей в группах новорожденных детей в 1—3, 4—6 и 7—10-е сутки жизни во все четыре сезона года. Определялось количество достоверных корреляционных

связей в общем числе рассмотренных коэффициентов корреляции и степень выраженности этих связей. Исследовалась динамика изменения структуры связей между показателями липидного обмена. Степень «жесткости» соподчинения показателей липидного обмена оценивалась с помощью веса корреляционного графа, рассчитываемого как сумма весов его ребер (сумма соответствующих коэффициентов корреляции). Принимались во внимание достоверные коэффициенты корреляции $\geq 0,5$.

Данные корреляционного анализа показали, что у детей некоренного населения Крайнего Севера наблюдается дифференциация в структуре связей между показателями липидного обмена по сезонам года. Наиболее выражены эти связи летом. Объяснение этому можно искать в том, что лето для беременной женщины и новорожденного ребенка на севере — напряженный сезон с медико-биологической точки зрения [3, 14]. В период полярного дня у беременных женщин выявлено напряжение регуляции углеводного обмена, понижение толерантности к углеводам, снижение окислительных и усиление гликолитических процессов [14]. Меньшей степенью коррелированности по сравнению с другими сезонами отличается осенний период года. К 7–10-м суткам жизни наблюдается уменьшение количества и степени выраженности корреляционных связей.

Все сезоны года и для всех суток жизни четко прослеживается связь между липидами, несущими преимущественно энергетическую функцию. Осенью и зимой для всех суток жизни, а весной и летом для 1–6-х суток сильна связь между липидами, обеспечивающими в основном пластическую роль. Связь между липидами, несущими в основном энергетическую функцию, и липидами, несущими структурную функцию, наблюдается весной только в 1-е–3-и сутки жизни, летом и осенью в 1–6-е, а зимой во все сутки жизни новорожденного ребенка.

Данные корреляционного анализа по исследованию взаимозависимостей между показателями липидного обмена в динамике первых 7–10 суток жизни новорожденных детей в условиях средних широт Сибири показали, что структура и выраженность корреляционных связей мало зависят от сезона года. Наблюдается тенденция уменьшения количества или степени выраженности корреляционных связей на 7–10-е сутки жизни. Практически во все сезоны и сутки жизни скоррелированы показатели, несущие преимущественно одинаковые функции. Связи между липидами, несущими в основном пластическую функцию, и липидами, несущими в основном энергетическую функцию, устанавливаются только на 7–10-е сутки осенью и зимой, а весной и летом вообще не проявляются.

При сравнительном анализе динамики становления липидного обмена по отдельным его показателям и по уровням связей между ними у новорожденных детей, родившихся в условиях средних широт Сибири и у некоренного населения Крайнего Севера, можно отметить общие тенденции:

1) уменьшение количества или степени выраженности корреляционных связей к 7—10-м суткам жизни (вес корреляционного графа уменьшается, рис. 1, 2);

2) наиболее выражены связи между липидами, несущими в основном одинаковую (энергетическую или пластическую) функцию;

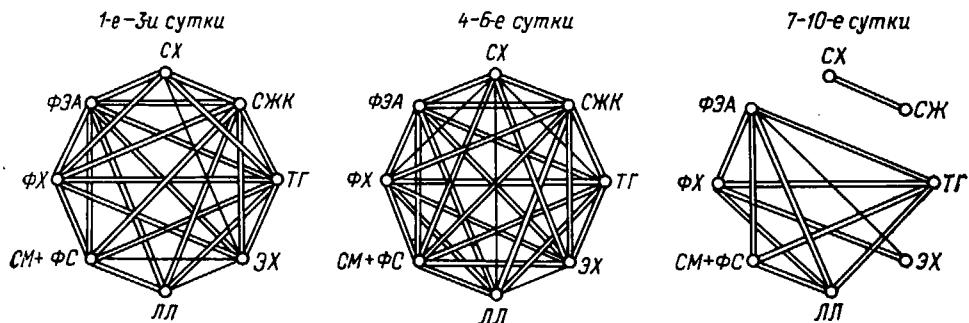


Рис. 1. Структура корреляционных связей между показателями липидного обмена у новорожденных детей некоренного населения Крайнего Севера в летний период.

3) малозначительные различия наблюдаются среди фракций фосфолипидов; это обусловлено, вероятно, тем, что многие свойства фосфолипидов характеризуются биологической универсальностью [6].

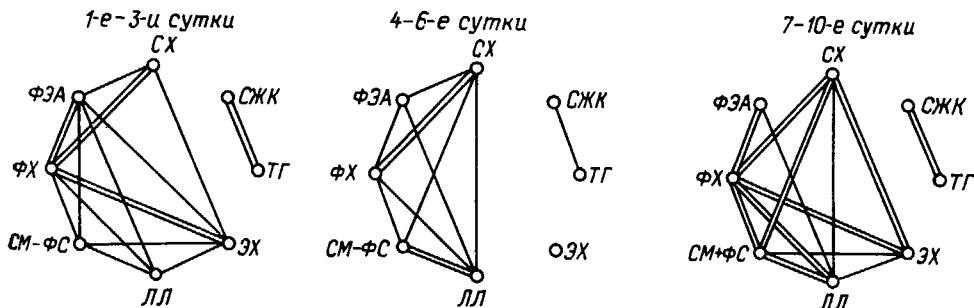


Рис. 2. Структура корреляционных связей между показателями липидного обмена у новорожденных детей жителей средних широт Сибири в летний период.

Наряду с общими тенденциями становления липидного обмена у новорожденных детей в различных экологических условиях наблюдаются и существенные различия:

1) у новорожденных Крайнего Севера содержание липидов в крови выше, чем у новорожденных детей средних широт Сибири (рис. 3);

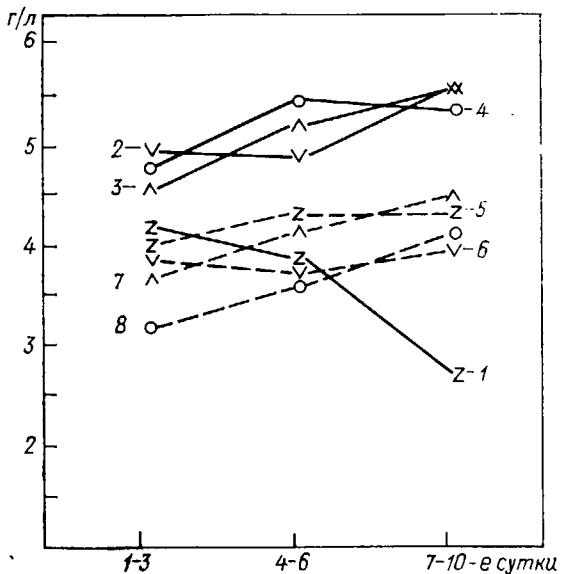


Рис. 3. Динамика изменения содержания общих липидов ($\text{г}/\text{л}$) у новорожденных детей некоренного населения Крайнего Севера зимой (1), весной (2), летом (3), осенью (4) и новорожденных детей жителей средних широт Сибири зимой (5), весной (6), летом (7), осенью (8).

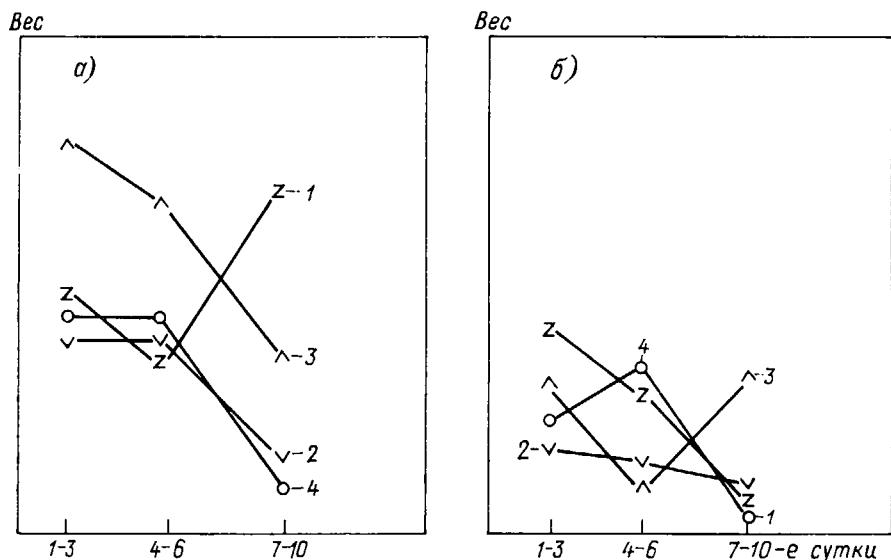


Рис. 4. Динамика веса корреляционного графа у новорожденных детей некоренного населения Крайнего Севера (а) и новорожденных детей жителей средних широт Сибири (б) зимой (1), весной (2), летом (3), осенью (4).

2) у новорожденных детей некоренного населения Крайнего Севера выше степень скоррелированности показателей липидного обмена (рис. 4);

3) связь между липидами, несущими в основном различные функции, у детей Крайнего Севера наблюдается в 1—6-е сутки жизни, а у детей средних широт Сибири только на 7—10-е сутки, да и то не во все сезоны года;

4) четко прослеживается различие в структуре и степени выраженности корреляционных связей по сезонам года у новорожденных детей некоренного населения Крайнего Севера, у новорожденных средних широт Сибири такого сильного различия по сезонам не наблюдается.

Одной из важнейших предпосылок для поддержания высокой активности энергетического обмена у детей на Севере является адаптационная перестройка липидного обмена. Об этом свидетельствует то, что у новорожденных детей некоренного населения Крайнего Севера наблюдаются более высокие показатели обмена всех классов липидов. Изучение корреляционных взаимосвязей в системе липидного обмена у новорожденных детей показывает, что адаптационные реакции проявляются не только в количественных показателях и особенностях их динамики в первые сутки жизни, но и в особенностях корреляционных взаимосвязей в системе липидного обмена.

Таким образом, сравнительное изучение корреляционных взаимосвязей в системе липидного обмена у новорожденных детей жителей средних широт Сибири и некоренного населения Крайнего Севера позволяет сделать следующий вывод: более высокие концентрации липидов в крови у новорожденных детей пришлого населения Крайнего Севера сочетаются с более высоким уровнем корреляционных взаимосвязей между показателями липидного обмена.

ПОЛИФАКТОРИАЛЬНОСТЬ КАК СЛЕДСТВИЕ ПРИНЦИПА ЛИБИХА

На первый взгляд, заголовок этого раздела парадоксален. Закон минимума Либиха «заключается в том, что темп роста зависит от питательного элемента или от других условий, которые присутствуют в минимальном количестве по отношению к потребности и наличности» (см. [8], с. 81). Сейчас этот принцип понимают более обобщенно, считая, что жизнь популяции определяется в первую очередь теми факторами, которые наиболее отклоняются от оптимума. Таких факторов вроде бы должно быть немного. С другой стороны, принцип полифакториальности состоит в том, что в динамике численности любой популяции играют роль многие (чуть ли не все возможные) факторы (см. [12], с. 132).

В более развернутом виде утверждение, вынесенное в заголовок раздела, может быть сформулировано так. Для каждого вида представим себе множество возможных фенотипов и множество возможных условий обитания. Пусть для произвольно (случайно)

выбранного фенотипа и произвольно (случайно) выбранных условий обитания существование носителей данного фенотипа в данных условиях, как правило (с вероятностью 1), определяется (лимитируется) одним фактором или малым их числом. Другими словами, пусть для случайно выбранной без специальной предварительной адаптации пары «фенотип—условия» справедлив принцип Либиха. Предположим, что при этом в начальный момент времени в данных условиях смешаны (представлены) носители всевозможных фенотипов либо эти носители время от времени в малых количествах могут проникать в систему извне — иммигрировать. Тогда отбор приведет к тому, что в данных условиях останутся те особи, которые в максимально возможной степени нарушают принцип Либиха (чье существование зависит от большего, чем обычно, числа факторов).

Обоснование этому, а заодно и разъяснение того, что означает «нарушение принципа Либиха в максимально возможной степени», строится так. Вводится представление о ресурсе или ресурсах особи. Ресурсы могут распределяться на нейтрализацию воздействия вредных факторов или усиление воздействия полезных. Польза или вред оцениваются по влиянию на коэффициент размножения. В ситуации, когда есть лимитирующий фактор, выгодно (т. е. ведет к увеличению коэффициента размножения) перераспределение ресурсов, при котором они отвлекаются от борьбы с действием малозначимых вредных факторов или от усиления малозначимых полезных свойств и направляются на взаимодействие с лимитирующим фактором. В результате значимость различных факторов выравнивается. Существуют и формализованные варианты рассуждений такого рода [12].

На сегодняшний день такое объяснение нас устраивает. Укажем тем не менее несколько возможностей для критики и, следовательно, развития и уточнения.

1. Свободно говорить о «множестве возможных фенотипов» вряд ли имеет смысл. В действительности исследователь всегда работает с множествами описаний, составленных специально для строящейся модели и чрезвычайно упрощенных. До сих пор не создан образ полного описания, упрощением которого могли бы служить обсуждаемые «множества фенотипов». Именно образ; создание самого полного описания вряд ли возможно, да и не нужно. Это обстоятельство, пока оно не прояснено, может порождать и порождает немало дискуссий.

2. Во всех рассуждениях о «почти всегда» (с вероятностью 1) выполняющихся правилах предполагается, что на множество фенотипов задана какая-то естественная мера. Пока это множество представлено как область (или подмногообразие) евклидового пространства, такой мерой предполагается мера Лебега. Но вряд ли всегда следует представлять множество фенотипов как многообразие. В таком случае возникает проблема.

3. Наиболее важным кажется такое возражение: в приведенных рассуждениях рассматривается отбор на множество фенотипов

так, как если бы они размножались бесполым путем. Тут слиты два возражения. Во-первых, якобы бесполость размножения; здесь мы выходим на знаменитую альтернативу: балансовая или классическая гипотезы об отборе и эволюции ([5], см. также обсуждения в [12]). Во-вторых, размножение фенотипов (а не генотипов хотя бы); это обстоятельство часто не проявляется в рассуждениях, предшествующих моделированию, но ясно проступает в моделях. Модели такого рода следует считать вспомогательными. Они позволяют выделить фенотипы, оптимальные в данных условиях, т. е. дающие максимум коэффициента размножения. Эволюция же генетических программ должна приводить к тому, что в некотором диапазоне условий развиваются фенотипы, оптимальные для этих условий или близкие к оптимальным. Аналогично и адаптация должна приближать фенотипы к оптимальным — такая генетически зафиксированная программа функционирования создает преимущества, реализуемые в ходе отбора. (Нас такому подходу научил В. А. Охонин [10, 11], одновременно были подробно опубликованы начатые раньше работы Ф. Н. Семевского и С. М. Семенова, подытоженные в книге [12]; основная идея восходит к трудам Дж. Б. С. Холдейна [16].)

Но пусть принцип Либиха для случайно выбираемых пар фенотип-условия не выполняется. Что тогда? Легко производить примеры таких зависимостей коэффициента размножения от внешних факторов и распределения ресурсов организма, для которых его максимум достигается при полной нейтрализации части факторов. В таком случае отбор будет приводить к появлению выделенных факторов. Это можно интерпретировать как движение от полифакториальности к лимитированию, по крайней мере к существенной неравнозначности факторов. Размышления над тем, как обстоят дела «на самом деле» для реально существующих систем факторов и анализ различных систем факторов, предложенных с целью описания динамики популяций и биоценозов (например, [8, 12]), приводят нас к следующему выводу. *Принцип Либиха является в первую очередь методом построения системы факторов по правилу: фактор — это то, что может лимитировать.*

Вероятнее всего, таким способом без явного понимания принципа строились системы факторов и до Либиха. Кроме метода построения системы факторов принцип лимитирования имел еще следующее содержание: если в качестве факторов подбирались то, что может быть в некотором диапазоне условий определяющим (лимитирующим), то чаще всего в случайно выбранной паре фенотип—условия мы столкнемся с ситуацией монолимитирования, монофакториальности. Это утверждение значительно ближе к тавтологии, чем стандартная формулировка, но все же тавтологией не является.

Но если система факторов строится «по Либиху» и в случайно выбранной паре фенотип—условия, как правило, имеет место монофакториальность, то отбор, сукцессия, адаптация ведут к полифакториальности.

ОБ ЭКОЛОГО-ЭВОЛЮЦИОННОМ ОБЪЯСНЕНИИ ДИНАМИКИ КОРРЕЛЯЦИЙ ПРИ АДАПТАЦИИ

Адаптация сдвигает параметры организма «в ту же сторону», куда бы двигал отбор при отсутствии адаптации, только адаптация производит это за существенно меньшее время. Здесь нуждается в объяснении метафорическое пока выражение «в ту же сторону». Простейший класс моделей адаптации состоит в следующем. Представим себе множество фенотипов, точнее их упрощенных описаний. Пусть для каждой точки в нем указана ее окрестность, в которую может переместиться фенотип в результате адап-

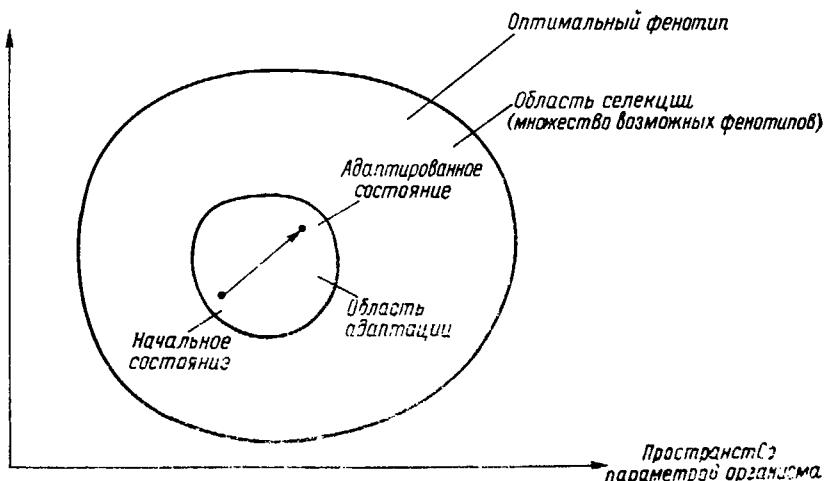


Рис. 5. Простейшая модель итога адаптации как результата отбора на суженном множестве возможностей.

тации к новым условиям — область адаптации. Таким образом, каждому организму сопоставляется некоторая область в множестве описаний фенотипа, а изображающая точка может в ходе адаптации перемещаться в этой области (рис. 5). Предполагается, что в результате адаптации эта точка (описание фенотипа) перемещается в точку максимума коэффициента размножения в области адаптации: адаптация ведет туда же (в ту же точку), что и селекция. Нужно разделять время адаптации t_a и время жизни t_l . Предполагается, что $t_a < t_l$ и на протяжении жизни область адаптации меняется, хотя за время адаптации этими изменениями можно пренебречь.

Так же, как и отбор, адаптация должна приводить к увеличению числа значимых факторов и, следовательно, к уменьшению корреляций между физиологическими параметрами (мы принимаем как факт то, что система факторов построена в соответствии с методологическим принципом лимитирования: фактором призна-

ется то, что может лимитировать, и придерживаемся той гипотезы, что в случайно выбранной паре фенотип—условия скорее всего обнаружится монофакториальность или лимитирование малым числом факторов).

Возможны попытки кибернетического объяснения найденного эффекта: корреляции в процессе адаптации выше, чем в адаптированном состоянии, так как при увеличении нагрузки возрастает слаженность функционирования и, следовательно, корреляции. К этому можно относиться по-разному, допуская, например, правомочность существования несогласованных между собой объяснений из разных областей. Однако здесь ситуация, вероятно, проще.

Связь повышения корреляций со слаженностью функционирования систем организма вызывает сомнения, если заметить, что параметры измерялись у различных членов популяции. В этом случае увеличение корреляций трактуется скорее как повышение однотипности связей между параметрами у разных людей. Однотипность функционирования — вот что имеет место в процессе адаптации. При этом организмы членов популяции управляются общими для всех экстремальными факторами. В результате адаптации роль этих факторов снижается и они становятся равнозначными с другими, значения которых различны для разных членов популяции. В итоге корреляции снижаются.

В заключение отметим, что обнаруженный эффект может использоваться для целей мониторинга: уровень корреляций между специально подобранными параметрами будет показывать, насколько популяция адаптирована к условиям обитания. Не исключено, что удастся создать «корреляционные часы», позволяющие оценить время проживания популяции в данных условиях (этот идея была предложена Р. Г. Хлебопросом).

Авторы благодарны академику АМН СССР К. Р. Седову и проф. Р. Г. Хлебопросу за поддержку и плодотворное обсуждение работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бабекко А. И. Уровень социально-биологической адаптации матерей и риск перинатальной смерти новорожденных в Новокузнецке.— Вестник АМН СССР, 1981, № 6, с. 34—36.
2. Баевский Р. М. Прогнозирование состояний на грани нормы и патологии. М.: Медицина, 1979. 259 с.
3. Бисярина В. П., Орехов К. В. Охрана здоровья матери и ребенка в условиях Сибири, Дальнего Востока и Крайнего Севера.— Вестник АМН СССР, 1982, № 11, с. 65—71.
4. Гинзбург Е. А. Экополис.— Человек и природа, 1985, № 9—54 с.
5. Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. 352 с.
6. Липидный обмен у детей/В. М. Крылов, Ю. Е. Вельтищев, А. Д. Петрушева, В. М. Чимаров. Красноярск: Изд-во Красноярского ун-та, 1985. 128 с.
7. Минцер О. П., Молотков В. И. Кибернетическое прогнозирование в пульмонологии.— М.: Медицина, 1983. 175 с.
8. Одум Е. Экология.— М.: Просвещение, 1968.— 167 с.
9. Осуществление в СССР системы мониторинга загрязнения природной среды.— Л.: Гидрометеоиздат, 1978.— 110 с.

10. Охонин В. А., Хлебопрос Р. Г. Кинетические уравнения состояния популяций.—Красноярск: Изд. ИЛиД СО АН СССР, 1978.—48 с.
11. Охонин В. А. О взаимосвязи некоторых свойств популяций и особей.—Красноярск: Изд. ИЛиД СО АН СССР, 1979.—56 с.
12. Семевский Ф. Н., Семенов С. М. Математическое моделирование экологических процессов.—Л.: Гидрометеоиздат, 1982.—280 с.
13. Соколов В. В., Нарциссов Р. И., Иванова Л. А. Цитохимия ферментов в профпатологии.—М.: Медицина, 1975. 120 с.
14. Соловей Л. И. Охрана здоровья нового поколения в условиях Крайнего Севера.—В сб.: Медико-санитарное обеспечение населения Крайнего Севера: Красноярск, 1982, с. 124—130.
15. Теоретические и прикладные аспекты фундаментального экологического мониторинга состояния биоты/Ю. А. Израэль, Л. М. Филиппова, Г. Э. Инсаров и др.—В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1980, т. 3, с. 7—23.
16. Холдейн Дж. Факторы эволюции.—М.—Л.: Биомедгиз, 1935. 122 с.
17. Шандала М. Г. Факторы окружающей среды и здоровье детей дошкольного возраста.—Вестник АМН СССР, 1979, № 10, с. 45—49.
18. Wallace H. Prenatal care and child health.—Pediatrician, 1982, t. 11, № 1—2, p. 4—26.

DYNAMIC CORRELATIONS BETWEEN PHYSIOLOGICAL ADAPTATION PARAMETERS AND ECOLOGICAL-EVOLUTIONARY POLYFACTORIAL PRINCIPLE

A. N. Gorban

*Krasnoyarsk Computer Centre,
Siberian Branch of the USSR Academy of Sciences*

V. T. Manchuk, E. V. Petushkova

*Medical North Problems Institute,
Siberian Branch of the USSR Academy of Sciences*

Experimental data presented show that physiological parameter correlation grows with adaptive loading, and lowers as a result of adaptation. Theoretical substantiation is based on the limitation principle and ecological-wolutionary polyfactorial principle. These principles are logically interrelated: while growth and development under randomly chosen conditions depend, as a rule, on limitation factors, selection, as well as succession and adaptation reduce the role of limitation factors, i. e. bring about polyfactoriality (polylimitation).

МОДЕЛИРОВАНИЕ ВЛИЯНИЯ ХОЗЯЙСТВЕННОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ НА СОСТОЯНИЕ ГОРНЫХ ЛЕСОВ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА

A. B. Горстко, M. B. Медалье, Г. А. Угольницкий

Ростовский государственный университет им. М. А. Суслова

I. П. Коваль, Г. К. Солнцев, Н. А. Битюков

*Кавказский филиал ВНИИ лесоводства и механизации
лесного хозяйства Гослесхоза СССР*

Проблемы многоцелевого использования горных лесных территорий требуют разработки критериев устойчивости лесных экосистем в условиях непрерывно возрастающего воздействия антропогенных факторов. При этом для выполнения горными лесами многообразных защитных и средообразующих функций необходимо обоснование параметров насаждений (состав, продуктивность), лесистости водосборных бассейнов и соответствующих им хозяйственных мероприятий. Эти задачи можно решать только с применением методов системного анализа и математического моделирования. Решение задач можно вести с ориентировкой на несколько критериев, в качестве которых могут фигурировать как экономические, так и биологические или физические показатели.

Основной фон лесной растительности Северного Кавказа составляют широколиственные леса: дубовые, буковые, грабовые; менее распространены хвойные: сосняки, сльники, пихтарники. Большая часть лесов сосредоточена в горных и предгорных районах Северо-Западного и Центрального Кавказа. В распределении лесов по территории достаточно рельефно прослеживаются связи отдельных лесообразующих пород и их ценозов с особенностями климатических факторов, обусловленных высотой местности, экспозицией и крутизной склонов, характером почвообразующих пород.

Леса региона выполняют многофункциональную роль и являются одним из определяющих факторов равновесия природных процессов. Наиболее обширная информация об экологической роли леса накоплена по буковым насаждениям, которые по своей природе характеризуются разновозрастностью и отличаются высокой продуктивностью. На богатых гумусом глубоких свежих почвах буковые древостоя достигают высоты 42—45 м с запасом древесины 600—700 м³/га. Высотные границы буковых лесов изменяются от 100 м на северо-западе до 1100 м в Центральном и Восточном Кавказе. В западной части региона буковые насаждения занимают высоты от 600 до 900 м, а в центральной и восточной — от 700 до 1800 м. Наиболее продуктивные древостоя бук формирует на высотах от 500 до 1200 м. Буковое криволесье иногда поднимается до 2200 м, образуя верхнюю границу леса. Обобщенная таксационная характеристика разновозрастного букового

древостоя и составляющих его частей наиболее продуктивного типа леса приведена в табл. 1.

Таблица 1

Осредненные показатели элементов разновозрастного букового насаждения (тип леса — букняк разнотравно-ежевиковый) на 1 га

Возраст, число лет	Высота, м	Диаметр, см	Число стволов	Сумма площадей сечений, м ²	Видовые высоты, м	Запас, м ³	Прирост, м ³		Отпад, м ³
							средний	текущий	
50	8,2	8,9	96	0,6	4,5	3	0,03	0,09	0,05
70	14,1	13,8	62	0,9	7,1	6	0,09	0,16	0,08
90	18,8	20,1	42	1,3	9,3	12	0,13	0,22	0,13
110	22,7	27,5	31	1,8	11,1	20	0,18	0,32	0,21
130	26,5	35,8	25	2,5	12,8	32	0,25	0,46	0,30
150	29,9	41,7	21	3,3	14,3	47	0,31	0,59	0,40
170	32,8	54,0	17	3,9	15,8	62	0,36	0,65	0,53
190	35,4	63,4	14	4,4	17,0	75	0,49	0,68	0,67
210	37,1	72,8	11,5	4,8	17,7	85	0,41	0,67	0,83
230	37,9	81,9	9,5	5,5	18,1	99	0,42	0,63	0,99
250	38,1	90,4	7,5	4,8	18,1	87	0,35	0,54	0,99
≥270	38,3	98,1	5,5	4,2	18,2	77	0,29	0,41	1,18
Итого	—	—	312	38,0	—	605	3,25	5,42	5,37

Основной объем исследований по изучению экологической роли, роста и развития буковых насаждений выполнен на комплексном лесогидрологическом стационаре «Аибга», заложенном Кавказским филиалом ВНИИЛМ в 1963 г. [5]. Долгосрочной программой исследований на четырех водосборных бассейнах стационара предусмотрено изучение радиационного режима и микроклимата, осадков, температурного и водного режимов почвы, испарения, склонового стока, эрозии, транспирации и биологии насаждений. Исследования на стационаре проведены в два этапа: первый этап (1963—1972 гг.) включал организацию и проведение калибровочных наблюдений в насаждениях, не затронутых хозяйственной деятельностью; на втором этапе (1972—1985 гг.) изучались аналогичные характеристики после проведения различных систем рубок на водосборах — сплошнолесосечной, котловинной и добровольно-выборочной.

Стационар «Аибга» состоит из четырех водосборов, типичных для пояса буковых лесов по геологическим условиям, орографии, климату и почвам. Водосборы расположены на общем склоне юго-западной экспозиции со средней крутизной 25° в интервале высот от 485 до 1152 м над уровнем моря. Морфометрические характеристики водосборов, а также испытанные на них способы рубок приведены в табл. 2. Почвенный покров представлен бурыми лесными почвами, мощность которых изменяется от 0 до 1 м и более в зависимости от почвообразующих пород и крутизны склонов.

Таблица 2

Морфометрические характеристики бассейнов лесогидрологического стационара «Аибга» и испытанные способы рубок

Ручей	Площадь водосбора, га	Перепад высот, м	Средняя высота, м над ур. моря	Средний уклон	Длина водосбора, м	Средняя ширина, м	Способ рубки
1	7,6	303	693	0,465	650	117	Сплошнолесосечная
2	11,7	562	875	0,479	1174	100	Котловинная 4-приемная
3	5,7	368	766	0,539	686	83	Добровольно-выборочная
4	19,9	667	703	0,474	1390	143	Контроль

На долю маломощных почв (глубиной менее 40 см) приходится 22 % площади стационара, среднемощных (40—90 см)— 50 %, мощных (более 90 см)— 28 %. Содержание гумуса в верхних горизонтах почвы колеблется от 4 до 10 %, а на глубине 70 см уменьшается до 1,4 %.

До проведения рубок все водосборы были полностью облесенными. Насаждения представлены почти чистыми разновозрастными буковыми древостоями с единичным участием других пород. Сомкнутость полога 0,8—0,9, преобладающий тип леса — букняк разнотравно-ежевиковый, бонитет 1 и 1а. Для всех древостоеев стационара характерно варьирование возрастов (от 30 до 300 лет и более) и размеров деревьев. Это объясняется тем, что в разновозрастном буковом древостое представлены все возрастные группы (табл. 3).

Таблица 3

Средние таксационные показатели возрастных групп буковых насаждений лесогидрологического стационара «Аибга»

Возрастные группы	Интервалы возрастов, число лет	Предельные диаметры, см	Средние показатели				
			диаметр, см	высота, м	число стволов, шт./га	сумма площадей сечений, м ² /га	запас, м ³ /га
Перестойная	281 и более	98 и более	103,4	39,1	6	5,33	97,0
Спелая	221—280	74—98	86,5	37,3	20	11,73	208,5
Приспевающая	161—220	50—74	62,7	34,7	37	11,41	191,9
Средневозрастная	101—160	26—50	38,9	30,7	52	6,19	91,7
Молодняковая	40—100	8—26	14,8	16,8	162	2,80	25,2
Итого	—	—	—	—	277	37,46	614,3

Для решения поставленных задач оптимизации способов рубок, технологий лесосечно-транспортных работ и прогнозирования экологических последствий их применения была построена имитационная модель малого лесного водосбора. В качестве прообраза такого водосбора принят описанный выше стационар «Либга». Характеристики стационара позволяют считать его лесной биогеоценоз типичным и достаточно репрезентативным для района горных лесов Северного Кавказа.

В модели рассматриваются естественные процессы функционирования лесной экосистемы и их изменение под влиянием антропогенной деятельности. При построении модели учтены основные требования, изложенные, например, в [1, 2], и приняты следующие предположения:

— территория водосбора считается полностью однородной по своим почвенным, гидрологическим, климатическим и другим параметрам («точечная» модель);

— древостой считается однородным (буковым), смена пород после рубки учитывается введением суммарного запаса второстепенных пород.

Как следует из описания стационара «Аибга», для малых бассейнов, покрытых чистыми букняками, эти предположения вполне оправданы.

Первый вариант модели включает лишь наиболее существенные биогеоценотические процессы, а именно: динамику древостоя, влагооборот, динамику почвенного покрова, усвоение углекислого газа и выделение кислорода.

К числу процессов антропогенного воздействия отнесены рубка леса с последующей транспортировкой древесины, рекреационное использование лесов.

В силу целостности эколого-экономической системы биогеоценотические и антропогенные процессы следует рассматривать совместно, что и делается в модели. Однако для удобства описания охарактеризуем основные блоки модели последовательно.

ДИНАМИКА ПРОДУКТИВНОСТИ ДРЕВОСТОЯ

Древостой является основной компонентой лесного биогеоценоза, во многом определяющей течение всех рассматриваемых процессов. Его продуктивность — важнейший показатель, характеризующий жизнеобеспечивающую функцию экосистемы. При описании динамики древостоя во внимание принимались следующие процессы: а) прирост, б) возобновление, в) отпад. При этом учитывались взаимосвязи древостоя с почвой и гидрологическим режимом территории.

В качестве основных переменных, характеризующих состояние древостоя, выбраны следующие: P_i , $i=1, 2, \dots, 6$ — запас древостоя по возрастным группам ($\text{м}^3/\text{га}$), i — номера возрастных групп;

$G = \sum_{i=2}^6 P_i$ — общий запас древостоя на рассматриваемой территории.

рии (без подроста); F_i , $i=1, 2, \dots, 6$ — доли отпада в массе древостоя по возрастным группам ($\text{м}^3/\text{га}$).

Динамика подроста задается по наблюдениям на стационаре и отражает процесс возобновления. Основное уравнение динамики остальных возрастных групп древостоя, учитывающее прирост и отпад, имеет вид

$$P_i(t + \Delta t) = s_i [l_{i-1}(t) R_{i-1} P_{i-1}(t) + l_i(t) (1 - R_i) P_i(t)], \quad (1)$$

$$i = 2, 3, \dots, 6,$$

где $P_i(t)$ — запас древостоя возрастной группы i в году t , $l_i(t) = 1 - F_i(t)$, $F_i(t)$ — доля отпада в возрастной группе i в году t , R_i — доля деревьев возрастной группы i , переходящая за период Δt в группу $i+1$, s_i — коэффициент прироста в возрастной группе i .

Влияние гидрологических и почвенных факторов на рост древостоя учитывается следующим образом:

$$P'_i(t) = P_i(t) f_h(t) f_\rho(t) f_\mu(t) f_q(t), \quad (2)$$

где $P'_i(t)$, $P_i(t)$ — запас древостоя возрастной группы i в году t до и после учета факторов влияния, $f_h(t)$ — функция влияния содержания гумуса в почве, $f_\rho(t)$ — функция влияния плотности почвы, $f_\mu(t)$ — функция влияния мощности почвенного слоя, $f_q(t)$ — функция влияния стока.

Все функции влияния аппроксимируются кусочно-линейными на отрезке $[0, 1]$ функциями по имеющимся наблюдениям [4].

ВЛАГООБОРОТ

В настоящей модели рассматривается упрощенная схема влагооборота в лесной экосистеме. Основное уравнение водного баланса имеет вид

$$PR(\Delta t) = W_e(\Delta t) + W_s(\Delta t) + W_b(\Delta t), \quad (3)$$

где $PR(\Delta t)$ — количество осадков, выпадающих над рассматриваемой территорией за время Δt (мм), $W_e(\Delta t)$ — количество влаги, испаряемой и поглощаемой растительностью и почвой за время Δt (мм), $W_s(\Delta t)$ — величина склонового (поверхностного и почвенного) стока за время Δt (мм), $W_b(\Delta t)$ — величина грунтового (медленного) стока (мм).

По сравнению с этими элементами баланса гидрологические характеристики почвы являются медленными переменными, а аккумуляция воды в бассейне относительно мала [4], поэтому в первом варианте модели они не рассматриваются.

При расчете элементов баланса используются следующие соображения. Величина общего стока $W = W_s + W_b$ зависит от количества выпадающих осадков и биомассы растительности. Она может быть записана как функция этих двух аргументов, монотонная по каждому из них. Эта функция аппроксимируется с помощью

кусочно линейной функции, структура и параметры которой устанавливаются экспериментальным путем, например

$$W = \begin{cases} a_1 PR, & PR < PR_1 \vee G < G_1, \\ a_3 PR, & PR > PR_2 \& G > G_2, \\ a_2 PR, & \text{иначе,} \end{cases} \quad (4)$$

где $a_1 < a_2 < a_3$; $a_i \in [0, 1]$ — эмпирические константы; PR_1, PR_2, G_1, G_2 ($0 < PR_1 < PR_2 < PR_{\max}$, $0 < G_1 < G_2 < G_{\max}$) — пороговые значения количества осадков и общего запаса древостоя.

Величина грунтового стока W_b предполагается зависящей от мощности почвы μ и плотности ее поверхностного слоя ρ . Для формализации этой зависимости используются рассуждения, аналогичные (4). Вычислив W_b , легко найти $W_s = W - W_b$.

В итоге рассчитывается показатель

$$q = \frac{W_b}{PR}. \quad (5)$$

имеющий смысл водорегулирующей (водоудерживающей) способности почвы. Величина q принимает значения на отрезке $[0, 1]$, причем значение $q=0$ соответствует наихудшему гидрологическому режиму, а $q=1$ — наилучшему. Этот показатель служит основной переменной, характеризующей влагооборот. Он зависит не только от физико-географических условий местности, но и от состояния лесной экосистемы.

ДИНАМИКА ПОЧВЕННОГО ПОКРОВА

Основными переменными, характеризующими почвенный покров, выбраны следующие: h — содержание гумуса в верхнем слое почвы, ρ — плотность ее верхнего слоя (0—20 см), μ — мощность почвы. Эти величины определяют влияние состояния почвы на рост древостоя и развитие эрозионных процессов. Другие характеристики почвы менее существенны и не учитываются в данном варианте модели.

Динамика гумуса задается уравнением

$$h(t + \Delta t) = h(t) + q_h H(t), \quad (6)$$

где $H(t) = \sum_{i=1}^G F_i(t)$ $G(t)$ — суммарный отпад в момент t , q_h — коэффициент гумификации отпада.

Интенсивность эрозионного сноса почвы зависит от величины склонового стока и почвозащитных свойств древостоя. Она аппроксимируется функцией вида

$$\mu(t + \Delta t) = \mu(t) - q_1 W_s(t) e^{-q_2 G(t)}, \quad (7)$$

где $G(t)$ — общий запас древостоя в момент t , $W_s(t)$ — величина склонового стока в момент t , q_1, q_2 — эмпирические коэффициенты.

Соответственно пересчитывается и содержание гумуса:

$$h'(t) = h(t) - s_h \Delta\mu(t), \quad (8)$$

где $\Delta\mu(t) = \mu(t + \Delta t) - \mu(t)$, s_h — содержание гумуса в сантиметровом слое почвы. Динамика ρ предполагается чисто антропогенной (см. (12)).

УСВОЕНИЕ УГЛЕКИСЛОГО ГАЗА И ВЫДЕЛЕНИЕ КИСЛОРОДА

Паряду с динамикой древостоя, почвенного покрова и влагооборота процессы выделения кислорода и поглощения углекислого газа лесной растительностью играют важную роль в функционировании лесного биогеоценоза, внося существенный вклад в выполнение им климаторегулирующей, рекреационной и других функций. Способность поглощать CO_2 и выделять O_2 относится к числу так называемых «невесомых» полезностей леса, трудно поддающихся экономической оценке, но имеющих несомненный экономический эффект.

В качестве переменных, описывающих данные процессы, естественно выбрать следующие: $O(t)$ — количество кислорода, продуктируемое 1 га буковых древостоев; $C(t)$ — количество углекислого газа, поглощаемое 1 га буковых древостоев.

Соответствующие уравнения модели имеют вид

$$O(t) = q_0 G(t), \quad (9)$$

$$C(t) = q_C G(t), \quad (10)$$

где q_0 , q_C — количество O_2 и CO_2 , выделяемое (поглощаемое) в расчете на 1 m^3 прироста древостоя.

РУБКА ЛЕСА С ПОСЛЕДУЮЩЕЙ ТРАНСПОРТИРОВКОЙ ДРЕВЕСИНЫ

Хозяйственное лесопользование является важнейшим видом антропогенной деятельности, оказывающим наибольшее влияние на лесную экосистему. При моделировании этого процесса представляется целесообразным выделить две составляющие: воздействие на природную среду и экономическую часть.

Воздействие лесопользования на лесную экосистему включает следующие аспекты:

- количественное уменьшение запаса древостоя в результате рубок;
- механическое повреждение древостоя при рубке и транспортировке древесины (изменение его качественного состояния);
- нарушение гидрологического режима почвы вследствие ее уплотнения при транспортировке древесины;
- возникновение и развитие очагов эрозии и т. д.

Вместе с тем следует учитывать положительное влияние, проявляющееся после рубки, на новое поколение леса. Учет воздействия лесопользования на среду не требует дополнительных

переменных, а лишь вносит изменения в значения существующих переменных состояния лесной экосистемы.

Влияние рубок описывается уравнением

$$P_i(t + \Delta t) = P_i(t) - M_{ij(t)}, \quad i = 1, 2, \dots, 6, \quad (11)$$

где $P_i(t)$, $P_i(t + \Delta t)$ — запас древостоя i -й возрастной группы до и после рубок; $M_{ij(t)}$ — масса древостоя i -й возрастной группы, выбираемая при рубке типа $j(t)$. Здесь $j(t)$ представляет собой информационный вектор, размерность которого равна периоду прогноза (в годах), а каждая компонента обозначает способ рубки леса, используемой в соответствующем году.

Уплотнение верхнего слоя почвы описывается уравнением

$$\rho(t + \Delta t) = r\rho(t), \quad (12)$$

где $r > 1$ — эмпирический коэффициент уплотнения.

Другие аспекты повреждения почвы, ускорения эрозии и т. п. также описываются простыми линейными моделями. Коэффициенты уравнений идентифицируются по наблюдениям, проведенным на разных водосборах стационара «Аибга» [3—5].

Экономическая часть посвящена анализу затрат и доходов при различных технологиях рубок и транспортировки древесины. В первом варианте модели экономической оценки подлежит лишь древесина без учета «невесомых» полезностей леса. Формула для расчета экономической эффективности хозяйственного пользования имеет вид

$$E_1(t) = f_g(t) \sum_{i=1}^6 p_i M_{ij(t)} - D_{j(t)k(t)} - S(t), \quad (13)$$

где $E_1(t)$ — прибыль от хозяйственного лесопользования в году t (переменная состояния); $M_{ij(t)}$ — масса древостоя i -й возрастной группы, изымаемая при рубке типа $j(t)$; p_i — цена 1 м³ древесины возрастной группы i ; $f_g(t)$ — функция влияния качественного состояния древостоя на цену древесины; $D_{j(t)k(t)}$ — общие расходы на проведение рубки типа $j(t)$ и на транспортировку типа $k(t)$; $S(t)$ — расходы на лесовозобновление, санитарные рубки и рубки ухода в году t .

РЕКРЕАЦИЯ

Как и в предыдущем пункте, при анализе использования леса в рекреационных целях можно выделить воздействие на природную среду и экономическую часть. К основным видам рекреационной нагрузки на среду следует отнести:

- ухудшение водно-физических свойств почвы,
- уничтожение подроста и подлеска,
- механическое повреждение древостоя,
- загрязнение среды и т. д.

Отрицательное воздействие рекреации на компоненты лесной экосистемы описывается уравнениями, аналогичными приведенным в предыдущем пункте.

Экономическая эффективность в первом варианте модели рассчитывается по простейшей формуле

$$E_2(t) = p_r N(t), \quad (14)$$

где $E_2(t)$ — прибыль от рекреации в году t (переменная состояния); $N(t)$ — численность рекреантов, посетивших рассматриваемую тер-

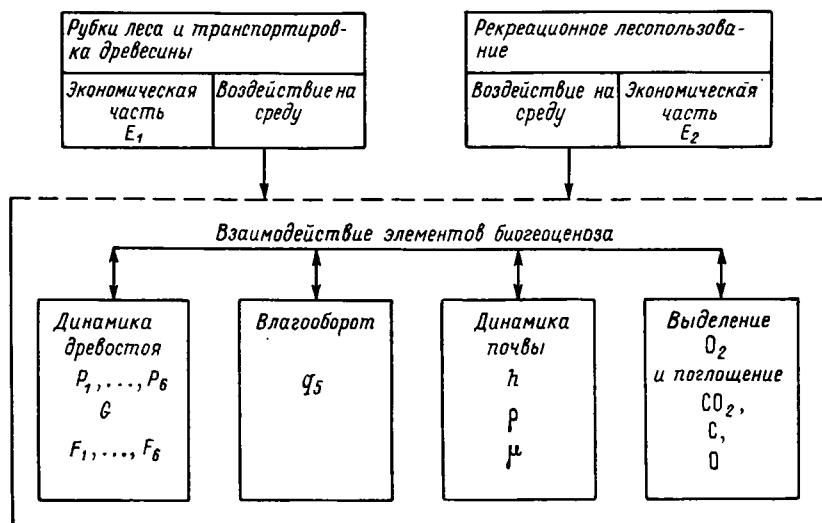


Рис. 1. Структура модели воздействия на лесной биогеоценоз.

риторию в течение года; p_r — средняя стоимость рекреационных товаров и услуг в расчете на одного рекреанта.

В качестве основного временного шага модели Δt выбран один год — наиболее характерный период для большинства биогеоценотических процессов. Влагооборот рассматривается с шагом в один месяц. Общая структура модели и основные переменные состояния показаны на рис. 1.

В горных лесах Северного Кавказа проводятся рубки главного пользования и весь комплекс связанных с ними лесохозяйственных мероприятий. Хозяйственная деятельность приводит к ослаблению водоохранной, почвозащитной, климаторегулирующей, санитарно-гигиенической и других функций леса. Поэтому первостепенное значение имеет обоснованный выбор стратегий лесопользования. Построенная имитационная модель позволяет «проигрывать» на ЭВМ различные сценарии лесопользования и выбирать среди них оптимальные как по экономическим, так и по экологическим критериям.

В качестве таких сценариев рассматриваются сочетания различных способов рубок и транспортировки древесины. В горных буковых лесах применяются сплошные, котловинные, постепенные двухприемные и добровольно-выборочные рубки. Древесина, полученная в результате первых двух способов рубок, может быть выведена тракторами, с помощью канатных установок и вертолетов. Постепенные и добровольно-выборочные рубки допускают лишь тракторную транспортировку. В некоторых случаях рубки главного пользования проводятся и в рекреационных лесах (добровольно-выборочный способ рубки).

На первом этапе исследований для имитационных экспериментов были выбраны 11 сценариев, характеризующихся определенным способом рубки и технологией транспортировки древесины, а также наличием или отсутствием рекреационного использования леса:

- 1 — естественное насаждение бука;
- 2 — рекреационный лес без рубок;
- 3 — сплошная рубка при тракторной трелевке древесины;
- 4 — сплошная рубка при канатной трелевке древесины;
- 5 — сплошная рубка при вертолетной транспортировке древесины;
- 6 — котловинная рубка при тракторной трелевке древесины;
- 7 — котловинная рубка при канатной трелевке древесины;
- 8 — котловинная рубка при вертолетной транспортировке древесины;
- 9 — постепенная двухприемная рубка при тракторной трелевке древесины (3—9 — без рекреации);
- 10 — добровольно-выборочная рубка при тракторной трелевке с использованием леса в рекреационных целях;
- 11 — добровольно-выборочная рубка при тракторной трелевке без рекреационного пользования на водосборе.

Прогноз осуществляется на 50-летний период в предположении, что за этот период сплошные рубки могут проводиться 1 раз (например, 1-й год), постепенные — 2 раза (первый прием — 1-й год, второй — 16-й год), остальные — 3 раза с интервалом в 20 лет (1-й, 21-й и 41-й годы).

Таким образом, каждый сценарий характеризуется:

- долями выбиравшего запаса по возрастным группам;
- интенсивностью воздействия на различные компоненты лесной экосистемы;
- рекреационной нагрузкой (чел/(га·день)) и ее ежегодным приростом;
- стоимостью работ по рубке и транспортировке древесины.

Характерные значения некоторых из этих величин приводятся в табл. 4 и 5 [3].

Имитационные эксперименты с программной реализацией описанной модели на языке ПЛ/1 проводились на ЭВМ ЕС-1055 в операционной системе СВМ ЕС. Трактории переменных состояния для перечисленных сценариев показаны на рис. 2—5.

Таблица 4

**Объем вырубаемой древесины по возрастным группам
(в долях от имеющегося запаса)**

Способ рубки	Возрастные группы					
	подрост	молод- няк	средне- возраст- ная	приспева- ющая	спелая	перестой- ная
Сплошная	0	0	1	1	1	1
Котловинная 4-приемная	0	0	0,25	0,25	0,25	0,25
Добровольновыборочная	0	0	0,05	0,10	0,20	0,65
Постепенная 1-го прие- ма	0	0	0,5	0,5	0,5	0,5

Таблица 5

Размеры уничтожаемого подроста в результате рубок и трелевки (в долях имеющегося количества)

Технология транспортировки	Способ рубки			
	сплошная	котловинная	постепенная	добровольно-выборочная
Тракторная	0,72	0,43	0,35	0,23
Канатная	0,72	0,43	0,35	0,23
Вертолетная	0,1	0,1	0	0

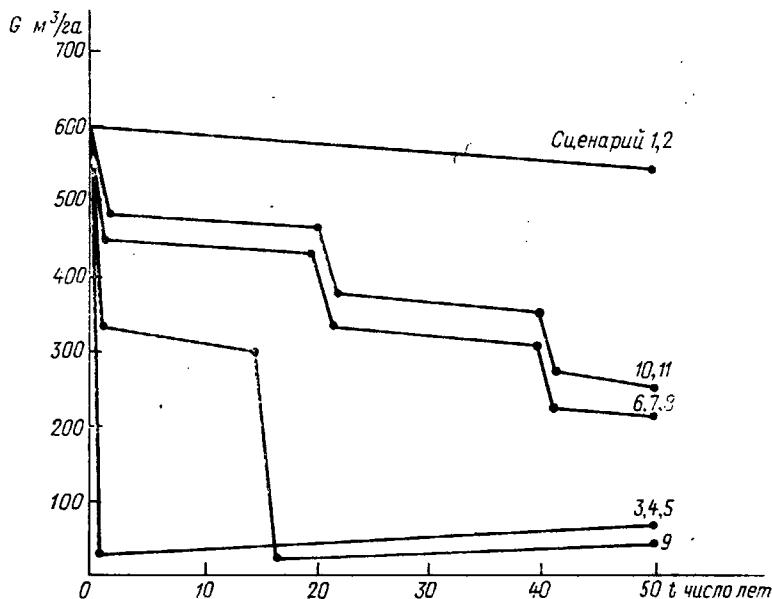


Рис. 2. Динамика суммарного запаса древостоя.

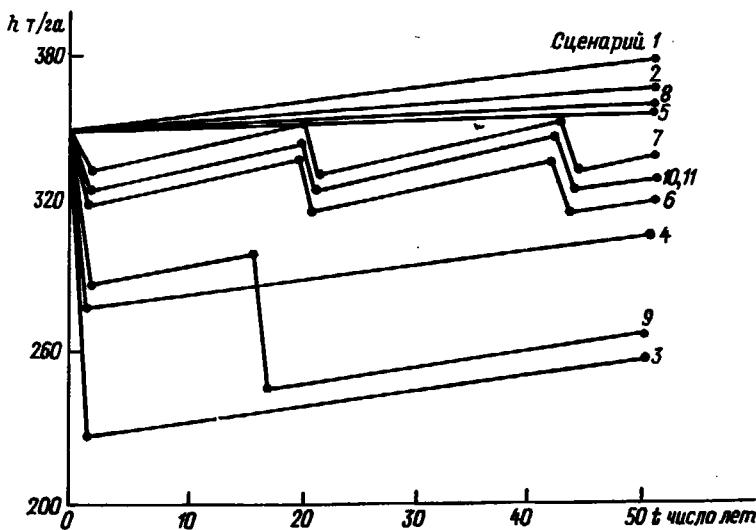


Рис. 3. Динамика содержания гумуса в почве.

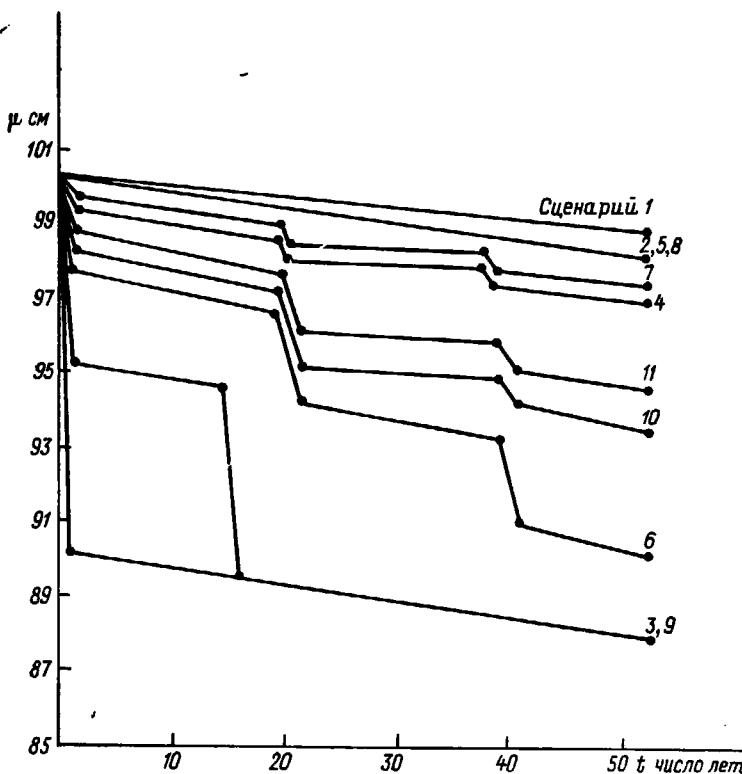


Рис. 4. Динамика высоты плодородного слоя почвы.

Следует иметь в виду, что разработанная имитационная модель в первом варианте далека от совершенства и требует дальнейшей проработки. В частности, должны быть учтены следующие моменты.

— При расчете динамики суммарного запаса древостоя необходимо учитывать накопление запаса нового поколения леса

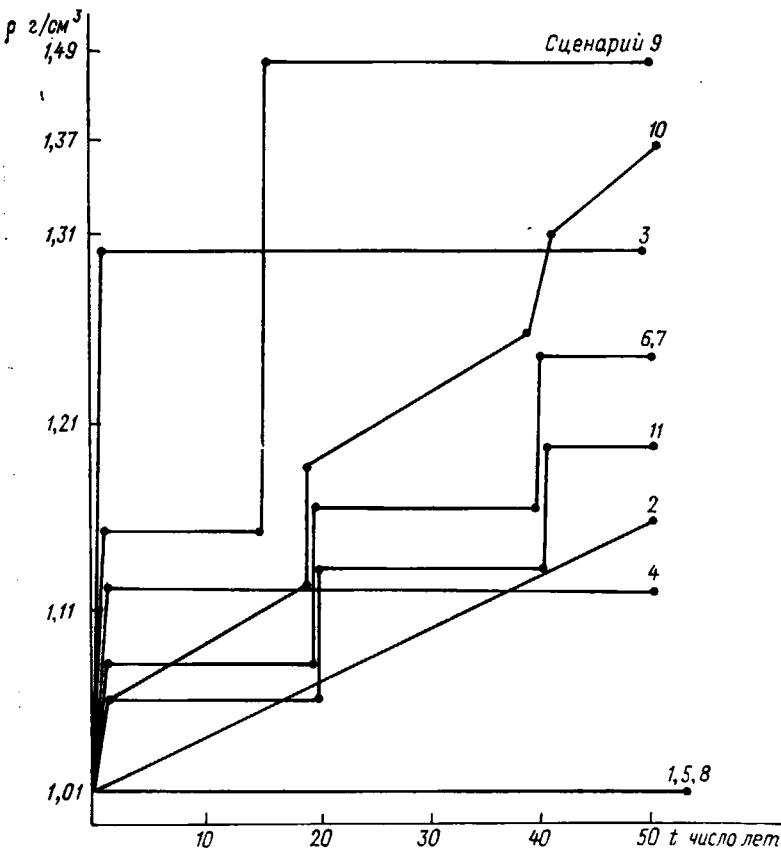


Рис. 5. Динамика плотности поверхностного слоя почвы.

при сплошных рубках (сценарии 3, 4, 5). В связи с различной степенью повреждения почвы в зависимости от применяемых для трелевки механизмов (трактор, канатные установки, вертолеты) значения текущего прироста различны: при применении вертолета — около 4,5 м³/га, трактора — около 3,0 м³/га, канатной установки — около 3,5 м³/га.

— При добровольно-выборочных рубках восстановление вырубаемого запаса при нормальном изреживании (20 % первоначального запаса) происходит за 15—20 лет, но этот процесс

осложняется эксплуатационными повреждениями оставляемых деревьев после рубки, а также нарушениями почвенного покрова. Значение текущего прироста составляет около $5 \text{ м}^3/\text{га}$, но с учетом отпада эту оценку следует уменьшить до $4\text{--}4,5 \text{ м}^3/\text{га}$.

— При котловинных 4-приемных рубках в каждый прием вырубается $0,25 \text{ га}$, приемы рубок повторяются через 10 лет, поэтому в целом на 1 га за первые 10 лет запас увеличивается примерно на $12,5 \text{ м}^3$. При вертолетной транспортировке он несколько выше, так как почвенный покров сохраняется лучше, и в среднем он составляет около $5 \text{ м}^3/\text{га}$.

ВЫВОДЫ

1. На основе рассмотренной модели представляется возможным выявить оптимальные режимы рубок и технологии лесосечно-транспортных работ при освоении лесных ресурсов горных территорий с учетом их влияния на окружающую среду.

2. Из всех рассмотренных способов рубок и технологий транспортировки древесины наиболее отрицательные последствия для окружающей среды дают сплошно-лесосечные рубки с тракторной трелевкой. Котловинная и добровольно-выборочная рубки, будучи менее эффективными с точки зрения лесозаготовок, являются более приемлемыми экологически. Обеспечивая устойчивое восстановление древостоя и его продуктивность, они вызывают сравнительно небольшие изменения водно-физических характеристик почвенного покрова и гидрологических свойств водосборных бассейнов.

3. Принципиальное значение в формировании экологической ситуации на горных водосборных бассейнах при освоении лесных ресурсов имеет технология лесосечно-транспортных работ и применяемые при этом механизмы. Тракторная технология даже при котловинных и добровольно-выборочных рубках ведет к значительному экологическому ущербу, а в сочетании со сплошной рубкой ее применение может вызвать катастрофические последствия. Канатная и особенно вертолетная технология намного более эффективны экологически, однако их стоимость существенно выше (в два и четыре раза соответственно).

4. Использование лесов в рекреационных целях оказывает существенное воздействие только на плотность поверхностных горизонтов почвы, и при хорошей организации может быть экономически выгодным и экологически допустимым.

5. Несмотря на предварительный характер проведенных исследований, на их основе можно предложить следующие практические рекомендации:

— проведение сплошной и постепенной рубок в горных лесах является исключительным с экологической точки зрения, а в сочетании с тракторной технологией — недопустимым;

— при проведении рубок главного пользования в лесах, не изъятых из рекреационного фонда, следует применять только вертолетную транспортировку древесины;

— разработка средосберегающих технологий выдвигает задачу экономической оценки экологического ущерба горных лесозаготовок и отнесения его на себестоимость лесопродукции.

Разумеется, в силу сложности эколого-экономической системы и многокритериальности поставленных задач окончательные решения должны приниматься специалистами на основе всестороннего учета конкретных условий.

Программой дальнейших исследований предусмотрено:

— проведение специальных экспериментов, направленных на получение необходимой для моделирования информации;

— учет в модели пространственной неоднородности, смены пород после рубок, трансформации лесных угодий, восстановления почвенного покрова.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Горстко А. Б. Математическое моделирование и проблемы использования водных ресурсов.— Ростов: Изд-во Ростовского университета, 1976. 64 с.
2. Горстко А. Б., Домбровский Ю. А., Сурков Ф. А. Модели управления эколого-экономическими системами.— М.: Наука, 1984. 119 с.
3. Коваль И. П., Ковалев Ю. Л. Структура буковых насаждений и восстановление запаса в них после рубок первого приема.— В кн.: Защитное лесоразведение, озеленение и борьба с эрозией почв.— Новочеркасск: ПИМИ, 1985, с. 94—101.
4. Коваль И. П., Битюков Н. А., Шевцов Б. П., Щипников Р. Д. Состояние почвенного покрова и изменение водорегулирующих функций горных лесов в связи с рубками.— В кн.: Охрана и рациональное использование лесов Черноморского побережья Кавказа.— М.: ВНИИЛМ, 1976, вып. 11, с. 7—23.
5. Стационар «Аибга» Сочинской научно-исследовательской опытной станции субтропического лесного и лесопаркового хозяйства/Сост. И. П. Коваль.— М.: ВНИИЛМ, 1970.— 55 с.

SIMULATION OF ECONOMIC ACTIVITY EFFECT ON THE STATE OF HIGHLAND FORESTS IN THE NORTHERN CAUCASUS

A. B. Gorstko, M. V. Medalye, G. A. Ugolnitsky

Rostov State University

I. P. Koval, G. K. Solntsev, N. A. Butuikov

*Forestry Research Institute,
USSR State Forest Economy Department*

The considered simulation model of forest phytocenosis dynamics under conditions of man-made impact is identified by the data of observations of beech forests in the Caucasus. Different forest use technologies are compared with respect to their economic efficiency and environmental quality. Practical recommendations on highland forest utilization are stated.

ПРОГНОЗИРОВАНИЕ МАССОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ ЧЕРНОГО ПИХТОВОГО УСАЧА

A. С. Исаев, В. В. Киселев

Институт леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР

ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ

Принципы и методы прогнозирования численности лесных насекомых наиболее детально разработаны применительно к хвосто- и листогрызущим насекомым ([14, 19] и др.). Это традиционные методы защиты, на которых строилась вся методология надзора и прогноза. Прогнозирование численности насекомых-ксилофагов, отнесенных в практике лесозащиты к категории «вторичных», основано на иных принципах, преимущественно на оценке их кормовой базы. Прикладные аспекты этой проблемы изложены в работах А. Д. Маслова [15—17].

При анализе основных закономерностей изменения численности насекомых необходимо иметь четкое представление о роли их кормовых связей с древесными растениями. Кормовые объекты ксилофагов принципиально отличаются от таковых других групп лесных насекомых. Эти отличия заключаются прежде всего в том, что в здоровом лесу далеко не каждое дерево пригодно для поселения и развития ксилофагов. К тому же подходящие деревья выступают не только как источники корма, но и играют роль центров экологического притяжения, обесспечивающих концентрацию насекомых. Особая роль кормовых связей допускает возможность регулирующего воздействия дерева на численность насекомых-ксилофагов в зависимости от плотности их популяции [2]. Последнее обусловлено характером взаимодействия дерева и ксилофагов, их местом в системе лесных биогеоценозов и способностью отдельных видов расширять диапазон пищевой специализации в зависимости от уровня численности популяции.

Биогеоценотический анализ динамики численности ксилофагов, выполненный на основе многолетних исследований в хвойных лесах Сибири [5, 10], позволил сформулировать основные положения прогноза массовых размножений стволовых насекомых. Необходимость таких прогнозов очевидна. Они позволяют планировать соответствующие профилактические мероприятия перед проведением промышленных рубок, рубок ухода, применения огня в лесу, правильно оценивать угрозу со стороны вредителей листвового аппарата и отрицательного воздействия абиотических факторов. Системное прогнозирование динамики численности наиболее важных хозяйственных видов ксилофагов — необходимое условие защиты леса, основная задача которой заключается в предотвращении угрозы повреждения древостоя вредными насекомыми.

Основным элементом прогнозов динамики численности насекомых-ксилофагов должен стать анализ кормовой базы, учитывающий следующее.

1. Экологические особенности произрастания насаждений и их устойчивость в различных ландшафтно-экологических зонах. Основное внимание должно быть уделено анализу региональных минимум-факторов, определяющих состояние древостоев (возможность и периодичность засух, повреждаемость пожаром, степень увлажнения и др.).

2. Резистентные свойства древесной породы — устойчивость к огневым повреждениям, толщина и структура коркового слоя, строение смоловыделительной системы, характер сложения кроны, возрастная структура древостоя, подверженность нападению хвоевид листогрызущих насекомых, степень, повторность и сроки повреждения хвои (листвы) и возможности ее восстановления.

3. Степень пригодности кормовой базы, ее объем и возможные сроки использования с определением причин и степени поврежденности древостоя, состав кормовых объектов, их динамика и качественная структура, возможность «подготовки» корма при дополнительном питании.

4. Состав и фенология потенциально опасных видов ксилофагов, формирующих различные по своей активности группировки применительно к особенностям кормовых объектов, их структуре и состоянию.

5. Закономерности динамики численности отдельных видов ксилофагов, сроки прохождения фаз массового размножения, баланс популяции на различных по качеству кормовых объектах, влияние модифицирующих и регулирующих факторов.

6. Погодные условия с учетом их влияния на устойчивость деревьев и активность насекомых.

7. Источники миграции ксилофагов в участки ослабленного леса, наличие хронических резерваций и очагов массового размножения в окружающих насаждениях.

Эти показатели, включающие основные элементы взаимодействия дерева и ксилофагов, рассматриваются нами как методологическая основа прогнозирования численности стволовых насекомых. В полной мере они приемлемы и для прогноза динамики популяций черного пихтового усача *Monochamus urussovi* (Fisch). Однако особенности этого вида, проявляющиеся в способности нападать на жизнеспособные деревья и расширять диапазон «пригодности» кормовых ресурсов, требуют привлечения некоторых дополнительных параметров [2].

Существенным элементом лесозащитных прогнозов является их масштабность — территориальная и хронологическая, которая определяет пространственно-временные границы прогнозируемого изменения численности. Для этого необходима информационная база, включающая сведения о модифицирующих и регулирующих факторах и параметрах взаимодействия насекомых в системе лесного биогеоценоза. Применительно к черному пихтовому усачу

информационная база состоит из четырех основных блоков, оценивающих: 1) лесорастительные условия и ландшафтно-экологическую приуроченность очагов; 2) климатическую ситуацию, определяющую вероятность фиксированной вспышки; 3) состояние насаждений и возможность массового размножения хвоегрызущих насекомых; 4) основные параметры взаимодействия усача с кормовой породой на различном уровне численности. При использовании дистанционного метода надзора и прогноза важно иметь информацию о спектральных характеристиках древесного полога и дешифровочных признаках поврежденности насаждений.

На основе прогнозирования динамики численности устанавливаются оптимальные варианты стратегии и тактики лесозащитных мероприятий. Современные методы лесозащитного прогнозирования характеризуются целевым назначением, уровнем заглаво-временности и достоверности.

При контроле за динамикой численности черного пихтового усача предусматривается использование следующих видов прогнозов [11].

1. *Сверхдолгосрочные (многолетние) прогнозы*, призванные дать оценку вредоносности усача с учетом ландшафтно-климатических и лесорастительных особенностей крупных регионов. Это, по существу, долговременный (на 10 лет и более) территориальный прогноз потенциальной возможности массового размножения усача в отдельных частях ареала пихты сибирской. Прогноз должен учитывать тенденции в развитии лесохозяйственного производства, изменения структуры лесного фонда под влиянием хозяйственной деятельности человека, вероятность массового размножения хвоегрызущих насекомых и др. На основе этих прогнозов устанавливается оптимальный режим лесозащиты для крупных лесохозяйственных районов.

Ареал черного пихтового усача охватывает огромные территории boreальной зоны. Однако фиксированные вспышки этого вредителя зарегистрированы только в пихтовых лесах Сибири. Последнее позволяет сузить зону надзора за усачом районами темнохвойных лесов юго-восточной окраины Западно-Сибирской равнины Енисейского кряжа и горной территории южной Сибири.

На рис. 1 выделены регионы в границах лесорастительных областей, провинций и округов горных темнохвойных лесов, где вероятность возникновения очагов усача достаточно высока. Оценка лесорастительных условий выполнена с учетом ландшафтно-экологической приуроченности очагов усача к определенным элементам рельефа, состава и возрастной структуры насаждений. Из рассмотрения исключены элементы лесорастительного покрова, где вспышки усача маловероятны из-за особенностей гидротермического режима и состава древостоя. В качестве аналогов оптимальных биотопов использованы лесотипологические серии лесорастительных округов, где зарегистрированы очаги размножения усача (Джебашко-Амыльский, Сисимский, Кузнецко-Алатауский, Хамар-Дабанский).

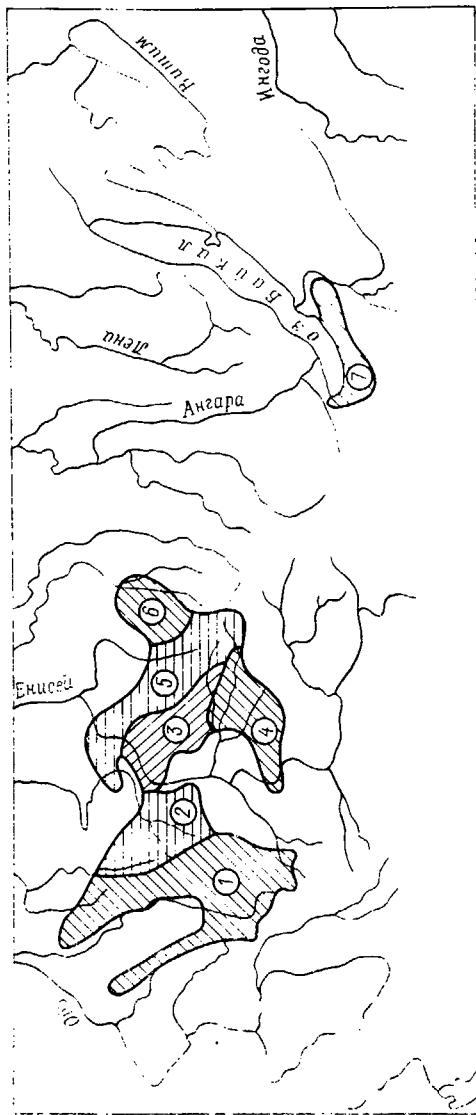


Рис. 1. Оптимальные лесорастительные условия для возникновения опийтов массового размножения черного пихтового усача в горных лесах Южной Сибири.

1 — Сибирско-Западно-Сибирский округ: череной южно-альпийской компактос (ВПК): пихтовник крупногравий-патологический, юП, II класс бонитета; пихтовник кислично-пихтовый, юП, III (II) класс бонитета; пихтовник кислично-пихтово-крупногравийный, юП, III (IV) класс бонитета; пихтовник кислично-пихтово-зеленомондный, юП, III (V) класс бонитета; пихтовник кислично-череной ВПК: пихтовник кисличный, юП - К, IV (V) класс бонитета; горно-зеленомондный ВПК: пихтовник зеленомондный, юП, II класс бонитета; пихтовник зеленомондно-зеленомондный, юП, II (III) класс бонитета; пихтовник зеленомондно-зеленомондно-зеленомондный, юП, IV класс бонитета.

2 — Кузнецко-Алтайский округ: пихтовник зеленомондный, юП + Е, II класс бонитета; пихтовник зелено-череной ВПК: пихтовник зелено-зеленомондный, юП + Е, II (III) класс бонитета; пихтовник зелено-зеленомондно-зеленомондный, юП + Е, II (III) класс бонитета; пихтовник зелено-зеленомондно-зеленомондно-зеленомондный, юП + Е, II (III) класс бонитета; пихтовник зелено-зеленомондно-зеленомондно-зеленомондный, юП + Е, II (III) класс бонитета; горно-зеленомондный ВПК: пихтовник зеленомондный, юП, IV класс бонитета.

3 — Сибирский округ: пихтовник зелено-зеленомондный, юП, IV класс бонитета.

4 — Джалгизское, Атылбасское округа: пихтовник зелено-зеленомондный, юП, IV класс бонитета; пихтовник зелено-зеленомондно-зеленомондный, юП, IV класс бонитета; пихтовник зелено-зеленомондно-зеленомондно-зеленомондный, юП, IV класс бонитета; пихтовник зелено-зеленомондно-зеленомондно-зеленомондный, юП, IV класс бонитета; пихтовник зелено-зеленомондно-зеленомондно-зеленомондный, юП, IV класс бонитета; пихтовник зелено-зеленомондно-зеленомондно-зеленомондно-зеленомондный, юП, IV класс бонитета; пихтовник зелено-зеленомондно-зеленомондно-зеленомондно-зеленомондный, юП, IV класс бонитета.

5 — Алтайско-Канский округ: пихтовник зелено-зеленомондный, юП, IV класс бонитета; пихтовник зелено-зеленомондно-зеленомондный, юП, IV класс бонитета; пихтовник зелено-зеленомондно-зеленомондно-зеленомондный, юП, IV класс бонитета; пихтовник зелено-зеленомондно-зеленомондно-зеленомондный, юП, IV класс бонитета; пихтовник зелено-зеленомондно-зеленомондно-зеленомондно-зеленомондный, юП, IV класс бонитета.

6 — Ачур-Туменский округ: пихтовник зелено-зеленомондный, юП, IV класс бонитета; пихтовник зелено-зеленомондно-зеленомондный, юП, IV класс бонитета; пихтовник зелено-зеленомондно-зеленомондно-зеленомондный, юП, IV класс бонитета; пихтовник зелено-зеленомондно-зеленомондно-зеленомондный, юП, IV класс бонитета; пихтовник зелено-зеленомондно-зеленомондно-зеленомондно-зеленомондный, юП, IV класс бонитета.

7 — Хамар-Дабанский округ: пихтовник зелено-зеленомондный, юП, IV класс бонитета; пихтовник зелено-зеленомондно-зеленомондный, юП, IV класс бонитета; горно-зеленомондный ВПК: пихтовник зелено-зеленомондный, юП, IV класс бонитета.

Зона возможного функционирования очагов в пределах вертикальной поясности этих регионов характеризуется абсолютными высотами 350—800 м, среднегодовыми температурами июля — 15—18°C и средней континентальностью — 67—70.

В каждом регионе этой зоны необходимо осуществить надзор за численностью усача, руководствуясь предиктами долгосрочного и среднесрочного (годового) прогнозирования, рассмотренными ниже.

2. *Долгосрочные вероятностные прогнозы* характеризуют развитие вспышки массового размножения усача в границах лесохозяйственного района с заблаговременностью не менее 3 лет. Эти прогнозы базируются на разнообразной информации, характеризующей реальные параметры модифицирующих и регулирующих факторов. Их прогностическая эффективность определяется надежностью оценок пространственно-временных связей экзогенных (погодная ситуация, ландшафтно-экологические условия обитания) и эндогенных (внутрипопуляционных) факторов динамики численности усача, отражающих особенности его взаимодействия с кормовой породой [9]. Долгосрочные прогнозы обеспечивают разработку оптимальных вариантов стратегии лесозащитных мероприятий, направленных на своевременное выявление и локализацию возникающих локальных очагов массового размножения усача. В их основе лежит имитационное моделирование популяционных процессов, которое существенно повышает достоверность прогнозистических заключений [1, 3, 18].

ГИДРОМЕТРИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ПРОГНОЗА

Вероятность возникновения вспышек усача определяется частотой и продолжительностью сильных засух, возникающих не менее 2—3 года подряд с интенсивностью более 3 баллов по интегральному показателю Ю. П. Кондакова [14].

Для различных регионов Сибири критические значения этого показателя неодинаковы вследствие большого разнообразия экологических условий высотно-поясных комплексов гор и ландшафтов равнинных территорий.

Вероятность возникновения засух рассчитывается по данным гидрометеослужбы. Для территорий с горным рельефом эти расчеты следует выполнять в пределах каждого высотно-поясного комплекса, а для равнинных территорий — в пределах отдельных ландшафтов или группы местностей.

Знание периодичности засух и оценка их интенсивности в конкретном регионе является необходимой предпосылкой прогноза роста численности черного пихтового усача [3, 4].

ЛАНДШАФТНО-ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ТЕРРИТОРИИ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ АЭРОКОСМИЧЕСКИХ СНИМКОВ

Воздействие засухи на состояние насаждений проявляется неоднозначно в пределах каждого крупного региона. Это связано как с пространственной неоднородностью лесной территории (раз-

личиями в экспозиции склонов, почвенного покрова, состава насаждений и др.), так и с реакцией усача на ослабление деревьев. Для пространственной оценки вероятности возникновения очагов важно дифференцировать лесную территорию на относительно однородные участки и выделить ландшафтные структуры, наиболее предпочтительные для реализации вспышки усача. Исходной предпосылкой для этого служит ландшафтико-экологическая приуроченность очагов, выделяемая на аэрокосмических снимках по дешифровочным признакам поврежденного древостоя и структуре насаждений, восстановившихся на месте старых шелкопрядников и усачевников. На этой основе составляются карты поврежденности лесов [6, 20], которые используются для выбора объектов надзора за усачом (рис. 2). В основу составления этих карт положены ландшафтные методы дешифрирования, учитывающие природные свойства ландшафтов, общие закономерности структуры территории, позволяющие выделить на аэрокосмических снимках природные комплексы различного ранга [12, 13].

Закономерности размещения очагов в пределах крупных природных территориальных комплексов (ландшафтов) и периодичности зональных вспышек размножения усача устанавливаются на основе мелкомасштабной космической съемки ($1:1\,000\,000$ и мельче). Это дает возможность осуществлять комплексную оценку эколого-географических параметров и периодичность зональных вспышек усача.

Экологическая приуроченность крупных очагов в пределах видов местностей устанавливается на аэрокосмических снимках $1:100\,000 - 1:200\,000$ масштаба. На их основе проводится лесоэнтомологическое районирование территории с выделением структуры элементов ландшафта, наиболее пригодных для массового размножения усача.

Более детальный анализ воздействия усача на лесные биогеоценозы осуществляется по материалам аэрофотосъемки средних и крупных масштабов. По этим снимкам устанавливается экологическая приуроченность локальных очагов к типам уроцищ и фаций, а также осуществляется контроль за динамикой численности вредителя на начальной фазе вспышки (рис. 3).

Ландшафтное районирование и анализ разномасштабных аэрокосмических снимков используется для надзора за усачом в пределах природных территориальных комплексов различного ранга. В основу этих мероприятий положен структурный анализ лесных территорий, а также выбор наиболее информативного масштаба съемки и знание закономерностей массового размножения вредителя.

3. Среднесрочные (годовые) прогнозы обеспечивают вероятностную оценку развития градационных процессов в будущем году, т. е. устанавливают ожидаемую фазу вспышки в границах конкретного района и потенциальную угрозу насаждениям в очагах различного типа. На основе этих прогнозов определяются объемы и тактические варианты лесозащитных мероприятий.

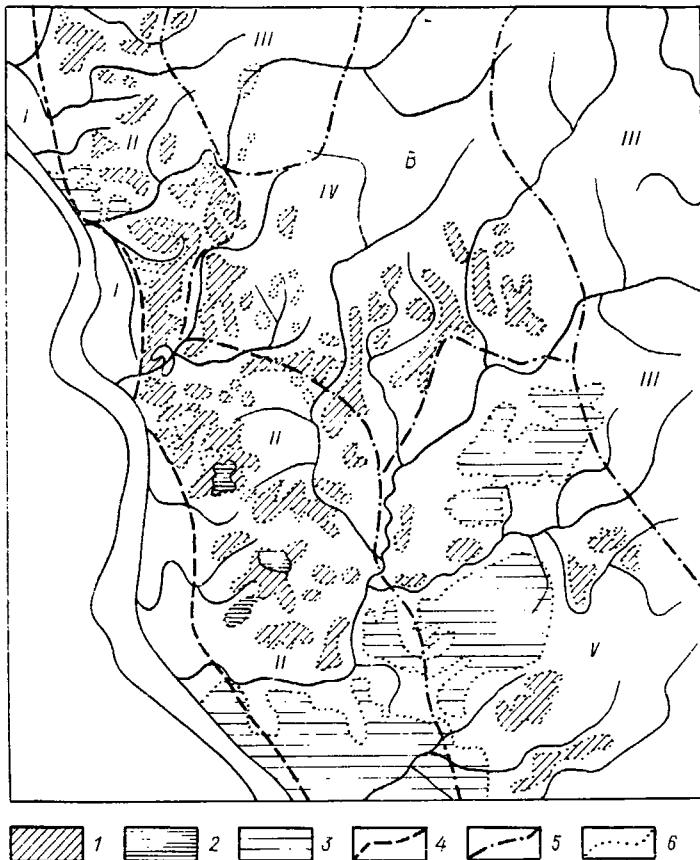


Рис. 2. Природное районирование очагов усача [20].

1 — очаги усача, 2 — гары по очагам, 3 — гары, 4 — границы ландшафтов, 5 — границы ландшафтных местностей, 6 — границы пораженных участков; виды ландшафтных местностей: I — пойменные супесчано-суглинистые равнины с пихтово-еловыми вейниково-зеленомошными и хвоцово зеленомошными лесами; II — плато холмисто-увалистые с пихтовыми зеленомошно-черничными и мелкогравийно-зеленомошными лесами на горных подзолистых почвах; III — низкогорья крунигосочинные с ельово-пихтовыми министмы и кустарничково-мшистыми лесами на горных таежных кислых неоподзоленных почвах; IV — низкогорья грядово-увалистые с осиново-кедрово-пихтовыми осокково-зеленомошными и вейниково-осоковыми лесами на горных таежных кислых неоподзоленных почвах; V — плато полого-увалистые с ягодно-борасчененные с кедрово слово-пихтовыми зеленомошными лесами на горных дерново-карбонатных почвах.

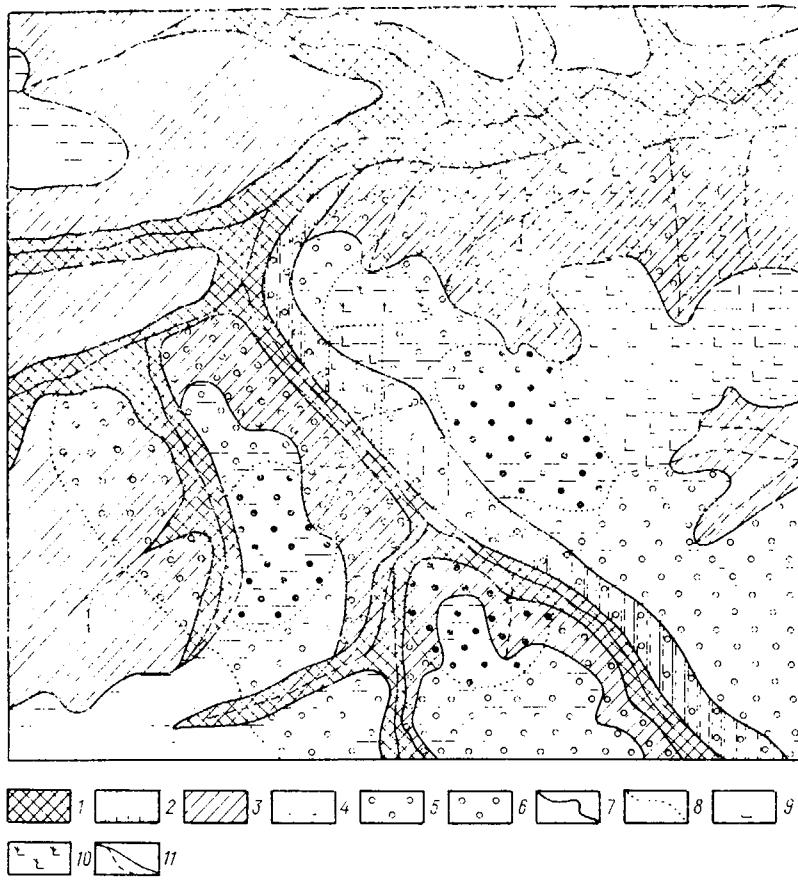


Рис. 3. Фрагмент картосхемы ландшафтно-экологической приуроченности очагов усача. Масштаб 1 : 70 000 (выполнил Е. Н. Калашников)
 1 — днище долин с заболоченными кедровыми вейниково- и лабазниково- сфагновыми лесами на болотных перегнойно-глеевых почвах; 2 — скалы сульгинистые средней крутизны с пихтовыми мелкотравно зелено-янтарными лесами из серых лесных почвах; 3 — пологие сульгинистые склоны с пихтово-словянскими мелкотравными зелено-мощными и елово-пихтовыми вейниково-крупнотравными лесами на серых и темно-серых лесных почвах; 4 — плакоры сульгинистые с осиновыми и пихтовыми вейниково-крупнотравными лесами на темно-серых оподзоленных почвах; 5 — зона слабого повреждения лесов усачом; 6 — зона сильного повреждения лесов усачом; 7 — границы урочищ; 8 — границы поврежденного леса; 9 — вырубки; 10 — горизонты; 11 — русла рек

Детальный анализ взаимодействия усача с пихтой сибирской [1, 3, 7—9] исключает необходимость проведения детальных учетов численности вредителя в целях прогнозирования его массового размножения. По существу, вся необходимая информация может быть получена при анализе спектральной характеристики древесного полога, т. е. наличия и соотношения деревьев различных категорий состояния. Установлено, что категория состояния строго соответствует определенным популяционным параметрам динамики численности усача, знание которых позволяет с высокой степенью достоверности судить о характере процесса [3, 7].

Наиболее информативным признаком перехода популяции усача к фиксированной вспышке является появление в насаждении «крыжиков» — деревьев VI категории состояния с полностью пожелтевшей кроной. Эти деревья отчетливо выделяются как при аэроизуальном обследовании территории, так и при анализе аэрофотоснимков. Появление «крыжиков» служит сигналом о формировании локальных очагов усача и о необходимости проведения лесозащитных мероприятий. Прогноз развития конкретного очага осуществляется с учетом возрастной структуры и состава древостоя, их состояния (пораженности грибными заболеваниями) и ландшафтно-экологической приуроченности (характера размещения по элементам рельефа, экспозиции и крутизны склонов и др.).

Эта информация, полученная при анализе аэрофотоснимков или при наземном обследовании служит исходным материалом для прогнозирования развития очага с использованием разработанных имитационных моделей [1—3, 8, 18].

При организации лесозащитных мероприятий следует учитывать элементы *краткосрочного прогноза* на срок до 2 месяцев, связанных с изменением погодной ситуации в текущем году (холодная дождливая погода в период массового лета жуков). Краткосрочные прогнозы уточняют долгосрочные и годовые и вносят необходимые изменения в оперативные планы лесозащитных мероприятий.

Использование дистанционных методов снимает основные объемы наземных работ, необходимых для составления прогноза. Тем не менее выборочные контрольные обследования очагов являются обязательным элементом надзора и прогноза массового размножения черного пихтового усача.

Прогнозирование динамики численности черного пихтового усача следует рассматривать как один из важнейших элементов лесоэнтомологического мониторинга таежных лесов Сибири.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Анализ фиксированной вспышки массового размножения усача *Monochamus urussowi* (Fisch.)/В. В. Киселев, Т. М. Овчинникова, А. С. Исаев, Р. Г. Хлобопрос. Препринт ИЛид СО АН СССР. Красноярск, 1986. 34 с.

2. Динамика численности лесных насекомых/А. С. Исаев, Р. Г. Хлебопрос, Л. В. Недорезов и др. Новосибирск: Наука, СО, 1984, 224 с.
3. Имитационная модель взаимодействия черного пихтового усача с пихтовой сибирской/В. В. Киселев, А. С. Исаев, Т. М. Овчинникова, Р. Г. Хлебопрос. Препринт ИЛид СО АН СССР. Красноярск, 1986, 65 с.
4. Исаев А. С. Динамика численности большого черного усача и меры борьбы с ним в пихтовых лесах Красноярского края.— В кн.: Проблемы защиты таежных лесов. Красноярск, 1971, с. 61—64.
5. Исаев А. С., Гирс Г. И. Взаимодействие дерева и насекомых-ксилофагов.— Новосибирск: Наука, 1975. 346 с.
6. Исаев А. С., Ряполов В. Я. Анализ ландшафтно-экологической приуроченности очагов сибирского шелкопряда с применением аэрокосмической съемки.— В кн.: Исследование таежных ландшафтов дистанционными методами. Новосибирск, 1979, с. 152—167.
7. Исаев А. С., Ветрова В. П., Киселев В. В. Динамика отмирания деревьев пихты сибирской в очаге массового размножения большого черного усача.— В кн.: Оперативные информационные материалы. Иркутск, 1981, с. 12—15.
8. Исаев А. С., Киселев В. В., Ветрова В. П. Влияние массового размножения большого черного хвойного усача на состояние лесных биогеоценозов.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1981, т. 4, с. 20—31.
9. Исаев А. С., Киселев В. В., Ветрова В. П. Роль дополнительного питания большого черного хвойного усача при его взаимодействии с корневым растением.— В кн.: Консортивные связи дерева и дендрофильных насекомых. Новосибирск, 1982, с. 19—27.
10. Исаев А. С., Петренко Е. С. Биогеоценотические особенности динамики численности стволовых вредителей.— Лесоведение, 1984, № 3, с. 56—65.
11. Исаев А. С., Кондаков Ю. П. Принципы и методы лесоэнтомологического мониторинга.— Лесоведение, 1986, № 4, с. 3—9.
12. Киреев Д. М. Принципы и признаки дешифрирования природных территориальных комплексов по аэроснимкам.— В кн.: Ландшафтный метод лесного дешифрирования аэроснимков. Новосибирск, 1976, с. 44—102.
13. Киреев Д. М. Структура таежных ландшафтов и методы ее дистанционного изучения (на примере Западно-Сибирской лесоболотной равнины).— В кн.: Исследование таежных ландшафтов дистанционными методами. Новосибирск, 1979, с. 11—44.
14. Кондаков Ю. П. Закономерности массового размножения сибирского шелкопряда.— В кн.: Экология популяций лесных животных Сибири. Новосибирск, 1974, с. 206—265.
15. Маслов А. Д. Вредители ильмовых пород и меры борьбы с ними.— М.: Лесная промышленность, 1970. 76 с.
16. Маслов А. Д. Усыхание стволовых лесов от засух на европейской территории СССР. Лесоведение, 1972, № 6, с. 77—87.
17. Маслов А. Д., Кутеев Ф. С., Прибылова М. В. Стволовые вредители леса.— М.: Лесная промышленность, 1973. 144 с.
18. Модель распространения вспышки массового размножения большого черного хвойного усача.— В кн.: Математическая биофизика. Исаев А. С., Киселев В. В., Овчинникова Т. М., Хлебопрос Р. Г. В кн.: Математическая биофизика. Красноярск, КрасГУ, 1985, с. 135—144.
19. Надзор, учет и прогноз массовых размножений хвоев-листогрызущих насекомых.— М.: Лесная промышленность, 1965. 525 с.
20. Ряполов В. Я. Методика составления карт повреждаемости лесов насекомыми-вредителями.— География и природные ресурсы, 1985, № 2, с. 97—107.

PREDICTION OF CAPRICORN FIR BEETLE MASS INCREASE

A. S. Isaev, V. V. Kisseelev

*Wood and Timber Institute,
Siberian Branch of the USSR Academy of Sciences*

The paper states major principles of predicting outbursts of fir capricorn beetle in coniferous forests in Siberia with the help of aircraft and satellite survey data. Remote sensing techniques diminish the amount of ground-based operations required for prediction purposes. Prediction of the numbers dynamics of the fir capricorn beetle should be considered an important component of entomological monitoring of coniferous forests in Siberia.

МЕТОД ОЦЕНКИ ПАРАМЕТРОВ КРИВОЙ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВЕРОЯТНОСТЕЙ ПО КОРОТКИМ РЯДАМ КЛИМАТИЧЕСКИХ НАБЛЮДЕНИЙ

П. А. Колосов, А. А. Лисеев

*Лаборатория мониторинга природной среды
и климата Госкомгидромета и АН СССР*

Одной из основных проблем, возникающих при исследовании климатических величин, является получение максимально точных несмещенных оценок среднего, дисперсии и асимметрии по рядам ограниченной длительности (15—18 членов).

Наиболее распространенным вследствие простоты расчетов является метод моментов. Главная особенность этого метода — независимость моментных оценок параметров от типа распределения вероятности. Эта особенность привлекательна тем, что позволяет не принимать никакой априорной гипотезы о типе распределения выборки при расчете параметров. Однако очевидно, что при необходимости рассчитывать квантили, отвечающие заданному уровню вероятности превышения принятые гипотезы о типе распределения неизбежно. При этом одинаковые моменты оценки, будучи приняты за моменты кривых распределения разного типа, приведут к различиям в оценках квантилей.

Другой особенностью моментных оценок, влияющей на точность и надежность расчетов, является их отрицательная смещенность. Если при этом смещенность оценок коэффициента вариации $C_v = \sigma/x$ становится существенной только при больших C_v ($C_v > 1$), то отрицательная смещенность коэффициента асимметрии (C_s) составляет десятки процентов, а при больших C_s делает применение методов невозможным [3]. Среди методов, преследующих цель приблизить теоретическую кривую распределения к расположению эмпирических точек, следует выделить метод квантилей [1] и метод максимального правдоподобия [9].

В методе квантилей используются имеющие место для теоретических кривых распределения связи параметров \bar{x} , C_v , C_s с выборочными квантилями (x_p , где p — вероятность превышения).

Метод квантилей прост в употреблении. Однако он имеет ряд недостатков, затрудняющих его широкое применение. К ним относится прежде всего субъективизм и неоднозначность, вносимые при используемом методе в графическом слаживании эмпирических точек на вероятностной бумаге. Большая доля неопределенности вносится также использованием не всех точек, несущих полную информацию о форме кривой, а, стало быть, о ее типе распределения и параметрах. Необоснованным представляется и использование жестко закрепленных квантилей, информативность которых для оценки параметров распределения зависит от их величины и падает с увеличением дисперсии и асимметрии.

Метод максимального правдоподобия, предложенный Р. Фишером и развитый в работах С. Н. Крицкого и М. Ф. Менкеля [9], позволяет использовать всю информацию о параметрах распределения, содержащуюся в выборке. Суть метода заключается в таком подборе параметров теоретической кривой, для которых вероятность совместного появления случайных величин, представленных рядом наблюдений наибольшая, т. е. результат наблюдений при данной гипотезе о типе распределения представляется наиболее правдоподобным [3]. Формулы для оценок параметров распределения получаются при решении уравнения правдоподобия, конкретный вид которого зависит от типа распределения [3].

Как было установлено в исследованиях Е. Г. Блохинова [3] на основе метода статистических испытаний, смещенност оценок параметров, полученных методом наибольшего правдоподобия, обычно несущественна, всегда меньше смещенност моментных оценок и может быть ликвидирована путем введения поправок.

Сложность реализации на ЭВМ метода наибольшего правдоподобия в его полном виде заставила исследователей искать приближенные приемы, более простые в техническом отношении, но в то же время не приводящие к существенной потере точности в оценках параметров [2]. Теоретический вывод оценок наибольшего правдоподобия для многих типов распределения встречает большие трудности и нецелесообразен с практической точки зрения. Предпочтительнее был бы некий общий для всех возможных типов распределений простой в употреблении способ оценки параметров по данным наблюдений, который соединял бы простоту и логику метода квантитативной с принципом извлечения всей информации из эмпирического ряда и отсутствие смещенност конечных оценок — метода наибольшего правдоподобия.

Подход к такому способу был предложен в работе [6]. В этом подходе прежде всего принято положение о том, что статистические характеристики рядов случайных величин нецелесообразно рассматривать в отрыве от какого-либо теоретического типа распределения. Изучение случайной выборки следует начинать с определения принадлежности ее к некоторому теоретическому типу распределения (при использовании трехпараметрических распределений — с определения знака и величины асимметричности) и лишь затем оценивать параметры этого распределения и рассчитывать критерии согласия. Такой подход позволяет осуществить метод выпрямляющих координатных сеток.

Рассмотрим возможности методики выпрямляющих координатных сеток на примере системы сеток для распределения Пирсона III типа при произвольном соотношении параметров: среднего, среднего квадратического отклонения и асимметрии.

Распределение Пирсона III типа является трехпараметрическим, асимметричным и ограниченным снизу. При $C_s=0$ оно вырождается в нормальное распределение Гаусса. Оно является линейным преобразованием гамма-распределения и получается «сдвигом» последнего по оси абсцисс на величину l .

Уравнение плотности распределения Пирсона III типа (или трехпараметрического гамма-распределения) имеет вид

$$p(x, \bar{x}, \gamma, l) = \frac{\gamma^{\gamma}}{\Gamma(\gamma)(\bar{x}-l)} \left(\frac{x-l}{\bar{x}-l} \right)^{\gamma-1} \exp \left[-\gamma \left(\frac{x-l}{\bar{x}-l} \right) \right],$$

где

$$x > l; \quad C_v = \frac{1 - \frac{l}{\bar{x}}}{\sqrt{\gamma}}; \quad C_s = \frac{2}{\sqrt{\gamma}}; \quad E = \frac{3C_s^2}{2}; \quad C_v = \frac{\sigma}{\bar{x}}.$$

Параметр l играет роль нижнего предела кривой распределения

$$l = \bar{x} - \frac{2\sigma}{C_s}.$$

При $C_s = 2C_v$, $l = 0$; при $C_s > 2C_v$, $l > 0$ и при $C_s < 2C_v$, $l < 0$.

Для кривых распределения Пирсона III типа Фостером были составлены таблицы с фиксированным шагом по C_s . В таблице Фостера [10] даны значения нормированных ординат кривых распределения Пирсона III типа

$$\Phi_i(C_s, p \%) = \frac{x_l - \bar{x}}{\sigma} \quad \text{при } \bar{x} = \sigma = 1.$$

Отсюда ордината кривой распределения при заданной вероятности превышения равна

$$x_l = \sigma \Phi_i + \bar{x}.$$

Таким образом, для каждого фиксированного значения C_s может быть построена координатная сетка с равномерной шкалой x и функциональной шкалой $p \%$, на которой все кривые, принадлежащие к распределению Пирсона III типа, при данном C_s изображаются прямыми с угловым коэффициентом, равным σ [6].

При решении вопроса о принадлежности точек эмпирического вариационного ряда $\{x_i, p\% \}$ (где $\{x_i\}$ — ряд случайных величин, расположенных в убывающем порядке, $\{p\% \}$ — ряд соответствующих вероятностей превышения) к той или иной аналитической кривой распределения неизбежно построение доверительных интервалов и различных критериев согласия. Однако, ограничиваясь лишь упомянутыми методами, мы не используем всей информации, содержащейся в эмпирическом ряду.

Очевидно, что если эмпирические точки $\{x_i, p\% \}$ вообще подчиняются какому-либо закону распределения, то их отклонения от произвольной теоретической кривой имеют как случайную, так и закономерную составляющие. При этом закономерная составляющая свидетельствует о типе распределения, к которому принадлежит эмпирическая (ε) кривая. Признаком соответствия теоретической кривой эмпирическим данным является отсутствие закономерной составляющей отклонений эмпирических точек.

В рамках распределения Пирсона III типа роль признака типа распределения играет знак и степень асимметричности, т. е. величина C_s . На системе сеток (с), построенных указанным выше способом, закономерные отклонения эмпирических кривых, принадлежащих к семейству Пирсона III типа, могут обретать лишь три формы: выпуклую (когда степень асимметричности ряда меньше C_s данной сетки), вогнутую (когда $C_{s_3} > C_{s_c}$) и форму прямой (когда $C_{s_3} \approx C_{s_c}$).

Образование эмпирическими точками на сетке из системы Пирсона III типа кривой какого-либо иного вида однозначно свидетельствует о непринадлежности исходной выборки к III типу Пирсона. В этом случае даже попадание всех эмпирических точек в доверительный интервал аналитической кривой будет указывать лишь на формальную, но не на действительную согласованность данных с теоретическим законом распределения.

Как показали исследования распределения Пирсона III типа, анализ формы, принимаемой эмпирической кривой на сетках этого распределения, эффективнее проводить не по всему интервалу обеспеченностей, а по приоритетным зонам, свойственным каждому теоретическому распределению. Приоритетность зоны обеспеченности определяется средней величиной модуля разности ординат теоретических кривых при фиксированных \bar{x} и σ и величиной интервала обеспеченности зоны.

Так, для распределения Пирсона III типа при $C_v = \sigma = 1 = \text{const}$ можно построить характеристическую кривую зависимости абсолютной величины разности ординат $\Delta\Phi$ от обеспеченности $p\%$ для фиксированных C_s от 0 до 3. Кривая делится на две зоны обеспеченности малой информативности $5\% < p < 20\%$ и $60\% < p < 90\%$, в них $\Delta\Phi < 0,2$, и три информативные зоны различной приоритетности: P_1 ($90\% < p < 100\%$, $\overline{\Delta\Phi} \approx 1,0$); P_2 ($20\% < p < 60\%$, $\overline{\Delta\Phi} \approx 0,5$); P_3 ($p < 5\%$, $\overline{\Delta\Phi} \approx 0,6$) (рис. 1).

Наивысшая информативность и, следовательно, приоритетность интервала обеспеченности $90\% < p < 98\%$ (и до 100%) обусловлена наличием характерной для распределения Пирсона III типа функциональной связи нижнего предела изменения случайной величины со средним квадратическим отклонением и коэффициентом асимметрии $x_{\min} = \bar{x} - 2\sigma/C_s$. Действительно, при изменении C_s от 0 до 2 x_{\min} меняется от $-\infty$ до нуля. Малая информативность двух упомянутых ранее зон объясняется сменой знака зависимости $\frac{k-1}{C_v} = f(C_s)$ на этих интервалах обеспеченности, что приводит

к малым отличиям друг от друга теоретических кривых с сильно отличными коэффициентами асимметрии.

С учетом изложенного можно сформулировать принципы алгоритма подбора теоретической кривой распределения к эмпирическим точкам с помощью системы выпрямляющих координатных сеток.

1. По данным ряда наблюдений рассчитываются оценки \bar{x}_μ , σ_μ , C_{s_μ} методом моментов (безотносительно типа распределения).

2. Принимается гипотеза о типе распределения (любая) и моментные оценки \bar{x}_μ , σ_μ , C_{s_μ} приравниваются к параметрам кривой распределения принятого типа.

3. Анализируется форма эмпирической кривой относительно принятой теоретической кривой с параметрами \bar{x}_μ , σ_μ , C_{s_μ} .

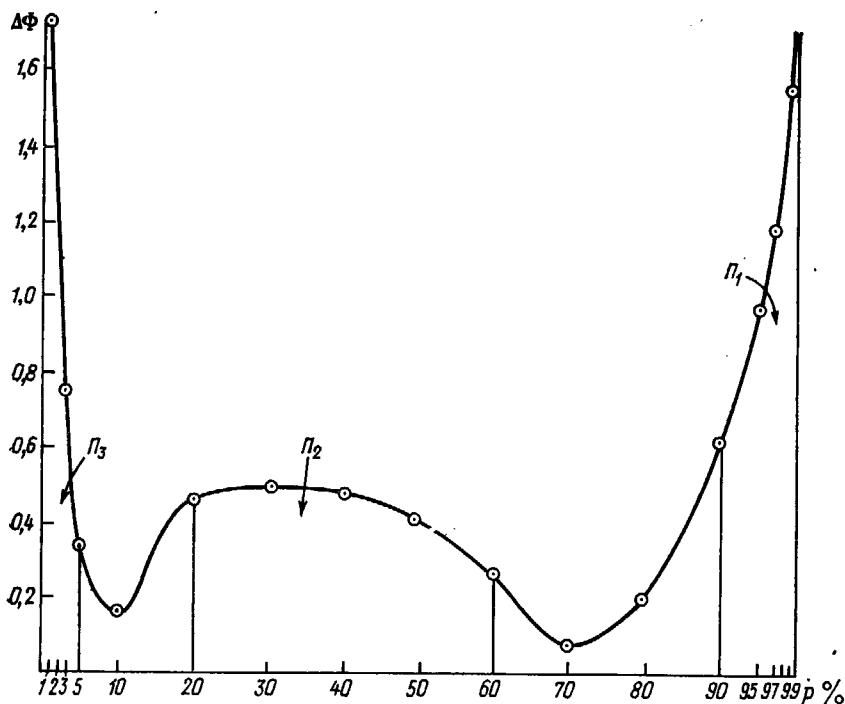


Рис. 1. Характеристическая кривая $\Delta\Phi = f(p \%)$ для распределения Пирсона III типа.

При наличии или отсутствии закономерной составляющей отклонений в каждой приоритетной зоне определяются с помощью расчета меры случайности отклонений точек от кривой в приоритетной зоне $M_p = (1 - m/n)$, где m — число «неуравновешенных» точек, лежащих, по одну сторону от теоретической кривой, n — число всех эмпирических точек в приоритетной зоне. При всех «уравновешенных» точках $m = 0$, $M_p = 1$ имеет место полная случайность отклонений; при всех «неуравновешенных» точках $m = n$, $M_p = 0$ — полная закономерность отклонений. Далее можно принять уровень 10 %-й неуравновешенности за допустимый и по нему рассчитывать $m_{10\%}$, т. е. допустимое число неуравновешенных точек, которое будет зависеть от длины ряда наблюдений. Результаты анализа формы эмпирической кривой, т. е. выявленные

положительные или отрицательные отклонения ее от принятой теоретической или отсутствие таковых, заносятся в логическую табл. 1, в согласии с которой принимается решение об изменении исходных параметров или даже самого типа распределения.

Таблица 1
Анализ формы эмпирической кривой распределения

Информативные зоны обеспеченности. Знак отклонений эмпирических точек от теоретической кривой по результатам анализа формы			Решение об изменении параметров теоретической кривой
Π_3	Π_2	Π_1	
+	+	+	Увеличить \bar{x}
-	-	-	Уменьшить \bar{x}
+	-	+	Увеличить C_s
-	+	-	Уменьшить C_s
-	0	+	Уменьшить σ
+	0	-	Увеличить σ
0	0	+	Увеличить C_s , возможно, имеется нижний предел изменений x , отлич- ный от пирсоновского
-	0	0	Уменьшить C_s , возможно, имеется верхний предел изменений x
+	0	0	Увеличить C_s , есть вероятность сверхнормального выброса x малой обеспеченности
0	0	-	Уменьшить C_s , есть вероятность сверхнормального выброса большой обеспеченности

В табл. 1 рассмотрены только наиболее важные и очевидные случаи сочетания закономерных отклонений в приоритетных зонах, требующие изменения исходных параметров.

Введение приоритетности зон обеспеченности при анализе относительной формы эмпирической и теоретической кривых позволяет с заданной точностью идентифицировать сверхнормальные выбросы и оценивать степень их аномальности. Приведем пример логики такой идентификации для случая «+,0,0» (при $C_s \geq 0$).

При наличии положительного выброса в эмпирическом ряду моментные оценки σ_μ и особенно $C_{s\mu}$ будут сильно завышены. Сопоставление форм эмпирической и теоретической кривых при $C_{s\mu}$ и σ_μ укажет на необходимость сильно уменьшить C_s . После такого уменьшения вплоть до исчезновения закономерных отклонений в Π_1 и Π_2 сохраняется, естественно, резкое отклонение выброса в Π_3 , т. е. реализуется случай «+,0,0» из табл. 1 (при $C_s \geq 0$). Последняя ситуация указывает на необходимость увеличе-

ния C_s , т. е. возвращает нас к исходному уже забракованному значению C_s . Если такое увлечение все же произвести, то в зонах P_1 и P_2 вновь появятся закономерные отклонения. Таким образом, происходит некое «логическое зацикливание», которое как раз и свидетельствует однозначно о наличии в эмпирическом ряду сверханомального выброса. Идентифицировав сверханомальный выброс, далее следует проводить подбор теоретической кривой без учета его ординаты.

С целью выяснения устойчивости сеточных оценок параметров распределения по сравнению с оценками методом моментов был проведен численный эксперимент. С помощью таблицы случайных чисел, трактуемых как вероятности превышения и принятого теоретического закона распределения Пирсона III типа, была сформирована выборка из генеральной совокупности с параметрами $\bar{x}_1 = 1$; $C_{s_1} = 0,5$; $\sigma_1 = C_v = 0,384$. Длина этой выборки $n = 19$.

Выборочные оценки среднего, среднего квадратического отклонения, коэффициентов вариации и асимметрии определялись параллельно методом сеток и методом моментов.

Уже определение параметров исходной выборки ($n = 19$) показало наличие отрицательного смещения оценки C_v , равного $-0,091$ и отрицательного смещения оценки C_s , равного $-0,437$, определенных методом моментов. Сравнение сеточных оценок с получаемыми методом моментов на большом материале [8] показало, что первые ведут себя по отношению ко вторым как лишенные систематического отрицательного смещения, свойственного моментным оценкам (рис. 2).

Далее выборка из первой генеральной совокупности (г. с. 1) наращивалась случайными величинами из второй более асимметричной генеральной совокупности (г. с. 2: $\bar{x}_2 = 1$, $C_{s_2} = 2$, $\sigma_2 = 1$), и с добавлением каждого нового члена из г. с. 2 определялись выборочные оценки C_s , \bar{x} , C_v и σ методом сеток и моментов. За счет сильных различий в асимметрии и дисперсии между г. с. 1 и г. с. 2 были имитированы сверханомальные выбросы в выборке из г. с. 1.

Анализ показал, что при добавлении к исходной выборке одного или двух сверханомальных значений, взятых из г. с. 2, они занимают крайние места в убывающем ряду, и отождествление всех эмпирических точек с какой-либо сеткой из системы Пирсона III типа становится невозможным. Однако можно подобрать прямую, с которой отождествляются эмпирические точки, принадлежащие лишь к исходному ряду из г. с. 1. Добавленные точки из г. с. 2 идентифицируются как «отскакивающие» от этой прямой, параметры которой сохраняются равными сеточными оценками параметров исходного эмпирического ряда. Величина самих выбросов (ординаты отскакивающих точек) никак не влияют на параметры подобранной прямой. Устойчивость последних зависит только от длины исходной выборки.

В то же время добавление к исходной выборке одной-двух отскакивающих точек настолько сильно влияет на моментные оценки

параметров полученного ряда, что построенная на них аналитическая кривая из семейства Пирсона III типа совершенно не согласуется с эмпирическими точками. Этот факт хорошо иллюстрируется построением 1 %-ного доверительного интервала по Колмогорову для аналитической кривой с параметрами C_{s_μ} , C_{v_μ} : большинство эмпирических точек находится вне доверительных границ,

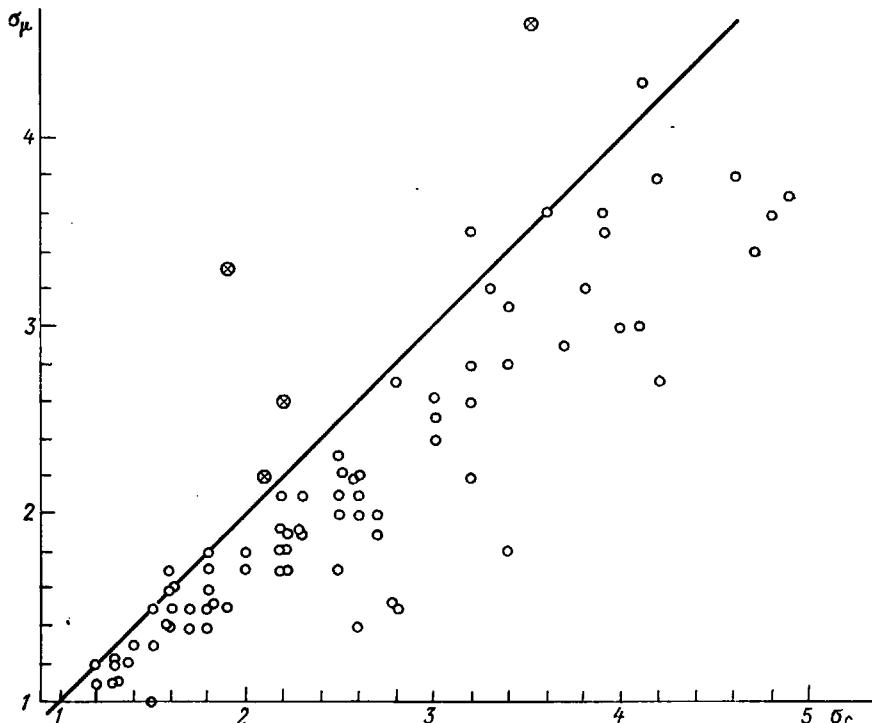


Рис. 2. Сравнение сеточных и моментных оценок среднего квадратического отклонения.

кроме того ярко видно отсутствие тождественности форм эмпирической и теоретической кривых (рис. 3).

Все эмпирические точки оказываются внутри доверительных границ 1 %-ного уровня значимости, построенных для прямой с сеточными параметрами. Последнее обстоятельство указывает также и на определенную ограниченность метода доверительных интервалов, с помощью которых оказывается невозможным идентифицировать сверханомальные выбросы даже при наличии надежно определенных параметров эмпирической кривой.

В проведенном эксперименте устойчивость сеточных оценок сохранялась при добавлении к первоначальной выборке от 1 до 10 значений из г. с. 2 при пяти отскакивающих точках ($C_{s_c} = 0,5 =$

$=\text{const}$; C_{v_c} колебался в интервале 0,36—0,40). Из моментных оценок наибольшие колебания под воздействием вводимых чуждых значений испытывал коэффициент асимметрии. Коэффициент вариации оказывался постоянно завышенным после второго шага, когда в исходный ряд было введено аномально высокое значение случайной величины (рис. 4).

При дальнейшем (сверх 10) наращивании исходной выборки из г. с. 1 величинами из г. с. 2 устойчивость сеточных оценок резко

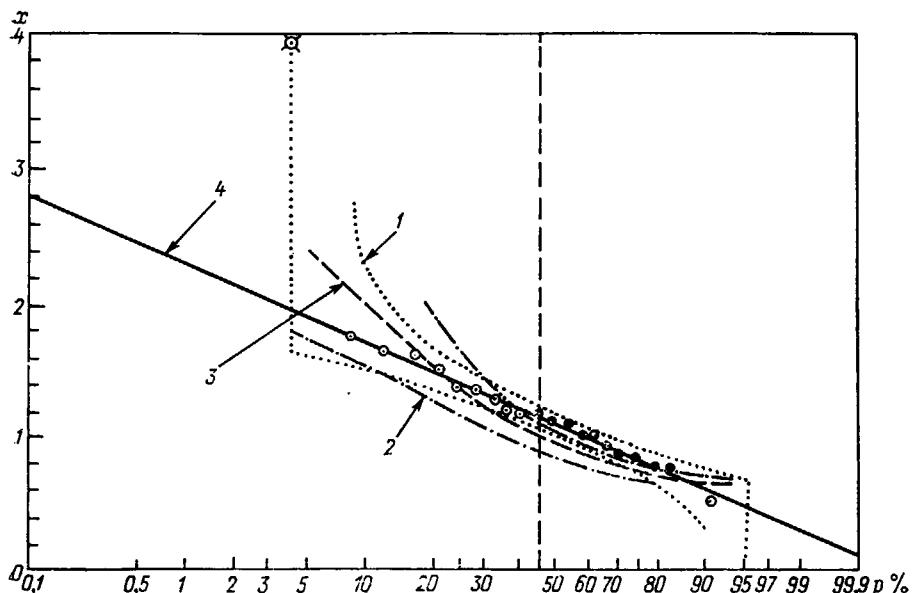


Рис. 3. Оценка соответствия теоретической кривой эмпирическим точкам при сеточных и моментных оценках параметров.

1 — доверительные границы 1 %-ного уровня значимости по Колмогорову для $C_g=0,38$, $x=-1,14$, $C_s=0,5$, $\sigma=0,43$; 2 — то же для $C_g=2,3$, $C_v=0,64$; 3 — кривая обеспеченности с моментными оценками $C_{s_\mu}=2,3$ и $C_{v_\mu}=-0,64$; 4 — кривая обеспеченности с сеточными оценками

$C_{s_c}=0,5$ и $C_{v_c}=0,38$, выпрямленная на сетке Пирсона III типа при $C_g=0,5$.

снижалась. Но в то же время полного перемешивания и образования единого ряда из двух выборок не происходило: всегда сохранялась возможность подобрать прямую из системы Пирсона III типа, которая отождествлялась бы с подавляющим большинством эмпирических точек. Параметры этой прямой уже значительно отличались от исходных. Увеличилось и число отскакивающих точек, которые обнаружили тенденцию выходить за границу 1 %-ного доверительного интервала, построенного для аналитической прямой, аппроксимирующей большинство эмпирических точек.

Так, совокупность, сформированная из 19 членов выборки из г. с. 1 и 50 членов из г. с. 2, образовала на сетке, выпрямляющей

кривые Гаусса, характерную ломаную линию. При этом средний участок ломаной имел параметры $C_s = 0$; $\bar{x} = 0,97$; $C_v = 0,81$ ($\sigma = 0,78$). Хотя по интервалу колебаний случайной величины он очень близок к исходному ряду ($n = 19$), параметры прямой сильно искажены по сравнению с исходными. Два крайних участка ломаной ($x > 1,7$ и $x < 0,2$) отождествились с единой для обоих участков прямой с параметрами $C_s = 2$, $\bar{x} = 0,92$; $C_v = 0,979$ ($\sigma = 0,9$), т. е. близкими к параметрам г. с. 2. Средний участок на сетке:

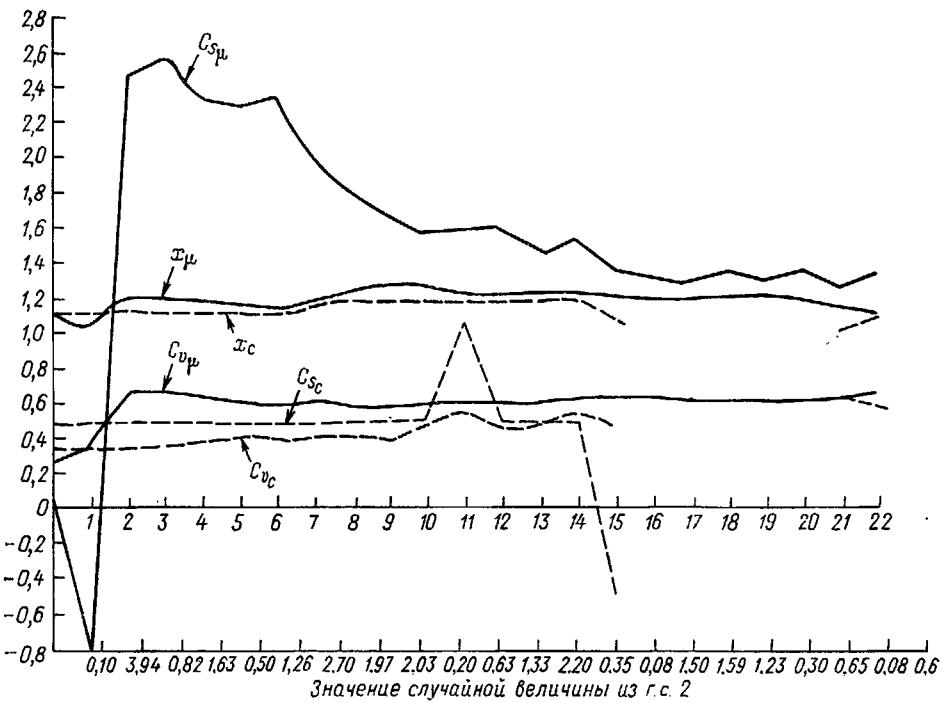


Рис. 4. Сравнение устойчивости сеточных и моментных оценок параметров распределения в численном эксперименте.

$C_s = 2$ изобразился выпуклой кривой ($C_{s\mu} < C_{sc}$) (э — эмпирический, с — сеточный) (рис. 5 а). Очевидно, что подобрать такую прямую, которая отождествлялась бы со всеми участками ломаной, невозможно. Однако моментные оценки и для такой ломаной, конечно, могут быть получены: $\bar{x}_\mu = 1,054$; $C_{v\mu} = 0,758$; $C_{s\mu} = 1,15$.

Таким образом, сопоставление форм кривых распределения рассматриваемого ряда (19 г. с. 1+50 г. с. 2) на сетках $C_s = 0$ и $C_s = 2$ указывает на наличие в ряду смеси выборок из двух генеральных совокупностей. Выделяя из смеси описанным образом более асимметричную выборку с большей дисперсией, можно оценить ее параметры. Затем, заново переформировав оставшуюся

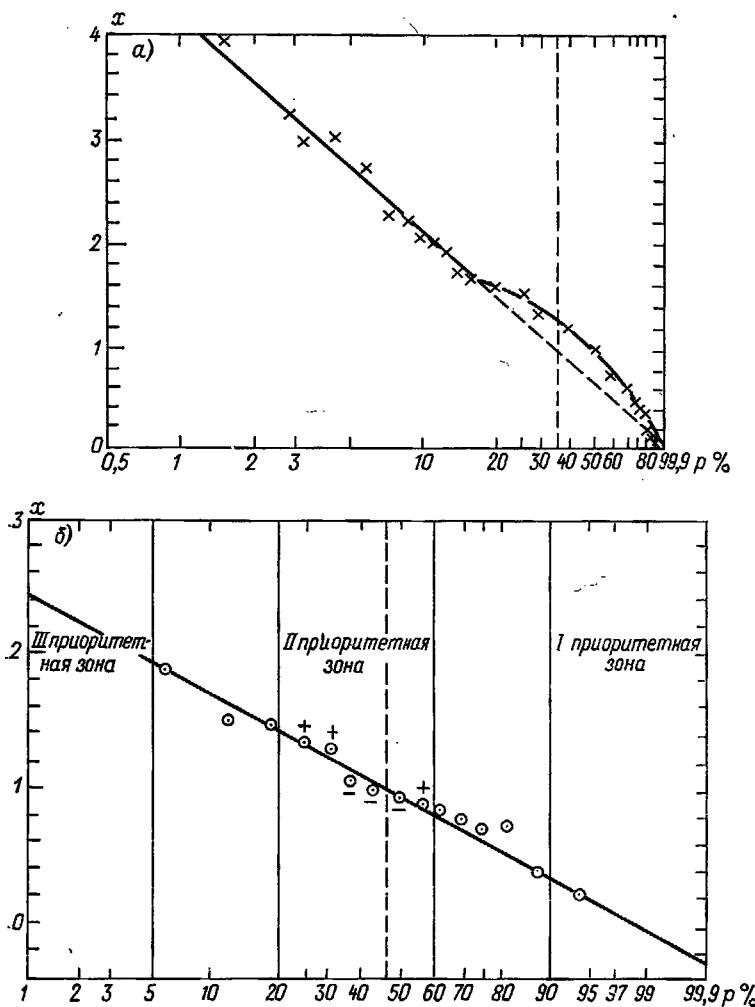


Рис. 5. Смесь выборок из г. с. 1 (19) и г. с. 2 (50) на бумаге Пирсона III типа при $C_s=2$ (а) и выпрямленная эмпирическая кривая распределения нормированных затрат тепла на испарение за январь в Северной Атлантике на вероятностной бумаге Пирсона III типа при $C_s=0,5$, длина ряда наблюдений 15 значений (б).

часть ряда, можно оценить и параметры другой выборки. Выявление в эмпирическом ряду смеси нескольких выборок возможно лишь при условии достаточной длины ряда и достаточной степени отличия друг от друга параметров выборок.

Метод выпрямляющих сеток успешно применялся для оценок параметров распределения рядов максимальных расходов воды рек земного шара [7]; обеспеченностей аномалий осадков [4]; параметров изменчивости составляющих теплового и водного балансов с целью выявления энергоактивных областей в Северной Атлантике по коротким рядам судовых наблюдений (15—18 лет) [8]. Алгоритм реализован на ЕС ЭВМ.

В качестве примера получения суточных оценок по реальным данным приведем эмпирическую кривую распределения нормированных затрат тепла на испарение в январе (LE ккал/см 2), полученную по наблюдениям стационарных судов погоды в Северной Атлантике. Наблюдения проводились в течение 15 лет (1957—1972 гг.). Из рис. 5 б видно, что даже отсутствие эмпирических точек в III приоритетной зоне ($p < 5\%$) позволяет достаточно уверенно провести прямую по точкам I и II приоритетных зон. Отклонения эмпирических точек от теоретической прямой вне приоритетных зон заключает в себе практически только случайную составляющую, и поэтому их не следует учитывать при анализе формы эмпирической кривой распределения.

В заключение следует отметить, что предложенный метод позволяет выбрать гипотезу о типе распределения исследуемой выборки, извлечь из последней всю возможную информацию с помощью анализа формы эмпирической кривой на выпрямляющих сетках. Оценки параметров распределения, получаемые как методом сеток, так и методом наибольшего правдоподобия, более устойчивы [5], чем моментные. Это объясняется введением приоритетных для анализа формы зон обеспеченности, в то время как в методе моментов наибольший вес придается именно крайним членам выборки, для которых велика вероятность появления сверханомальных значений. Очевидна и независимость алгоритма суточных оценок от типа распределения, т. с. его универсальность.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеев Г. А. Определение параметров кривых распределения по трем опорным точкам (квантилям) с проверкой выпрямления кривых на соответствующих клетчатках вероятностей.— Метеорология и гидрология, 1964, № 6, с. 18—26.
2. Блохинов Е. Г. Новые приемы оценки параметров случайных колебаний речного стока по данным многолетних наблюдений.— Труды ГГИ, 1968, вып. 143, с. 134—185.
3. Блохинов Е. Г. Распределение вероятности величин речного стока.— М.: Наука, 1974. 169 с.
4. Гневко Г. Т., Исаев А. А. Данные по климату СССР. Статистические параметры и обеспеченности аномалий температуры воздуха и осадков на ЕТС, в Западной Сибири, Средней Азии и Казахстане за смежные месяцы (май—июнь, июль—август).— Обнинск: ВНИИГМИ МЦД, 1980, с. 15—28, 39—47.

5. Картвелишвили Н. А. Теория вероятностных процессов в гидрологии и регулировании речного стока.—Л.: Гидрометеоиздат, 1967, с. 65.
6. Колосов П. А. Построение выпрямляющих координатных сеток для некоторых типов распределений, применяемых в гидрологии.—Вестник МГУ. Сер. геогр., 1972, № 3, с. 96—100.
7. Колосов П. А. Построение обобщенных кривых обеспеченности максимальных расходов воды рек земного шара с использованием выпрямляющих координатных сеток.—Вестник МГУ. Сер. геогр., 1973, № 1, с. 116—118.
8. Колосов П. А., Нуриахметова Н. Р. Районирование Северной Атлантики по данным о межгодовой изменчивости турбулентных потоков явного и скрытого тенла.—В кн.: Материалы метеорологических исследований. М., 1982, № 6, с. 99—112.
9. Крицкий С. Н., Менкель М. Ф. О подсчете коэффициента асимметрии по методу наибольшего правдоподобия.—Метеорология и гидрология, 1941, № 1, с. 30—42.
10. Соколовский Д. Л. Речной сток.—Л.: Гидрометеоиздат, 1968, с. 72—73, 525—528.

ASSESSMENT METHOD FOR PROBABILITY DISTRIBUTION CURVE BY SHORT-PERIOD CLIMATIC OBSERVATIONS

P. A. Kolossov, A. A. Lisseyev

*Natural Environment and Climate Monitoring Laboratory,
USSR State Committee for Hydrometeorology and Control
of Natural Environment/USSR Academy of Sciences*

The method to obtain unbiased choice assessments of the distribution parameters resistant to occurrence of superabnormal random values is stated. The method is based on the use of the networks of coordinates rectifying theoretical distribution curves of Pearson III type. It has been realized on the EC computer. The results of numerical experiment are presented, and method application to the series of 15—18 observed indications of the random value is described.

ОБ ОДНОМ МЕТОДЕ МАТЕМАТИЧЕСКОЙ ОБРАБОТКИ ЭКОТОКСИКОЛОГИЧЕСКИХ ДАННЫХ

И. М. Кунина, С. М. Семенов

*Лаборатория мониторинга природной среды
и климата Госкомгидромета и АН СССР*

При обработке массивов экотоксикологической информации часто возникает задача поиска зависимостей доза—ответная реакция. Например, при изучении воздействия загрязняющих атмосферу веществ — окислов серы и азота, озона и др., — на растения обычно делается попытка связать время экспозиций (t) и действующие концентрации (c_1, \dots, c_n) с возникающим эффектом (E) — изменением фотосинтеза, прироста или же с какими-либо другими показателями изменения состояния растения:

$$E = E(c_1, \dots, c_n; t).$$

Решение этой задачи сталкивается, как правило, с серьезными трудностями, поскольку даже при изучении эффектов воздействия одного агента и при фиксированном времени экспозиции искомую зависимость

$$E = f(c)$$

очень сложно выявить на фоне всей совокупности «помех»: ошибок измерения, неодинаковости прочих условий опыта, межвидовой и даже межклональной изменчивости чувствительности растений к воздействующему агенту. Для иллюстрации этого мы приводим на рис. 1 экспериментальные данные об эффекте воздействия озона на некоторые виды деревьев. Здесь $E = -1/t \ln B/B_0$, где t — время воздействия (ч), B_0 и B — конечные биомассы растений в контроле и в опыте соответственно, а c — концентрация озона [2].

Сталкиваясь с подобной сильнейшей изменчивостью результатов опытов, различные авторы пытаются «отфильтровать шум» с помощью некоторой априорной модели типа

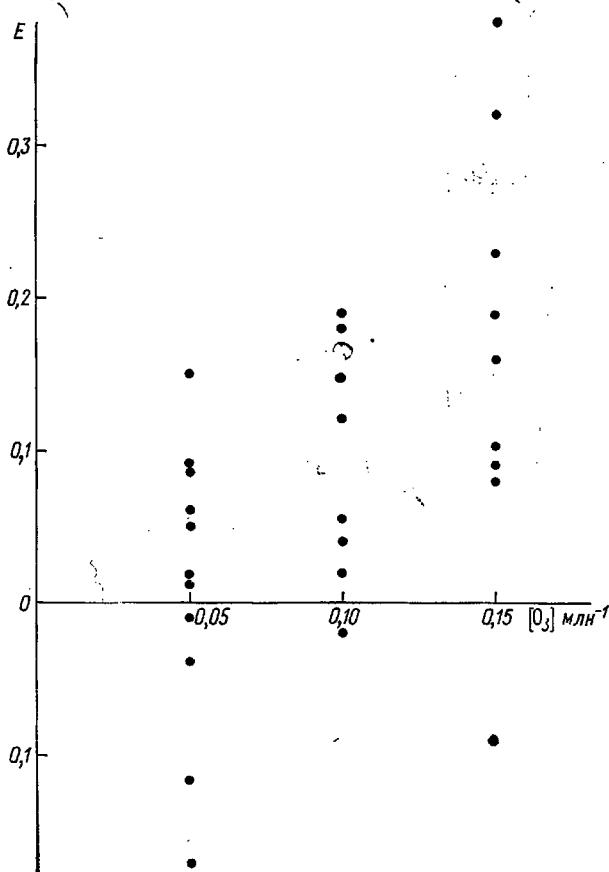
$$E = f(c) + \Delta_c,$$

где в качестве $f(c)$ выбирается некоторая «теоретическая» зависимость — линейная, степенная или какая-либо иная, а Δ_c трактуется как случайное отклонение [1].

По нашему мнению, при отсутствии какой-либо априорной информации выбор той или иной параметрической зависимости лишен оснований и лишь технически осложняет анализ данных. Поэтому мы предлагаем следующий достаточно общий подход к решению подобных задач.

В довольно широком классе случаев можно полагать, что $f(c)$ есть монотонная функция концентрации (убывающая или возрастающая). Исходная информация, как правило, имеет вид: $c^1 \leqslant c^2 \leqslant \dots \leqslant c^N$ — изученные концентрации; $E_{1n_1}, \dots, E_{Nn_N}$ — ре-

зультаты измерения эффекта в опыте с концентрацией c^i , $i = 1, \dots, N$. Для получения оценок истинных значений эффекта E^1, \dots, E^N , соответствующих концентрациям c^1, \dots, c^N , можно ис-



Ниже мы приведем решения этой простой задачи, поскольку оно имеет очень наглядную графическую реализацию, которую можно рекомендовать практикам-токсикологам.

Поскольку множество $M_N = \{E/E^1 \leq \dots \leq E^N\}$ есть выпуклое замкнутое подмножество арифметического N -мерного пространства, то положительно определенная квадратичная форма $G(E)$ имеет на M_N точку абсолютного минимума и только одну. Обозначим ее через f .

Далее обозначим через $m_1, \dots, m_k, k \leq N$ такие числа из набора $(1, 2, \dots, N)$, что $m_1 < m_2 < \dots < m_k = N$, а значения f^i не меняются при изменении индекса i в пределах каждого из подмножеств $I_1 = \{1, \dots, m_1\}$, $I_2 = \{m_1 + 1, \dots, m_2\}$, ..., $I_k = \{m_{k-1} + 1, \dots, m_k\}$, причем на различных подмножествах значения f^i попарно различны и равны f_1, f_2, \dots, f_k соответственно, $f_1 < f_2 < \dots < f_k$.

Пусть i — такой индекс, что $1 \leq i \leq k$, и $h = (h^1, \dots, h^N)$ удовлетворяет условию

$$h^j = \begin{cases} 1, & j \in I_i \\ 0, & j \notin I_i. \end{cases}$$

Тогда для малых u точка $(f + uh) \in M_N$. Следовательно, $[G(f + uh)]_u^1 = 0$, что приводит к равенству

$$f_i = \left(\sum_{s \in I_i} \sum_{l=1}^{n_s} E_{sl} \right) / \left(\sum_{r \in I_i} n_r \right). \quad (1)$$

Далее пусть $m \in I_i$ и $m < m_i$. Положим

$$h^j = \begin{cases} 0, & j \in I_i, \\ -1, & j \leq m, \quad j \in I_i, \\ 0, & j > m, \quad j \in I_i. \end{cases}$$

Тогда для малых $u > 0$ точка $(f + uh) \in M_N$. Следовательно, $[G(f + uh)]_u^1 \leq 0$, что приводит к неравенству

$$f_i \leq \left(\sum_{\substack{s \in I_i \\ s \leq m}} \sum_{l=1}^{n_s} E_{sl} \right) / \left(\sum_{\substack{r \in I_i \\ r \leq m}} n_r \right). \quad (2)$$

Условия (1) и (2) справедливы для любого i , $1 \leq i \leq k$. Воспользуемся теперь этим условием для нахождения подмножеств I_1, \dots, I_k и значений f_1, \dots, f_k .

Рассмотрим на плоскости R^2 множество точек

$$W^\alpha = (A^\alpha, B^\alpha), \quad \alpha = 0, 1, \dots, N$$

с координатами $A^0 = 0, B^0 = 0$ и для $\alpha > 0$

$$A^\alpha = \sum_{r \leq \alpha} n_r,$$

$$B^\alpha = \sum_{s \leq \alpha} \sum_{l=1}^{n_s} E_{sl}. \quad (3)$$

Далее рассмотрим для $A \geq 0$, функцию $f(A)$, задаваемую условиями $f(A) = f_i$ на $(A^{m_{i-1}}, A^{m_i})$ для любого $i=1, \dots, k$, а также функцию $F(A)$, определяемую формулой

$$F(A) = \int_0^A f(\xi) d\xi.$$

Легко видеть, что $F(A^\alpha) = B^\alpha$ при $\alpha=0, m_1, \dots, m_k$. Действительно $F(A^0) = F(0) = 0 = B^\alpha$ по определению. Далее для всех $i=1, \dots, k$.

$$\begin{aligned} F(A^{m_i}) &= \int_0^{A^{m_i}} f(\xi) d\xi = \sum_{i'=1}^i f_{i'} (A^{m_{i'}} - A^{m_{i'}-1}) = \\ &= \sum_{i'=1}^i f_{i'} \sum_{s \in I_{i'}} n_s = \sum_{i'=1}^i \sum_{s \in I_{i'}} \sum_{l=1}^{n_s} E_{sl} = B^{m_i} \end{aligned}$$

в силу соотношения (1).

Пусть теперь $m_{i-1} < \alpha < m_i$ при некотором i , $1 \leq i \leq k$ (здесь далее $m_0=0$). Тогда

$$\begin{aligned} F(A^\alpha) &= \int_0^{A^\alpha} f(\xi) d\xi = \int_0^{A^{m_{i-1}}} f(\xi) d\xi + \int_{A^{m_{i-1}}}^{A^\alpha} f(\xi) d\xi = \\ &= B^{m_{i-1}} + f_i (A^\alpha - A^{m_{i-1}}) = B^{m_{i-1}} + f_i \sum_{\substack{s \in I_i \\ s \leq \alpha}} n_s \leq \\ &\leq B^{m_{i-1}} + \sum_{s \in I_i} \sum_{\substack{l=1 \\ s \leq \alpha}}^{n_s} E_{sl} = B^\alpha \end{aligned}$$

в силу соотношения (2).

Таким образом, вершины ломаной линии L , являющейся на отрезке $[0, A^N]$ графиком кусочно-линейной функции $F(A)$, принадлежат множеству точек $\{W^\alpha\}_{\alpha=1}^N$ на плоскости R^2 , причем все точки этого множества расположены не ниже упомянутого графика L .

Последнее соображение и дает «рецепт» для графического решения задачи, который сводится к следующей последовательности операций (рис. 2):

- вычисление A^α и B^α для $\alpha=0, 1, \dots, N$ по исходной информации по формулам (3);
- нанесение точек $W^\alpha = (A^\alpha, B^\alpha)$, $\alpha=0, 1, \dots, N$ на плоскость R^2 (A — абсцисса, B — ордината);

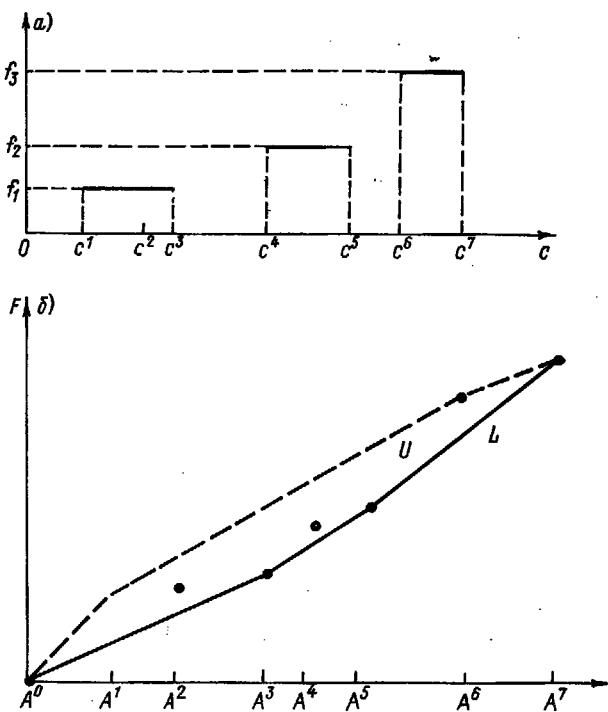


Рис. 2. Построение точек $W\alpha$ на плоскости (а) и получение оценок значений эффекта f_i ($E=F'(A)$) на соответствующих интервалах (б).

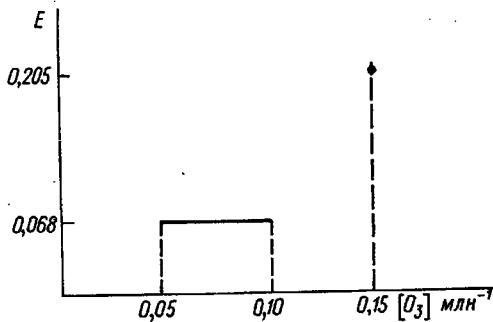


Рис. 3. Результаты обработки данных, представленных на рис. 1.

— построение выпуклой оболочки множества точек $\{W^\alpha\}_{\alpha=0}^N$ — наименьшего выпуклого многоугольника U , содержащего это множество точек;

— установление номеров вершин $m_1 < m_2 < \dots < m_{k-1} < m_k = N$ ломаной линии L — «нижней» границы упомянутого многоугольника, соединяющей точки W^0 и W^N .

Эти номера m_1, \dots, m_k — искомые. Соответствующие значения f_i вычисляются по формуле

$$f_i = \frac{B^{m_i} - B^{m_{i-1}}}{A^{m_i} - A^{m_{i-1}}}.$$

Результаты обработки данных, представленных на рис. 1, которую мы привели с иллюстративными целями, даны на рис. 3.

В заключение отметим, что рассмотренный выше метод перспективен также для обработки дендрометрических данных. Отметим также, что заменяя упорядоченную и развивая для этого случая тот же подход, можно решать задачу об эффекте воздействия нескольких токсических агентов.

Авторы выражают благодарность Ф. Н. Семевскому за внимание к работе и плодотворные обсуждения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Салиев А. В. Использование гиперболических зависимостей для оценки действия атмосферных поллютантов на растения.— В сб.: Проблемы экологического мониторинга и моделирование экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1985, т. 7, С. 274—287.
2. Kress L. W., Skelly J. M. Response of several eastern forest tree species to chronic doses of ozone and nitrogen dioxide.— Plant. Dis., 1982, vol. 66, N 12, p. 1149—1152.

ON A METHOD OF MATHEMATICAL PROCESSING OF ECOTOXICOLOGICAL DATA

I. M. Kunina, S. M. Semenov

*Natural Environment and Climate Monitoring Laboratory,
USSR State Committee for Hydrometeorology and Control
of Natural Environment/USSR Academy of Sciences*

The reported schematic technique of solving the problem of estimating monotone dose-effect function for ecotoxicological data file is applied to processing data on ozone effect on woody plants.

ОПТИМАЛЬНЫЙ ОНТОГЕНЕЗ РАСТЕНИЯ С УЧЕТОМ ЗАЩИТЫ И КОНКУРЕНЦИИ

М. Д. Корзухин, М. Т. Тер-Микаэлян

*Лаборатория мониторинга природной среды
и климата Госкомгидромета и АН СССР*

В этой работе мы продолжим формулировку и исследование дискретных моделей онтогенеза растения [7, 19], программа развития которого строится исходя из условия максимума плодовитости в течение жизни особи. По сравнению с имеющимися моделями (короткий обзор см. ниже) нами в постановку задачи введено конкурентное влияние со стороны других особей и трата особью ресурса на защиту. Последнее связывает задачу об онтогенезе особи с задачей о популяционной динамике.

Наблюдаемый сейчас онтогенез дерева — результат действия эволюционно сформировавшегося генотипа. Восстановить список, частоту и интенсивность факторов, действовавших в период активного формирования ныне наблюдаемого онтогенеза, вряд ли возможно. Реальный путь изучения онтогенеза и его изменений в различных условиях — выдвижение гипотез об этих факторах, построение и сравнение с объектом получающихся моделей. Факторы, предполагаемое действие которых мы испытываем в этой модели, — качество местообитания (обобщенный ресурс особи) и плотность популяции.

1. Задача об оптимальном онтогенезе (жизненной стратегии) растения или животного не нова, и из имеющейся обширной литературы мы остановимся на работах, содержащих модели, наиболее близкие к предлагаемой нами.

Объект исследования — долгоживущее растение (дерево), которое распределяет доступные ему ресурсы на ряд жизненных функций (рост различных органов, адаптация к изменяющимся условиям среды, защита от факторов смертности). С биологической точки зрения задача распределения подробно обсуждается в [17]. Возможны два принципиально различных модельных подхода к описанию развития дерева — построение оптимизационных и неоптимизационных («механистических») моделей. Основным достоинством последних является большая простота исследования, расчетов и сравнения с данными. Достоинство первых — большая биологическая обоснованность и целостное рассмотрение организма, дающее возможность описать одно из важнейших его свойств — способность к адаптационным перестройкам. Из принципов оптимизации обычно используются (в различных модификациях) два — максимизация продуктивности (прироста биомассы) [5, 11, 13, 15, 16, 18, 22] и максимизация числа потомков или скорости роста популяции [1, 2, 7, 19, 22, 23, 26]. Второй принцип эволюционно наиболее обоснован [17, 19, 24, 25]. Основные предложенные варианты постановки задачи оптимального онтогенеза таковы.

Распределение ресурса на рост и плодовитость для растения рассматривалось в [1, 2, 7, 22]. В [23] искалась кривая роста животного, максимизирующая плодовитость, с учетом смертности, т. е. фактически искался баланс затрат на рост и защиту. Конкуренция растений учтена только в [7], но плотность являлась задаваемым параметром, а не динамической переменной. В [19] (модель на с. 190) впервые получена неступенчатая стратегия размножения за счет стохастического механизма — введена вероятность гибели семян на каждом шаге онтогенеза. Она же получена в [22], но с использованием двух, причем точечных, а не интегральных принципов оптимизации. Во всех остальных работах получены ступенчатые стратегии размножения. В [15, 16, 18] искалось соот-

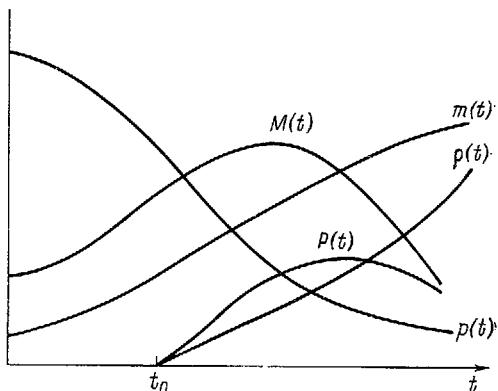


Рис. 1. Обычно наблюдаемое поведение ряда величин, описывающих одновозрастную популяцию деревьев.

t — возраст; $m(t)$ — биомасса особи; $M(t)$ — биомасса популяции; $p(t)$ — биомасса семян, производимых особью; $P(t)$ — популяций; $p(t)$ — вероятность дожития до возраста t ; t_0 — возраст начала плодоношения.

ношение роста органов растения, максимизирующее прирост биомассы на следующем шаге; получены плавные кривые хода роста.

Кривая выживаемости с помощью моделей оптимального онтогенеза дерева в доступных нам работах не искалась. Оптимальное соотношение роста и защиты для абстрактного однолетнего организма, но с произвольным числом факторов смертности получено в [19].

Особняком стоят работы [5, 11, 13], в которых оптимизируется продуктивность растительного покрова как целого, без выделения отдельных особей.

2. Предпринимая попытку построения модели оптимального роста дерева, мы прежде всего хотели получить основные, хотя бы качественные, закономерности такого роста (рис. 1): плавный рост биомассы $m(t)$ дерева с выходом на некоторое максимальное значение; наблюдаемую кривую размножения $p(t)$ — отсутствие плодоношения до некоторого возраста t_0 и увеличение его до конца жизни; уменьшение t_0 при улучшении экологических условий и увеличение t_0 при увеличении плотности популяции; наблюдаемую в одновозрастных посадках вероятность дожития до возраста t — $p(t)$, которая пропорциональна текущей численности $n(t)$. Поскольку в предлагаемой модели за счет переменной $n(t)$

фактически рассматривается и популяционная динамика, желательно также описать поведение основных переменных популяционного уровня. В нашем случае двух переменных, описывающих состояние дерева — $m(t)$, $\rho(t)$, такие переменные — биомасса особей и семян единицы площади $M(t) = m(t)n(t)$, $P(t) = \rho(t)n(t)$. Они обычно ведут себя немонотонно (рис. 1). Подробнее поведение переменных одновозрастной популяции деревьев обсуждалось в [8].

3. Переходим к формулировке общей модели. Рассмотрим популяцию, состоящую из n одинаковых особей, которые проходят цикл онтогенеза от семени до особи с максимальным временем жизни N . Считаем, что особи конкурируют за один ресурс; его максимальное количество, доступное единице поглощающей поверхности особи, равно a^{\max} , реальное количество $a \leq a^{\max}$. Скорость неттофотосинтеза равна F . Считаем, что семена, произведенные в ходе онтогенеза, дегенерируют до конца жизни основного поколения. Таким образом, популяция все время одновозрастна и численность ее только убывает. Берем простейший случай описания динамики особи одной переменной — биомассой m_i в дискретные моменты $i=1, \dots, N$. Для учета затрат особи на защиту введем динамическую переменную p_i , равную вероятности дожития до возраста i ; очевидно, $p_i = n_i/n_1$, где n_i — численность популяции в возрасте i . Пусть особь тратит долю α_i фотосинтеза F на защиту, долю β_i — на рост биомассы и долю γ_i — на размножение, $\alpha_i + \beta_i + \gamma_i = 1$. Эти доли, согласно принципу оптимальности, находятся из условия максимума числа семян, произведенных особью за жизнь

$$R = \sum_{i=1}^N \rho(m_i, \gamma_i F) p_i, \quad (1)$$

где ρ — число семян, произведенных на шаге i особью с биомассой m_i при ресурсе, идущем на размножение, равном $\gamma_i F$.

Обсудим вид уравнений, описывающих динамику роста и численности (или вероятности дожития). Первое из них получается, как обычно, из баланса органического вещества для особи

$$m_{i+1} = m_i + \beta_i F(m_i, a) - b(m_i), \quad (2)$$

где F — скорость фотосинтеза при данной биомассе m_i и ресурсе a ; b — затраты органического вещества на дыхание. Уравнение (2) в различных модификациях многократно использовалось в моделях роста [4, 12, 14, 15, 18, 20].

Вид зависимости выживаемости V от ресурса и параметров особи в уравнении динамики численности

$$n_{i+1} = V n_i \quad (3)$$

известен с гораздо меньшей определенностью, чем вид F в (2). Неясно, например, зависит ли V только от текущего состояния особи или от какого-то отрезка траектории роста. Последнее вводит в функцию выживаемости элемент «памяти» и физиологически вполне возможно. Ниже мы примем простейшую гипотезу об от-

существии «памяти». Не исключена также зависимость V от биомассы особи, но из-за отсутствия явных указаний на возможный вид $V(m)$ мы не будем ее использовать.

Согласно современной теории выживаемости [19], последняя зависит от давления фактора смертности ω и ресурса r , выделяемого особью на защиту (мы берем однофакторный случай), $V = V(\omega, r)$, причем V является вогнутой функцией r . В дальнейшем будем считать давление фактора ω постоянным. Воспользуемся одним из возможных способов введения ресурса [8], а именно возьмем

$$r = aF[m, a(n)]F^{\max}, \quad (4)$$

где F — фотосинтез особи; α — доля его продукции, выделяемая на защиту; $a(n)$ — экологический ресурс, зависящий от плотности популяции n ; $F^{\max} = F[m, a^{\max}]$ — максимально достижимая скорость фотосинтеза; $a^{\max} = a(0)$. Примем, что при максимальном ресурсе, выделенном на защиту ($\alpha = 1$, $F = F^{\max}$), выживаемость максимальна, т. е. особь защищена полностью, $V(r=1) = 1$.

Обсудим варианты введения популяционной плотности в список факторов, действовавших в период активного формирования ныне наблюдаемого генотипа особи. Рассмотрим одновозрастную популяцию.

Судя по наблюдаемой сейчас динамике boreальных лесов, среди экзогенных нарушений большую часть занимают такие, которые практически полностью уничтожают исходный древостой (пожары, ветровалы, фитофаги). В этом случае происходит интенсивное заселение освободившейся территории с образованием близкого к одновозрастному «пакета» пионерных особей [3, 6], сильно взаимодействующих друг с другом и не зависящих от молодых особей меньшего размера. Возможны следующие постановки задачи.

Можно принять, что особь формировалась при различных начальных плотностях популяции $n^i(1)$, встречавшихся с частотой π^i (i — вариант начальных условий). В этом случае максимизировалась величина

$$R = \sum_i \pi^i \sum_k \rho_k[n^i(1)], \quad (5)$$

где ρ_k — число семян, произведенных в возрасте k .

Можно принять, что особь формировалась при одной (или группе близких по значению) начальной плотности $n^*(1)$, что приведет к частному случаю задачи (5). Поведение особи при начальных плотностях $n(1) \neq n^*(1)$ неоптимально.

Можно принять, что особь формировалась при различных начальных плотностях и что она оптимально приспособлена к каждой из них. С формальной точки зрения последние две задачи совпадают и сводятся к максимизации величины

$$R = \sum_k \rho_k[n(1)]. \quad (6)$$

В дальнейшем остановимся на простейшей из задач (6).

Перед тем как привести окончательный вид модели, удобно вместо полного фотосинтеза особи F ввести удельный (на 1 см^2) фотосинтез f , а также поглощающую поверхность особи S , так что

$$F = Sf(S, a).$$

Зависимость $S(m)$ можно взять в виде $S \sim m^\delta$, $\delta < 1$ [10]. (Вид функции $f(S, a)$ обсуждался нами в [8]; зависимость $f(S)$ возникает из-за эффектов типа самозатенения кроны).

Приведем общий вид предлагаемой модели:

$$n_{i+1} = V \left[\frac{\alpha_i f(a)}{f^{\max}(a)} \right] n_i; \quad (7)$$

$$m_{i+1} = m_i + \beta_i S(m_i) f(a) - b(m_i); \quad (8)$$

$$R = \frac{1}{n_i} \sum_i^N \rho [\gamma_i S(m_i) f(a), m_i] n_i \Rightarrow \max; \quad (9)$$

$$\alpha_i + \beta_i + \gamma_i = 1,$$

где $a = a(m_i, n_i)$ — количество ресурса, доступное особи в популяции из n_i особей с биомассой m_i ; $S(m_i)$ — поглощающая поверхность особи. Неизвестными являются управляющие параметры (α, β, γ), максимизирующие выражение (9).

Выпишем частный случай модели (7)–(9), который был исследован в работе (частично аналитически, частично численно). Было предположено следующее: удельный фотосинтез f не зависит от поглощающей поверхности S (нет эффекта самозатенения); доступный особи ресурс экспоненциально зависит от произведения $S n$ (модель конкуренции, развитая в [9]); поглощающая поверхность $S \sim m$ (упрощенный вариант с $\delta = 1$ для облегчения исследования); выживаемость V линейна по своему аргументу и, особь может полностью защититься от действия среды, т. е.

$$V = u + (1 - u) \alpha_i;$$

считаем, что затраты на дыхание пропорциональны полному фотосинтезу, т. е. в (8) $b \sim Sf$; число семян, произведенных на одном шаге, пропорционально полному фотосинтезу, т. е. ρ в (9) линейно по своему аргументу; удельный фотосинтез f пропорционален ресурсу (для уменьшения числа параметров). В результате имеем

$$n_{i+1} = [u + (1 - u) \alpha_i] n_i; \quad (10)$$

$$m_{i+1} = m_i + \beta_i m_i a e^{-\lambda m_i n_i}; \quad (11)$$

$$R = \frac{1}{n_i} \sum_{i=1}^N \gamma_i m_i a e^{-\lambda m_i n_i} n_i \Rightarrow \max; \quad (12)$$

$$\alpha_i + \beta_i + \gamma_i = 1.$$

Параметр u , равный выживаемости при отсутствии защиты, имеет смысл меры благоприятности среды для особи с точки зрения выживаемости.

4. Аналитически был рассмотрен частный случай этой задачи, описывающий развитие особи без конкуренции, т. е. случай роста отдельной особи:

$$n_{i+1} = [u + (1 - u) \alpha_i] n_i; \quad (13)$$

$$m_{i+1} = m_i + \beta_i a m_i; \quad (14)$$

$$R = \frac{1}{n_1} \sum_{i=1}^N \gamma_i a m_i n_i \Rightarrow \max; \quad (15)$$

$$\alpha_i + \beta_i + \gamma_i = 1.$$

Здесь можно считать a абстрактным параметром, зависящим от конкретного экологического фактора (например, гиперболически от света). Дискретный предшественник этой модели [19] получается в случае максимально благоприятной среды, $u=1$, при которой $n_i = n_1$.

Исследуем стратегии оптимального развития особи на плоскости параметров (a, u) , рассматривая, как обычно, R последовательно как функцию $(\alpha_N, \beta_N), \dots, (\alpha_{N-k}, \beta_{N-k}), \dots, (\alpha_1, \beta_1)$, где $k = 1, \dots, N-1$ — шаги максимизации. Значения α, β, γ , доставляющие максимум R , будем обозначать верхним индексом. На каждом шаге максимизации $k R(\alpha_{N-k}, \beta_{N-k})$ является квадратичной функцией этих переменных вида

$$R(\alpha_{N-k}, \beta_{N-k}) = R_{N-k-1} + c_{0N-k} + c_{1N-k} \alpha_{N-k} + c_{2N-k} \beta_{N-k} + c_{3N-k} \alpha_{N-k} \beta_{N-k}, \quad (16)$$

где R_{N-k-1} — слагаемые R , зависящие от α, β с индексами, меньшими, чем $N-k$. Из вида правых частей (13), (14) следует, что всегда $c_{3N-k} > 0$; вид коэффициентов c_{ij} определяется тем, при каких значениях α, β достигался максимум R на предыдущих шагах максимизации.

Поскольку функция (16) рассматривается на треугольнике

$$\alpha_{N-k} \geq 0, \quad \beta_{N-k} \geq 0, \quad \alpha_{N-k} + \beta_{N-k} \leq 1,$$

из $c_{3N-k} > 0$ следует, что искомый максимум может достигаться или при

$$\alpha^{N-k} = 0, \quad \beta^{N-k} = 0,$$

или в какой-то точке гипotenузы

$$\alpha^{N-k} + \beta^{N-k} = 1. \quad (17)$$

Обозначим эти локальные максимумы через R_k^{00}, R_k^{11} соответственно.

Очевидно, что $\gamma^N = 1, \alpha^N = \beta^N = 0$. Последовательная максимизация функций вида (16) от $k=1$ до $k=N-1$, технические

детали которой очевидны и здесь не приводятся, дает следующие результаты.

Обозначим через α_{N-k}^* , β_{N-k}^* значения α_{N-k} , β_{N-k} , при которых обращаются в нуль производные $\partial R/\partial\beta_{N-k}$, $\partial R/\partial\alpha_{N-k}$ соответственно.

Пусть на шагах максимизации $i=1, \dots, k-1$ максимум R находился в $(\alpha^{N-i}, \beta^{N-i})=0$. Тогда уравнение

$$au^{k+1} - (a+1)u + 1 = 0 \quad (18)$$

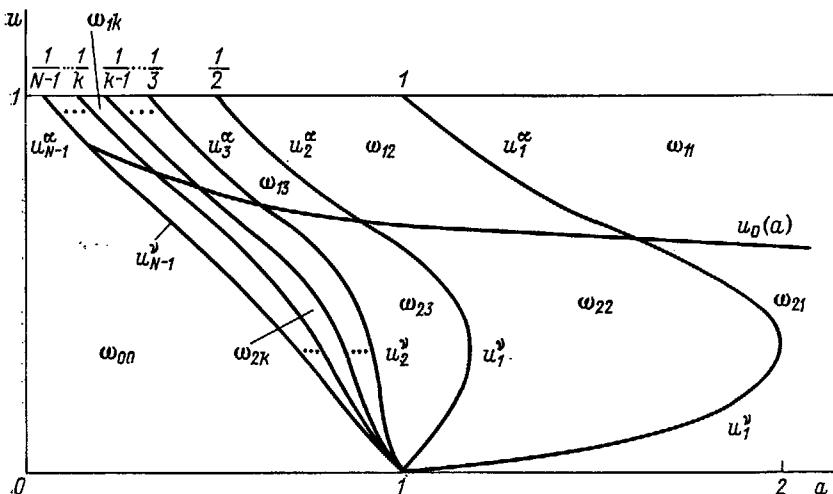


Рис. 2. Разбиение плоскости параметров модели (13)–(15) (a , u) на области ω_{jl} с различными стратегиями онтогенеза.

Уравнения бифуркационных кривых и найденные стратегии см. в тексте.

задает кривую $u_k^\alpha(a)$, на которой на шаге максимизации k впервые становится $\alpha_{N-k}(u, a)=0$ (бывшее до этого больше нуля). Можно показать, что на шаге k $\beta_{N-k}^*(u, a)$ всегда ≥ 1 .

Уравнение

$$u_0(a) = (1+a)/(1+2a) \quad (19)$$

задает кривую, на которой локальный максимум R_k^{11} расположен в точке $\alpha^{N-k}=0$, $\beta^{N-k}=1$. Точки пересечения кривых $u_k^\alpha(a)$ и кривой (19) даются уравнением (19), и

$$u^{k+1} + u - 1 = 0.$$

Ниже $u_0(a)$ и выше прямой $u=1-a$ этот максимум расположен в положительном квадранте, выше — при $\alpha_{N-k}<0$, $\beta_{N-k}>1$. Обозначим область существования этого максимума на плоскости (a, u) при положительных $(\alpha, \beta)_{N-k}$ через ω_2 ($\omega_2=\cup\omega_{2,k}$).

На $k=1$ шаге максимизации локальный максимум R_k^{00} ниже кривой (19) существует всегда. Локальный максимум R_k^{11} появляется на шаге $1 \leq k \leq N-1$.

Как нетрудно показать, задача сравнения R_k^{00} и R_k^{11} сводится к установлению знака неравенства в выражении

$$A_k(a, u) = \frac{1-u^k}{1-u} [q(a, u) - u] - 1 \geq 0, \quad (20)$$

где

$$q(a, u) = u(1+a) + \frac{(1+a-u-2au)^2}{4a(1-u)}.$$

Знаку $A_k < 0$ соответствует $R_k^{11} < R_k^{00}$ и наоборот. Кривые $u_k^\alpha(a)$ полученные из $A_k(a, u) = 0$, приведены на рис. 2.

Построенные с помощью приведенных бифуркационных кривых (18) — (20) стратегии онтогенеза таковы (рис. 2).

1. В области ω^{00} , ограниченной сверху кривыми $u_{N-1}^\alpha(a)$, $u_{N-1}^\gamma(a)$, которые при больших N близки к прямой $u=1-a$, реализуется вырожденная стратегия

$$(a, \beta)^1 = \dots = (a, \beta)^N = 0; \quad \gamma^1 = \dots = \gamma^N = 1, \quad (21)$$

которой соответствует значение функционала (15)

$$R_1^{\max} = am_1 \frac{1-u^N}{1-u}. \quad (22)$$

2. В семействе областей ω_{1k} , ограниченных по бокам отрезками кривых $u_k^\alpha(a)$, $u_{k-1}^\alpha(a)$ и снизу — отрезком кривой (19), реализуются стратегии

$$\alpha^1 = \dots = \alpha^N = 0;$$

$$\beta^1 = \dots = \beta^{N-k} = 1, \quad \beta^{N-k+1} = \dots = \beta^N = 0;$$

$$\gamma^1 = \dots = \gamma^{N-k} = 0, \quad \gamma^{N-k+1} = \dots = \gamma^N = 1, \quad (23)$$

которым соответствует значение функционала (15)

$$R_2^{\max} = am_1 [u(1+a)]^{N-k} \frac{1-u^k}{1-u}. \quad (24)$$

При $u=1$ получаем стратегии, найденные в модели рост—плодовитость [19].

3. В семействе областей ω_{2k} , ограниченных по бокам отрезками

кривых $u_k^v(a)$, $u_{k-1}^v(a)$ и сверху — отрезком кривой (19), реализуются стратегии

$$\begin{aligned}\alpha^1 &= \dots = \alpha^{N-k} = \alpha^{\max}, \quad \alpha^{N-k+1} = \dots = \alpha^N = 0; \\ \beta^1 &= \dots = \beta^{N-k} = \beta^{\max}, \quad \beta^{N-k+1} = \dots = \beta^N = 0; \\ \gamma^1 &= \dots = \gamma^{N-k} = 0, \quad \gamma^{N-k+1} = \dots = \gamma^N = 1,\end{aligned}\quad (25)$$

где $\alpha^{\max} + \beta^{\max} = 1$ и

$$\alpha^{\max} = \frac{1 + a - u - 2au}{2a(1-u)}.$$

При этом значения функционала

$$R_3^{\max} = am_1 q(a, u)^{N-k} \frac{1 - u^k}{1 - u}. \quad (26)$$

Как видим, все стратегии размножения носят ступенчатый характер: $\gamma^i = 0$ сменяется сразу на $\gamma^{i+1} = 1$ (кроме вырожденной стратегии (21)). Рост всегда экспоненциален: $\beta = 1$ или $\beta = \beta^{\max} < 1$; динамика численности экспоненциальна (стратегии (21), (23)) — $n_{i+1} = un_i$ или «двуихэкспоненциальна» (стратегия (25))

$$\begin{aligned}n_{i+1} &= [u + (1 - u) \alpha^{\max}] n_i, \quad i \leq N - k; \\ n_{i+1} &= un_i, \quad i > N - k.\end{aligned}$$

Полученные стратегии онтогенеза качественно понятны. При больших u (семейство областей $\omega_{1,k}$) особь не тратит ресурс на защиту ($\alpha^k = 0$), какую-то часть времени жизни растет, а в остальную — размножается, накопив определенную биомассу. Самая благоприятная область — ω_{11} , где особь растет $N - 1$ шагов и размножается на N -ом шаге. При меньших u (семейство областей $\omega_{2,k}$) часть ресурса какое-то время выделяется на защиту и на рост, а затем — снова только на размножение. В ресурсно бедных (малые a) и жизненно суровых (малые u) условиях (область ω_{00}) осуществляется «эфемероидная» стратегия — особь размножается сразу.

5. Численно был исследован случай онтогенеза в условиях конкуренции — модель (10) — (12). В отличие от линейной модели (13) — (15), в задаче появляются два новых параметра — коэффициент интенсивности конкуренции λ и начальная численность n_1 . Однако масштабная замена $\lambda n_i = s_i$ убирает зависимость от λ и мы можем варьировать λ при постоянном n_1 . При счете было выбрано $n_1 = 10^4$ и $N = 10$. Стратегии искались на плоскости (a, u) при $\lambda = 10^{-4}; 3,16 \cdot 10^{-4}; 10^{-3}; 3,16 \cdot 10^{-3}$.

Основной обнаруженный эффект — возникновение «размазанных» стратегий размножения, в отличие от ступенчатых стратегий линейной модели. Общий характер поведения таков: стратегии γ^k перестают быть ступенчатыми при росте a , u , λ , причем растет число шагов с $\gamma^k \neq 0, 1$. Это поведение обнаружено только при

достаточно больших u , когда все $\alpha^k = 0$. Таким образом, к стратегиям линейной модели добавилась стратегия

$$\begin{aligned} \alpha^1 &= \dots = \alpha^N = 0; \\ \beta^1 &= \dots = \beta^i = 1; \quad \beta^{i+1}, \dots, \beta^j \neq 0; \quad \beta^{j+1} = \dots = \beta^N = 0; \\ \gamma^1 &= \dots = \gamma^i = 0; \quad \gamma^{i+1}, \dots, \gamma^j \neq 0; \quad \gamma^{j+1} = \dots = \gamma^N = 1. \end{aligned} \quad (27)$$

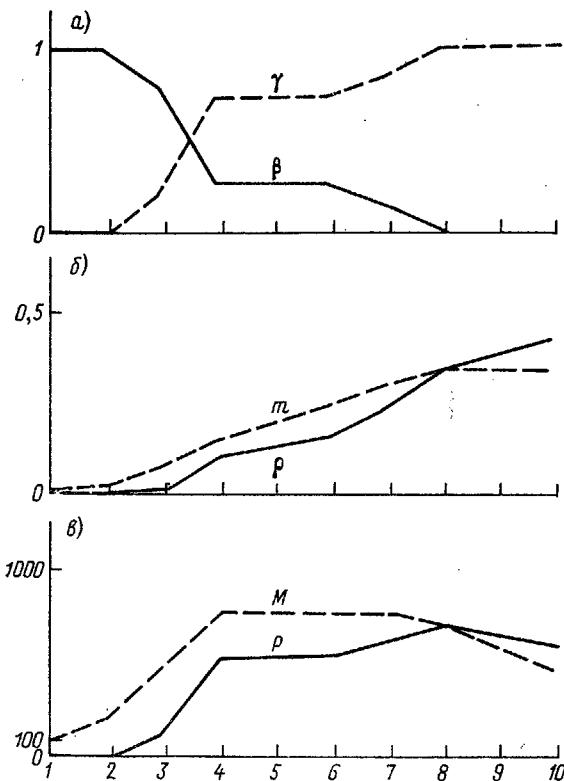


Рис. 3. Численное решение задачи (10)–(12) для значений параметров $u=0,8$, $a=1,0$, $\lambda=10^{-8}$, $n_1=10^4$, $N=10$.

Обозначения совпадают с использованными в (10)–(12) и на рис. 1. Ввиду $\alpha^k=0$ динамика численности n_k экспоненциальна и не приводится.

Пример стратегии приведен на рис. 3 а, а соответствующая динамика биомассы и плодовитости особи — на рис. 3 б.

Более тонкий эффект состоит в появлении промежутка времени, на котором ρ , γ постоянны (рис. 3 а).

Поведение популяционных переменных M , P , как видно из рис. 3 в, качественно соответствует приведенному на рис. 1.

Стратегий с максимумом строго внутри треугольника ($\alpha^k, \beta^k, \gamma^k \neq 0,1$) не найдено.

О зависимости $t_0(a, n_1)$. Было получено, что с ростом n_1 t_0 падает при любом a . Такое поведение совпадает с наблюдаемым у однолетнего растения (см., например, [21], с. 401) — ему выгодно начать размножаться до начала сильного угнетения соседями. Согласно тому же источнику [21] и многим другим наблюдениям, деревья и многолетние травы, наоборот, отсрочивают размножение при увеличении плотности, «надеясь» на последующее изреживание. Таким образом, с точки зрения зависимости t_0 от n_1 модель (10) — (12) соответствует однолетнему растению. Неудача с описанием правильной зависимости $t_0(n_1)$ наводит на мысль о том, что, возможно, реакция деревьев на изменение плотности формировалась не в одновозрастных, а в сильно разновозрастных популяциях, что приводит к функционалам, которые максимизируют особь, сильно отличным от (5), (6).

Зависимость t_0 от a в (10) — (12) немонотонна; например, для $\lambda = 10^{-4}$, $u = 0,8$, $N = 10$ было получено:

$a \dots \dots \dots$	0,2	0,3	0,4	0,5	1,0	1,5	2,0	2,5
$t_0(a) \dots \dots \dots$	0	2	3	5	7	6	5	4

Как видно, начиная с $a = 1,0$ поведение $t_0(a)$ качественно совпадает с наблюдаемым у многолетних растений. Объяснение в рамках модели состоит в конкурентном взаимодействии в период эволюционного формирования — при большем ресурсе конкуренция сильнее и выгодно начать размножаться раньше.

6. В заключение обсудим один эффект, обнаруженный в обеих моделях. Принято считать (сошлемся на написанные с участием физиологов работы с моделями роста деревьев [12, 14]), что достижение деревом максимальной биомассы $m = m^{\max}$ происходит из-за того, что затраты на дыхание растут быстрее, чем скорость фотосинтеза F ; когда они сравниваются, рост прекращается. Судя по полученным нами стратегиям онтогенеза, рост биомассы особи прекращается из-за переключения всей продукции фотосинтеза на производство семян. Видимо, на самом деле действуют обе эти причины — и растущее использование F на размножение и непропорциональный относительно биомассы листьев рост нефотосинтезирующих органов, потребляющих эту продукцию на дыхание.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Воротынцев А. В. Использование принципа оптимальности для описания ростовых функций в моделях роста растений.— В кн.: Математическое моделирование в биогеоцологии (тезисы докл. Всесоюзной школы, Петрозаводск). Петрозаводск, 1985, с. 108—110.
2. Инсаров Г. Э. Чередование роста и размножения в онтогенезе.— В кн.: Энергетические аспекты роста и размножения водных беспозвоночных. Минск, 1975, с. 23—29.
3. Казимиров Н. И. Ельники Карелии.— Л.: Наука, 1971. 140 с.

4. Карев Г. П. О моделировании многовидовых фитоценозов.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1985, т. 7, с. 227—233.
5. Кизбузин А. П. Оптимизационные модели использования ограниченных ресурсов.— Автореф. дисс. на соискание учен. степени канд. физ.-мат. наук. М., 1983. 22 с.
6. Кирсанов В. А. Формирование и развитие кедровника зеленошно-ягодникового на Северном Урале.— В кн.: Восстановление и возрастная динамика лесов на Урале и в Зауралье.— Труды ИЭРЖ, 1976, вып. 101, с. 104—113.
7. Корзухин М. Д. Некоторые стратегии онтогенеза растения в условиях конкуренции.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1985, т. 7, с. 234—241.
8. Корзухин М. Д. К эколого-физиологической модели лесной динамики.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1986, т. 9, с. 259—276.
9. Корзухин М. Д., Тер-Микаэлян М. Т. Конкуренция за свет и динамика модельных особей, независимо распределенных на плоскости.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1982, т. 5, с. 242—248.
10. Кузьмичев В. В. Закономерности роста древостоев.— Новосибирск: Наука, 1977. 160 с.
11. Менжулин Г. В., Савватеев С. П. Современные изменения климата и продуктивность сельскохозяйственных культур.— Труды ГГИ, 1981, вып. 271, с. 90—103.
12. Моделирование продукционных процессов в чистых древостоях/ В. В. Бугровский, Е. Б. Дудин, Е. Г. Меллина, Ю. Л. Цельникер.— Журнал общ. биол., 1982, т. 43, № 4, с. 480—488.
13. Пильсон Т. Об оптимальной геометрической структуре растительного покрова.— В кн.: Режим солнечной радиации в растительном покрове.— Труды ин-та физики и агрономии АМ ЭССР, 1968, с. 112—146.
14. Определение естественной продолжительности жизни древостоев путем математического моделирования развития «представительных» деревьев/ В. В. Бугровский, Е. Г. Меллина, Е. В. Михайленко, Ю. Л. Цельникер.— Журнал общ. биол., 1984, т. 45, № 3, с. 329—335.
15. Оя Т. Простая адаптационная модель роста растения. 1. Описание модели.— Изв. АН ЭССР, сер. биол., 1985, № 4, с. 289—294.
16. Оя Т. Простая адаптационная модель роста растения. 2. Анализ модели.— Изв. АН ЭССР, сер. биол., 1986, № 1, с. 16—29.
17. Пиапка Э. Эволюционная экология.— М.: Мир, 1981. 399 с.
18. Рачко П. Имитационная модель динамики роста дерева как элемента лесного биогеоценоза.— В кн.: Вопросы кибернетики, 1979, вып. 52, с. 73—110.
19. Семёвский Ф. Н., Семёнов С. М. Математическое моделирование экологических процессов.— Л.: Гидрометеоиздат, 1982. 280 с.
20. Сиротенко О. Д. Математическое моделирование водно- теплового режима и продуктивности агросистем.— Л.: Гидрометсоиздат, 1981. 167 с.
21. Сукачев В. Н. Проблемы фитоценологии.— Л.: Наука, 1975, т. 3. 543 с.
22. Тарко Л. М., Садуллоев Р. И. Построение и исследование динамической модели роста и развития хлопчатника.— В кн.: Математическое моделирование биогеоценотических процессов. М.: Наука, 1985, с. 112—121.
23. Ханин М. А., Дорфман Н. Л. Эволюционная математическая теория роста.— Журнал общ. биол., 1973, т. 34, № 2, с. 294—304.
24. Ханин М. А., Дорфман Н. Л. Естественный отбор и экстремальные принципы.— В кн.: Термодинамика и кинетика ростовых процессов у животных. М.: Наука, 1980, с. 247—261.
25. Холдейн Дж. Б. С. Факторы эволюции. М.—Л.: Изд-во биол. и мед. литературы, 1935. 205 с.
26. Caswell H. Optimal life histories and the age-specific costs of germination.— J. Theor. Biol., 1982, vol. 98, p. 519—529.
27. Watt A. S. Pattern and process in the plant community.— J. Ecol., 1947, vol. 35, p. 1—22.

OPTIMUM PLANT ONTOGENESIS WITH DUE REGARD FOR RESISTANCE AND COMPETITION

M. D. Korzukhin, M. T. Ter-Mikaelyan

*Natural Environment and Climate Monitoring Laboratory,
USSR State Committee for Hydrometeorology and Control
of Natural Environment/USSR Academy of Sciences*

Population interaction (competition), diminishing the available resource, has been introduced into the stated model of ontogenesis of a long-living plant which distributes photosynthesis produce F for growth, reproduction and survival. The model comprises two dynamic equations: for species biomass and population density in discrete time. Ontogenesis strategy is identified from the condition of maximum seed number, produced by the species in its life span (optimality principle). For the case of linear equations the development strategies have been obtained analitically; reproduction strategies being phaselike. Numerical solution of the competition problem has revealed non-phase reproduction strategies (the growth of the portion of F for seed development being monotone) similar to those observed in trees.

МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ РЕАКЦИИ ПОПУЛЯЦИИ НА СТОХАСТИЧЕСКИЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ СРЕДЫ

В. В. Корников, Л. М. Мачевариани, И. Б. Токин, Н. В. Хованов

Ленинградский государственный университет им. А. Л. Жданова

Наряду с физико-химическими моделями непосредственного измерения экологических характеристик важную информацию о состоянии окружающей среды несут результаты наблюдения за взаимодействием со средой обитания популяций живых организмов [3]. Уникальная восприимчивость органов чувств животных, реагирующих на единичные кванты действия, колоссальный «коэффициент усиления», делающий заметными на макроуровне микрофизические изменения в генетике популяций, возможность наблюдения на фенотипическом уровне широкого класса геохимических показателей среды обитания — все эти факторы делают биологические индикаторы полезным средством анализа качества окружающей среды.

Идея биоиндикации основных экологических параметров имеет давние исторические корни (см., например, [1]) и в настоящее время пользуется большой популярностью. В качестве биологических индикаторов состояния различных биогеоценозов и их фрагментов используются популяции деревьев некоторых видов [4], животные почвы [5], различные беспозвоночные [7], в частности насекомые [12], рыбы [10] и т. д. В основе использования биологических объектов для индикации состояния среды лежит предположение о закономерной связи величины выбранной характеристики объекта (величины эффекта) с определяемой величиной (дозой) воздействия. Эта закономерная связь описывается некоторой функцией, график которой принято называть кривой доза—эффект [2].

При построении кривой доза—эффект обычно предполагается, что имеется возможность точной фиксации дозы, получаемой отдельным индивидом популяции. Однако при экологических исследованиях зачастую имеют место ситуации, когда такой точной информации об индивидуальных дозах воздействия не имеется. Нет такой информации и в случае неконтролируемого широкомасштабного воздействия на среду, возникающего, например, при аварии АЭС, при выбросах химических веществ в результате извержения вулканов и т. п. Поэтому актуальной является задача разработки методов определения характеристик стохастического взаимодействия популяций живых организмов с внешней средой. Основой для создания таких методов может служить, на наш взгляд, описываемая ниже математическая модель стохастического воздействия на биологическую популяцию, индивиды которой в свою очередь обладают стохастической резистентностью к данному типу воздействия.

Для определенности и наглядности изложения будем полагать, что индикаторная популяция живых организмов подвергается радиационному воздействию, хотя все формулы и выводы из них применимы для описания воздействий любой природы. Зафиксируем некоторый признак, который в результате радиационного воздействия может изменяться. При этом полагаем, что фиксированный признак имеет две достаточно четко различимых градации. Иными словами, мы описываем эффект (результат воздействия) при помощи бинарной переменной e , принимающей два значения:

$$e = \begin{cases} 0, & \text{если эффект отсутствует;} \\ 1, & \text{если имеется эффект.} \end{cases} \quad (1)$$

Эффект e есть функция $e = e(r, a)$ двух переменных, одна из которых (a) описывает интенсивность радиационного воздействия (доза), а другая (r) характеризует сопротивляемость (резистентность) организма этому воздействию. В простейшем случае функцию $e(r, a)$ можно задать формулой

$$e = e(r, a) = \begin{cases} 0, & r > a, \\ 1, & r < a, \end{cases} \quad (2)$$

где $r, a \in [0, \infty]$. Из формулы (2) видно, что резистентность r имеет смысл «порога» — эффект отсутствует, пока воздействие не превзойдет значения r . В реальных условиях на область определения функции $e(r, a)$ могут быть наложены ограничения: $r \in [r_-, r_+]$, $a \in [0, a_+]$. Здесь a_+ — максимально достижимая интенсивность воздействия (максимальная доза); r_+ — максимально возможный порог (когда доза a превосходит величину r_+ , тогда у любого организма наблюдается учитываемый эффект $e=1$); если доза a не превосходит величины r_- , то у любого организма эффект не наблюдается.

При анализе совокупности живых организмов удобно характеризовать многообразие индивидуальных значений резистентности при помощи функции распределения $F_r(r)$, указывающей долю индивидов, чьи резистентности меньше значения r . Поскольку функции распределения подробно изучаются в теории вероятностей, целесообразно дать теоретико-вероятностную интерпретацию всех понятий, связанных с функцией $F_r(r)$. С этой целью формируется гипотетический случайный эксперимент, состоящий в извлечении наугад одного индивида из всей совокупности изучаемых индивидов. Наблюдая значение резистентности у извлеченного индивида мы имеем дело со случайной величиной \tilde{r} , принимающей значения из промежутка $[0, \infty]$. Вероятность $P\{\tilde{r} < r\}$ того, что \tilde{r} меньше, чем фиксированная резистентность $r \in [0, \infty]$, дается функцией распределения $F_r(r)$. Плотность $f_r(r)$ случайной величины \tilde{r} , определяемая формулой $f_r(r) = F'_r(r)$, позволяет вычис-

лиль вероятность $P\{\tilde{r} \leqslant \tilde{r} \leqslant r_2\}$ попадания случайной величины \tilde{r} в любой отрезок $[r_1, r_2]$:

$$P\{r_1 \leqslant \tilde{r} \leqslant r_2\} = \int_{r_1}^{r_2} f_{\tilde{r}}(r) dr = F_{\tilde{r}}(r_2) - F_{\tilde{r}}(r_1). \quad (3)$$

Указанная вероятностная интерпретация позволяет придать смысл математического ожидания $M\tilde{r}$ и дисперсии $D\tilde{r}$ величинам $\mu_{\tilde{r}}$, $\sigma_{\tilde{r}}^2$ соответственно:

$$\mu_{\tilde{r}} = M\tilde{r} = \int_0^\infty r f_{\tilde{r}}(r) dr, \quad (4)$$

$$\sigma_{\tilde{r}}^2 = D\tilde{r} = \int_0^\infty (r - \mu_{\tilde{r}})^2 f_{\tilde{r}}(r) dr. \quad (5)$$

Далее мы будем проводить все рассуждения в рамках указанной вероятностной интерпретации и говорить о рандомизированной резистентности \tilde{r} , имеющей функцию распределения $F_{\tilde{r}}(r)$ и плотность $f_{\tilde{r}}(r)$, заданные на интервале $[0, \infty]$. Однако всегда имеется возможность перехода от вероятностной интерпретации к рассуждениям, связанным с соответствующими долями совокупности рассматриваемых индивидов.

Аналогично рандомизированной резистентности \tilde{r} вводится рандомизированное воздействие (рандомизированная доза) \tilde{a} , описываемое функцией распределения $F_{\tilde{a}}(a)$ (плотностью $f_{\tilde{a}}(a)$) и имеющая математическое описание $\mu_{\tilde{a}} = M\tilde{a}$ и дисперсию $\sigma_{\tilde{a}}^2 = D\tilde{a}$. Содержательное рассмотрение случайных величин позволяет сделать вывод об их независимости, что влечет возможность представления их совместной функции распределения $F_{\tilde{r}\tilde{a}}(r, a) = P\{\tilde{r} < r, \tilde{a} < a\}$ (их совместной плотности $f_{\tilde{r}\tilde{a}}(r, a)$ в виде произведения маргинальных функций распределения маргинальных плотностей).

$$F_{\tilde{r}\tilde{a}}(r, a) = F_{\tilde{r}}(r) F_{\tilde{a}}(a), \quad (6)$$

$$f_{\tilde{r}\tilde{a}}(r, a) = f_{\tilde{r}}(r) f_{\tilde{a}}(a). \quad (7)$$

Подстановка случайных величин \tilde{r} , \tilde{a} в формулу $e = e(r, a)$ дает рандомизированный эффект \tilde{e} :

$$\tilde{e} = e(\tilde{r}, \tilde{a}) = \begin{cases} 0, & \tilde{r} \geqslant \tilde{a}. \\ 1, & \tilde{r} < \tilde{a}, \end{cases} \quad (8)$$

где \tilde{r} , \tilde{a} — независимые случайные величины.

Рандомизированный эффект \tilde{e} представляет собой дискретную случайную величину, принимающую значение 0 с вероятностью $P\{\tilde{e} = 0\} = P\{\tilde{r} \geqslant \tilde{a}\}$, а значение 1 — с вероятностью $P\{\tilde{e} = 1\} =$

$= P\{\tilde{e} < \tilde{a}\}$. Найдем вероятность $P\{\tilde{e} = 1\}$ при помощи следующих вычислений:

$$\begin{aligned} P\{\tilde{e} = 1\} &= P\{\tilde{e} < \tilde{a}\} = \iint_{r < \tilde{a}} f_{\tilde{r}\tilde{a}}(r, a) dr da = \\ &= \iint_{r < \tilde{a}} f_{\tilde{r}}(r) f_{\tilde{a}}(a) dr da = \int_0^\infty \left[\int_0^r f_{\tilde{r}}(r) f_{\tilde{a}}(a) da \right] dr = \\ &= \int_0^\infty f_{\tilde{r}}(r) \left[\int_0^r f_{\tilde{a}}(a) da \right] dr = \int_0^\infty f_{\tilde{r}}(r) F_{\tilde{a}}(r) dr. \end{aligned} \quad (9)$$

В результате имеем формулу

$$P\{\tilde{e} = 1\} = \int_0^\infty f_{\tilde{r}}(r) F_{\tilde{a}}(r) dr. \quad (10)$$

Формуле (10) можно придать другой вид, проведя вычисления (9) при другом порядке перехода от двойного интеграла к повторному:

$$\begin{aligned} P\{\tilde{e} = 1\} &= \int_0^\infty f_{\tilde{a}}(a) \left[\int_a^\infty f_{\tilde{r}}(r) dr \right] da = \int_0^\infty f_{\tilde{a}}(a) \left[1 - \int_0^a f_{\tilde{r}}(r) dr \right] da = \\ &= 1 - \int_0^\infty f_{\tilde{a}}(a) F_{\tilde{r}}(a) da. \end{aligned} \quad (11)$$

Отсюда имеем формулу

$$P\{\tilde{e} = 1\} = 1 - \int_0^\infty f_{\tilde{a}}(a) F_{\tilde{r}}(a) da. \quad (12)$$

Так как $P\{e=0\} + P\{e=1\} = 1$, то, используя формулы (10), (12), получаем следующее задание рандомизированного эффекта \tilde{e} :

$$\tilde{e} = \begin{cases} 0, & \text{с вероятностью } \int_0^\infty f_{\tilde{a}}(a) F_{\tilde{r}}(a) da, \\ 1, & \text{с вероятностью } \int_0^\infty f_{\tilde{r}}(r) F_{\tilde{a}}(r) dr. \end{cases} \quad (13)$$

Отсюда легко найти математическое ожидание $\mu_{\tilde{e}} = M\tilde{e}$ и $\sigma_{\tilde{e}}^2 = D\tilde{e}$ рандомизированного эффекта:

$$\mu_{\tilde{e}} = P\{\tilde{e} = 1\} = \int_0^\infty f_{\tilde{r}}(r) F_{\tilde{a}}(r) dr, \quad (14)$$

$$\begin{aligned} \sigma_{\tilde{e}}^2 &= -P\{\tilde{e} = 1\} (P\{\tilde{e} = 1\} - 1) = \int_0^\infty f_{\tilde{r}}(r) F_{\tilde{a}}(r) dr \times \\ &\quad \times \int_0^\infty f_{\tilde{a}}(a) F_{\tilde{r}}(a) da. \end{aligned} \quad (15)$$

Предположим, что функции распределения и плотности случайных величин \tilde{r} , \tilde{a} имеют определенный вид и характеризуются параметрами τ , θ соответственно: $F_{\tilde{r}}(r) = F_{\tilde{r}}(r; \tau)$, $f_{\tilde{r}}(r) = f_{\tilde{r}}(r; \tau)$, $F_{\tilde{a}}(a) = F_{\tilde{a}}(a; 0)$, $f_{\tilde{a}}(a) = f_{\tilde{a}}(a; 0)$ (параметры τ , θ могут быть многомерными).

Тогда (10), (12) можно записать в виде двух эквивалентных уравнений:

$$P(\tau, \theta) = \int_0^{\infty} f_{\tilde{r}}(r; \tau) F_{\tilde{a}}(r; \theta) dr, \quad (16)$$

$$q(\tau, \theta) = \int_0^{\infty} f_{\tilde{a}}(a; 0) F_{\tilde{r}}(a; \tau) da, \quad (17)$$

где $P(\tau, \theta) = P\{\tilde{e} = 1\}$, $q(\tau, \theta) = P\{\tilde{e} = 0\} = 1 - P(\tau, \theta)$.

Уравнения (16), (17) могут быть использованы для решения следующих двух взаимосвязанных задач. Первая задача состоит в определении параметра τ , характеризующего распределение значений порога резистентности среди исследуемых индивидов по долям индивидов, у которых наблюдается эффект $e=1$ радиационного воздействия [8, 13]. Для решения этой задачи совокупность индивидов подвергается рандомизированным воздействиям $\tilde{a}_1, \dots, \tilde{a}_N$ с параметрами распределения τ_1, \dots, τ_N соответственно. Затем получившаяся система уравнений

$$P(\tau_i, \theta) = \int_0^{\infty} f_{\tilde{r}}(r; \tau_i) F_{\tilde{a}}(r; \theta) dr, \quad i = 1, \dots, N \quad (18)$$

решается относительно неизвестного параметра θ . Получившаяся оценка $\hat{\theta}$ параметра θ ($\hat{\theta}$ — решение системы (18)) проверяется на наличие у нее таких статистических свойств, как, например, состоятельность, несмещенност, эффективность и т. п.

Вторая задача состоит в определении параметра θ , характеризующего распределение рандомизированного воздействия \tilde{a} по долям индивидов, у которых наблюдается эффект $e=1$ радиационного воздействия [6]. Для решения этой задачи совокупность индивидов с рандомизированными резистентностями $\hat{\tau}_1, \dots, \hat{\tau}_N$, характеризуемыми параметрами $\theta_1, \dots, \theta_N$ соответственно, подвергаются рандомизированному воздействию с параметром τ . Затем получившаяся система уравнений

$$P(\tau, \theta_i) = \int_0^{\infty} f_{\tilde{r}}(r; \tau) F_{\tilde{a}}(r; \theta_i) dr, \quad i = 1, \dots, N \quad (19)$$

решается относительно неизвестного параметра τ . Получившаяся оценка $\hat{\tau}$ параметра τ ($\hat{\tau}$ — решение системы (19)) проверяется на наличие у нее необходимых статистических свойств.

Эквивалентность уравнений (16), (17) позволяет вместо систем (188), (19) рассматривать системы

$$q(\tau_i, \theta) = \int_0^\infty f_{\tilde{a}}(a; \theta) F_{\tilde{r}}(a; \tau_i) da, \quad i = 1, \dots, N, \quad (20)$$

$$q(\tau, \theta_i) = \int_0^\infty f_{\tilde{a}}(a; \theta_i) F_{\tilde{r}}(a; \tau) da, \quad i = 1, \dots, N \quad (21)$$

соответственно.

Неизвестные функции, фигурирующие в двух сформулированных выше задачах, могут быть найдены и в непараметрическом виде. Пусть, например, мы можем для любого значения θ определить долю $P(\theta)$ индивидов, проявивших эффект $e=1$ при рандомизированном воздействии с функцией распределения $F_{\tilde{a}}(a; \theta)$.

Тогда неизвестную плотность распределения $f_{\tilde{r}}(r)$ рандомизированной резистентности \tilde{r} можно определить как решение интегрального уравнения Фредгольма второго рода (см. [13]):

$$P(\theta) = \int_0^\infty f_{\tilde{r}}(r) F_{\tilde{a}}(r; \theta) dr, \quad (22)$$

а неизвестную функцию распределения $F_{\tilde{r}}(r)$ как решение такого же интегрального уравнения

$$q(\theta) = \int_0^\infty f_{\tilde{a}}(a; \theta) F_{\tilde{r}}(a) da. \quad (23)$$

Аналогично неизвестная функция распределения $F_{\tilde{a}}(a)$ и неизвестная плотность $f_{\tilde{a}}(a)$ рандомизированного воздействия \tilde{a} определяются из решения соответствующих интегральных уравнений Фредгольма второго рода:

$$P(\tau) = \int_0^\infty f_{\tilde{r}}(r; \tau) F_{\tilde{a}}(r) dr, \quad (24)$$

$$q(\tau) = \int_0^\infty f_{\tilde{a}}(a) F_{\tilde{r}}(a; \tau) da. \quad (25)$$

По полученным непараметрическим оценкам $\hat{f}_{\tilde{r}}(r)$, $\hat{F}_{\tilde{r}}(r)$, $\hat{F}_{\tilde{a}}(a)$, $\hat{f}_{\tilde{a}}(a)$ (решения уравнений (22), (23), (24), (25) соответственно) функций $f_{\tilde{r}}(r)$, $F_{\tilde{r}}(r)$, $F_{\tilde{a}}(a)$, $f_{\tilde{a}}(a)$ могут быть затем найдены оценки параметров τ , θ .

Рандомизированный эффект $\tilde{e} (\tilde{e} = e(\tilde{r}, \tilde{a}))$ мы получили подстановкой в функцию $e(r, a)$ двух независимых случайных величин \tilde{r} , \tilde{a} . Если же подставить на соответствующее место только одну из этих случайных величин, а у другой случайной величины зафиксировать определенное значение, то можно получить условные рандомизированные эффекты $e(r, \tilde{a})$, $e(\tilde{r}, a)$.

Рассмотрим условный рандомизированный эффект $\tilde{e}(r)$, получающийся при фиксации значения рандомизированной резистентности:

$$\tilde{e}(r) = e(r, \tilde{a}) = \begin{cases} 0, & r \geq \tilde{a}, \\ 1, & r < \tilde{a}. \end{cases} \quad (26)$$

Легко найти вероятности $P\{\tilde{e}(r) = 0\}$, $P\{\tilde{e}(r) = 1\}$, с которыми дискретная случайная величина $\tilde{e}(r)$ принимает значения 0, 1 соответственно:

$$P\{\tilde{e}(r) = 0\} = P\{\tilde{a} \leq r\} = F_{\tilde{a}}(r), \quad (27)$$

$$P\{\tilde{e}(r) = 1\} = 1 - P\{\tilde{e}(r) = 0\} = 1 - F_{\tilde{a}}(r). \quad (28)$$

Отсюда условный рандомизированный эффект $\tilde{e}(r)$ может быть записан как

$$\tilde{e}(r) = \begin{cases} 0, & \text{с вероятностью } F_{\tilde{a}}(r), \\ 1, & \text{с вероятностью } 1 - F_{\tilde{a}}(r). \end{cases} \quad (29)$$

Из (29) получаем математическое ожидание $\mu_{\tilde{e}}(r)$ и дисперсию $\sigma_{\tilde{e}}^2(r)$ условного рандомизированного эффекта $\tilde{e}(r)$:

$$\mu_{\tilde{e}}(r) = M\tilde{e}(r) = 1 - F_{\tilde{a}}(r), \quad (30)$$

$$\sigma_{\tilde{e}}^2(r) = D\tilde{e}(r) = F_{\tilde{a}}(r)(1 - F_{\tilde{a}}(r)). \quad (31)$$

Функция $\mu_{\tilde{e}}(r)$ описывает зависимость значения рассматриваемого эффекта от величины порога r , характеризующего индивидуальную резистентность особи, подвергнутой рандомизированному воздействию \tilde{a} . С другой стороны, величина $\mu_{\tilde{e}}(r)$ есть вероятность проявления эффекта $e=1$ у индивида с порогом резистентности r . Две кривые вида $\mu_{\tilde{e}}(r) \pm \sigma_{\tilde{e}}(r)$ указывают коридор ожидаемых отклонений эмпирически определяемых точек графика функции $\mu_{\tilde{e}}(r)$.

Рассмотрим условный рандомизированный эффект $\tilde{e}(a)$, получающийся при фиксации значения рандомизированной дозы:

$$\tilde{e}(a) = e(\tilde{r}, a) = \begin{cases} 0, & \tilde{r} \geq a, \\ 1, & \tilde{r} < a. \end{cases} \quad (32)$$

Легко найти вероятности $P\{\tilde{e}(a) = 0\}$, $P\{\tilde{e}(a) = 1\}$, с которыми дискретная случайная величина $\tilde{e}(a)$ принимает значения 0, 1 соответственно:

$$P\{\tilde{e}(a) = 0\} = P\{\tilde{r} \geq a\} = 1 - P\{\tilde{r} < a\} = 1 - F_{\tilde{r}}(a), \quad (33)$$

$$P\{\tilde{e}(a) = 1\} = P\{\tilde{r} < a\} = F_{\tilde{r}}(a). \quad (34)$$

Отсюда условный рандомизированный эффект может быть задан как

$$\tilde{e}(a) = \begin{cases} 0, & \text{с вероятностью } 1 - F_{\tilde{r}}(a), \\ 1, & \text{с вероятностью } F_{\tilde{r}}(a). \end{cases} \quad (35)$$

Из (35) получаем математическое ожидание $\mu_{\tilde{e}}(a)$ и дисперсию $\sigma_{\tilde{e}}^2(a)$ условного рандомизированного эффекта $\tilde{e}(a)$:

$$\mu_{\tilde{e}}(a) = M\tilde{e}(a) = F_{\tilde{r}}(a), \quad (36)$$

$$\sigma_{\tilde{e}}^2(a) = De. \quad (37)$$

Функция $\mu_{\tilde{e}}(a)$ описывает зависимость ожидаемого эффекта от дозы воздействия, оказываемого на совокупность индивидов, пороги резистентности которых имеют распределение $F_{\tilde{r}}(r)$. С другой стороны, $\mu_{\tilde{e}}(a)$ есть вероятность $F_{\tilde{r}}(a)$ появления эффекта $e=1$ у индивида, выбранного наугад из исследуемой совокупности. Следовательно, функция $\mu_{\tilde{e}}(a)$ указывает долю индивидов исследуемой зависимости, у которых наблюдается появление эффекта $e=1$. Поэтому функция $\mu_{\tilde{e}}(a)$ является функцией доза—эффект, а ее график — кривой доза—эффект.

Итак, кривая доза — эффект несет троекуру информацию о результатах радиационного воздействия на совокупность живых организмов: 1) совпадая с функцией распределения $F_{\tilde{r}}(r)$, кривая доза—эффект описывает распределение значений порога радиорезистентности среди индивидов изучаемой совокупности; 2) являясь вероятностью появления эффекта $e=1$ у наугад взятого индивида, функция доза—эффект определяет долю $\mu_{\tilde{e}}(a)$ индивидов, у которых наблюдается эффект $e=1$ при воздействии дозы величиной a ; 3) будучи математическим ожиданием величины эффекта, наблюдаемого при дозе величиной a , функция доза—эффект является мерой ожидаемой тяжести поражения индивида из рассматриваемой совокупности, подвергнутой радиационному воздействию в дозе a .

Приняв за меру тяжести поражения ожидаемую величину эффекта, совпадающую для бинарного эффекта ($e=0,1$) с вероятностью наличия этого эффекта, рассмотрим следующий подход к определению степени тяжести поражения индивида по наблюдаемому значению какого-либо диагностического признака. Диагностический признак представляет собой такой показатель, распределение $F_{\tilde{x}}(x)$ которого среди индивидов рассматриваемой совокупности изменяется при радиационном воздействии и зависит от дозы этого воздействия.

Пусть при каждой дозе $a \in [a_-, a_+]$ может быть определена условная плотность $f_{\tilde{x}}(x|a)$ случайной величины $\tilde{x}(a)$, которая представляет собой диагностический признак \tilde{x} , рассматриваемый при воздействии на совокупность организмов в дозе a . Далее для простоты будем полагать, что диагностический признак \tilde{x} одномерен, а функция $f_{\tilde{x}}(x|a)$ определяется двумерным параметром $\theta(a) = (\theta_1(a), \theta_2(a)) = (\mu_{\tilde{x}}(a), \sigma_{\tilde{x}}^2(a))$, компонентами которого служат математическое ожидание и стандартное отклонение случайной величины \tilde{x} .

Имея информацию об условных плотностях $f_{\tilde{x}}(x; a)$ и дополнительную информацию о плотности $f_a(a)$ распределения рандоми-

зированной дозы \tilde{a} , можно при помощи формулы Байеса найти условную плотность $f_{\tilde{a}}(a|x)$ распределения случайной величины $\tilde{a}(x)$:

$$f_{\tilde{a}}(a|x) = \frac{\int_{a_-}^{a_+} f_{\tilde{x}}(x|a) f_{\tilde{a}}(a) da}{\int_{a_-}^{a_+} f_{\tilde{x}}(x|a) f_{\tilde{a}}(a) da}. \quad (38)$$

Условная случайная величина $\tilde{a}(x)$, описываемая плотностью $f_{\tilde{a}}(a|x)$, есть рандомизированная доза, получающаяся при фиксации значения диагностического признака $\tilde{x}=x$.

Из формулы (38) можно получить выражения для математического ожидания $\mu_{\tilde{a}}(x)$ и дисперсии $\sigma_{\tilde{a}}^2(x)$ условной рандомизированной дозы $\tilde{a}(x)$:

$$\mu_{\tilde{a}}(x) = \frac{\int_{a_-}^{a_+} a f_{\tilde{a}}(a|x) f_{\tilde{a}}(a) da}{\int_{a_-}^{a_+} f_{\tilde{a}}(a|x) f_{\tilde{a}}(a) da}, \quad (39)$$

$$\sigma_{\tilde{a}}^2(x) = \int_{a_-}^{a_+} (a - \mu_{\tilde{a}}(x))^2 f_{\tilde{a}}(a|x) f_{\tilde{a}}(a) da / \int_{a_-}^{a_+} f_{\tilde{a}}(a|x) f_{\tilde{a}}(a) da. \quad (40)$$

Функция $\mu_{\tilde{a}}(x)$ (регрессия случайной величины \tilde{a} на случайную величину \tilde{x}) сопоставляет каждому значению x диагностического признака ожидаемую дозу $\mu_{\tilde{a}}(x)$ обусловившую это значение диагностического признака.

Теперь, сопоставляя значению x_0 диагностического признака ожидаемое значение $a_0 = \mu_{\tilde{a}}(x_0)$ дозы, мы можем далее сопоставить ожидаемой дозе a_0 ожидаемый эффект $e_0 = \mu_{\tilde{e}}(a_0)$. Иными словами, значению x_0 диагностического признака сопоставлять степень тяжести поражения e_0 при помощи функций $e=E(x)$, являющейся суперпозицией функций $\mu_{\tilde{a}}(x)$ и $\mu_{\tilde{e}}(a)$:

$$E(x) = \mu_{\tilde{e}}(\mu_{\tilde{a}}(x)). \quad (41)$$

Построенная мера тяжести поражения $E(x)$ позволяет определить по величине диагностического признака вероятность появления эффекта у данного индивида. Заметим, что методика построения меры тяжести поражения $E(x)$ легко обобщается на случай многомерного диагностического признака и может быть ориентирована на использование сводных (интегральных) диагностических показателей.

Итак, построенная модель стохастического воздействия среды на индикаторную популяцию дает возможность определять статистическую характеристику этого воздействия по наблюдаемым статистическим распределениям значений диагностического признака в популяции, что позволяет в принципе вести мониторинг экологических параметров среды обитания изучаемой индикаторной популяции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абакумов В. А. К истории контроля качества вод по гидробиологическим показателям.— В кн.: Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям. Л.: Гидрометеоиздат, 1981, с. 46—74.
2. Варден Б. Математическая статистика.— М.: Изд-во иностр. лит., 1960. 434 с.
3. Влияние фонового загрязнения природной среды на биоту: проблемы оценки и прогноза/Ю. А. Израэль, Л. М. Филиппова, Г. Э. Инсаров и др.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1982, т. 5, с. 6—18.
4. Волков Л. М., Васильева Т. Г. Особенности биохимического состава листьев бересклета и ее энтомофауны в насаждениях, загазованных выбросами алюминиевых заводов.— В кн.: Роль дондрофильных насекомых в таежных экосистемах. Красноярск, 1980, с. 22—24.
5. Гиляров М. С. Зоологический метод диагностики почв.— М.: Наука, 1965. 287 с.
6. Измерение качества окружающей среды по ее воздействию на живые организмы и биологические сообщества/О. В. Аксапова, В. В. Корников, Л. М. Мачевариани, Н. В. Хованов.— Деп. ВИНТИ, № 3833-83, 1983. 15 с.
7. Кузнецова Л. В., Криволуккий Д. А. Беспозвоночные животные как индикатор состояния окружающей среды в Москве и в Подмосковье.— В кн.: Биоиндикация состояния окружающей среды Москвы и Подмосковья. М.: МГУ, 1982, с. 54—56.
8. Определение параметров функции надежности методом рандомизированных воздействий на совокупность тестируемых приборов/Н. В. Хованов, Л. М. Мачевариани, В. В. Корников, В. Э. Червякова.— В кн.: Исследования по прикладной математике. Саранск, 1982, с. 104—107.
9. Петровский И. Г. Лекции по теории интегральных уравнений. М.: Физматгиз, 1965. 412 с.
10. Роотс О. О., Пейкре Э. А. Салака — биоиндикатор химического загрязнения Балтийского моря хлорорганическими углеводородами.— В кн.: Теоретические вопросы биотестирования. Волгоград, 1983, с. 115—116.
11. Селиховкин А. В. Влияние двуокиси серы на развитие непарного шелкопряда.— В кн.: Экология и защита леса. Л.: Гидрометеоиздат, 1980, вып. 5, с. 114—116.
12. Стадицкий Г. В. Растениедные насекомые и загрязнение среды.— М.: Наука, 1978, с. 58—77.
13. Хованов Н. В., Хромов-Борисов Н. Н. Определение параметров популяции методом рандомизированных воздействий.— Успехи биометрии, 1975, т. 72, вып. 5, с. 23—33.

MATHEMATICAL MODEL OF A POPULATION RESPONSE TO STOCHASTIC ENVIRONMENTAL IMPACT

*V. V. Kornikov, L. M. Machevariani, I. B. Tokin,
N. V. Khovanov*

Leningrad State University

In contrast to laboratory conditions, under which the intensity of an impact on individual living organism might be accurately identified, ecological studies face the problem of uncertainty in terms of separate doses of environmental factor impact. To describe

such situations, a mathematical model is proposed; the model is based on the concept on randomized doses affecting the population of living organisms possessing stochastic resistance to the investigated form of impact.

The model operation gives integral Fredholm equations of the second kind which enable to identify distribution parameters for affecting environmental factor values on the one hand, and to solve dual problem of constructing the dose-effect curve, which describes the population response to this factor, on the other.

ПОТРЕБНОСТИ БИОЛОГИЧЕСКИХ ВИДОВ В КОМПОНЕНТАХ ПИТАНИЯ И ПОТРЕБЛЕНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИМ СООБЩЕСТВОМ ФАКТОРОВ СРЕДЫ

А. П. Левич, А. Б. Лебедь

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

ПОСТАНОВКА ЗАДАЧИ

Совокупность потребностей некоторого вида в субстратно-энергетических факторах среды названа в работе [4] лимитационной структурой популяции. Рассмотрим сообщество, состоящее из w видов, которые потребляют из среды m общих субстратов. Возникает вопрос, в какой мере лимитационная структура сообщества определяет его видовую структуру — численности входящих в сообщество видов, а также количества потребляемых сообществом веществ. Соотношение между лимитационной и видовой структурами сообщества, с одной стороны, и факторами среды — с другой, задаются балансовыми равенствами законов сохранения вещества и энергии:

$$\sum_{i=1}^w q_{ki} n_i = L_k + \sum_{i=1}^w q_{0ki} n_{0i} \equiv D_k, \quad k = \overline{1, m}. \quad (1)$$

Здесь n_i — численность вида i к моменту потребления всем сообществом факторов $\overline{1, m}$ в количестве L_k . Элемент q_{ki} матрицы лимитационной структуры интерпретируется как содержание k -го фактора в одной особи вида i (например, клеточная квота для одноклеточных организмов) или как потребность особи вида i в факторе k , обеспечивающая нормальное функционирование вида (для одноклеточных организмов это квота, достаточная для деления клеток). Величины q_{0ki} — квоты особей в начале потребления факторов из среды и n_{0i} — соответствующие начальные численности видов. Обозначение D_k введено для сокращенной записи правой части (1).

Количество видов w в сообществах видов, существующих на общих субстратах, как правило, превышает количество существенных факторов среды m . Реальность такой ситуации вступает в противоречие с принципом конкурентного исключения, согласно которому на m субстратах могут существовать не более чем m различных видов.

Указанное противоречие привело, например, в гидробиологии к констатированию парадокса одновременного существования десятков симпатрических видов [13] и позднее — к формулировке принципов сосуществования [12] или конгруэнтного перекрывания ниш [10] как альтернативы конкурентному исключению. Таким образом, система (1) из m равенств для w неизвестных величин n_i не может дать ответа на основной вопрос экологии сообществ: какова численность каждого из видов сообщества при заданных количествах потребленных из среды факторов.

Тем не менее анализ системы (1) помогает дать ответы на целый ряд вопросов экологии сообществ.

1. Какие количества (L_1, L_2, \dots, L_m) факторов могут быть потреблены полностью сообществом с заданной лимитационной структурой q_{ki} . Другими словами, какова для этого сообщества область существования решений системы (1) в пространстве факторов среды?

2. Каковы возможные пределы потребления субстратов при их исполном потреблении сообществом с потребностями видов q_{ki} ?

3. В каких пределах может изменяться полная численность $n = \sum_{i=1}^w n_i$ организмов в сообществе, утилизовавшем фиксированные количества факторов среды? Тот же вопрос можно поставить, например, для полной биомассы сообщества $B = \sum_{i=1}^w b_i n_i$ (здесь b_i — массы отдельных особей вида i).

4. Без каких видов не изменится в пространстве факторов область существования решения системы (1) при заданной лимитационной структуре сообщества q_{ki} ? Элиминация каких видов сужает область существования? Какими квотами должны обладать интродуцируемые в сообщество виды, чтобы увеличить эту область? Каким наименьшим набором таксонов из заданного сообщества может быть утилизован фиксированный набор факторов? Для гидробиологии эти вопросы могут формулироваться как задача подбора видов для утилизации многобиогенной нагрузки на водоем.

5. Какие факторы среды являются определяющими для численностей видов сообщества и роль каких факторов несущественна в формировании видовой структуры? Можно ли путем подбора компонентов среды L_k формировать определенные соотношения численностей видов сообщества с заданной лимитационной структурой q_{ki} , т. е. управлять видовой структурой сообщества? В каких случаях набор полностью потребляемых количеств факторов среды однозначно определяет потребляющее его сообщество, а близким наборам полностью потребляемых факторов соответствуют похожие сообщества?

В эмпирическом плане названные вопросы нагляднее всего интерпретируются для альгологических и микробиологических сообществ, существующих на многокомпонентных питательных средах. Хотя, по-видимому, подобные вопросы могут возникать и в других предметных областях экологии сообществ.

На математическом языке речь идет о линейном отображении $q : R^w \rightarrow R^m$ из неотрицательного квадрата w -мерного векторного пространства численностей видов в положительный квадрант m -мерного векторного пространства количеств факторов среды. Отображение q задается матрицей потребностей q_{ki} . Система (1) в легко интерпретируемых векторных обозначениях принимает удобный и лаконичный вид: $q(\mathbf{n}) = \mathbf{D}$, где $q_{ki} \geq 0$ для всех k и i .

$\mathbf{D} > 0$, $n \geq 0$. Неотрицательность коэффициентов матрицы q_{ki} и значений факторов D_k означает, что рассматривается лишь поглощение особями факторов из среды, но не их выделение. Нулевые значения факторов D_k не рассматриваются, так как соответствуют сообществу n с нулевыми численностями всех видов, которые их потребляют, отрицательные значения численностей n_i можно было бы интерпретировать как интродукцию особей вида i в сообщество (появление в правых частях системы (1) членов, пропорциональных численностям n_i), поэтому условия $n_i \geq 0$ могут означать замкнутость изучаемого сообщества.

РЕЗУЛЬТАТЫ АНАЛИЗА

1. Область существования решения системы (1) в пространстве R^m факторов среды есть выпуклый конус $K(q)$, являющийся неотрицательной линейной оболочкой совокупности w векторов потребностей $\mathbf{q}_i (i = 1, w)$ с компонентами $(q_{1i}, q_{2i}, \dots, q_{mi})$, составленными из элементов матрицы q_{ki} [6]. Другими словами, система (1) может быть представлена как суперпозиция всех векторов потребностей $\sum_i n_i \mathbf{q}_i = \mathbf{D}$.

Рис. 1 иллюстрирует вид области K для $m=2$ и $w=5$ (заштрихованный сектор). В случае $m=2$ условие принадлежности произвольного вектора (D_1, D_2) конусу K аналитически записывается очень просто:

$$\min_i \left\{ \frac{q_{1i}}{q_{2i}} \right\} \leq \frac{D_1}{D_2} \leq \max_i \left\{ \frac{q_{1i}}{q_{2i}} \right\}.$$

Для $m > 2$ подобная простота отсутствует из-за многомерного конуса $K(q)$. Но способ выяснения принадлежности произвольного вектора \mathbf{D} области K алгоритмизируется стандартными вычислительными процедурами, например симплекс-методом.

Нормирование коэффициентов матрицы q_{ki} и значений факторов D_k приводит к нормированным решениям преобразованной системы (1), что позволяет уменьшить на единицу размерность анализируемой области существования решения. Так, для важного в практических приложениях случая $m=3$ достаточно рассмотреть на плоскости выпуклый многоугольник с числом вершин не более w . И можно предложить несложные и эффективные алгоритмы отыскания вершин и ребер такого многоугольника по заданной матрице q_{ki} , чтобы иметь возможность для любого вектора \mathbf{D} указать, лежит ли он внутри или вне области существования решения изучаемой системы.

2. Пусть теперь для набора факторов среды \mathbf{D} заранее неизвестно, что все факторы D_k потребляются полностью. Тогда вместо системы равенств (1) выполняется система неравенств

$$q(\mathbf{n}) \leq \mathbf{D}. \quad (2)$$

Система неравенств (2) всегда имеет решение, при этом некоторые из факторов D_k могут «недопотребляться». Для любого решения системы (2) выполняется равенство

$$q(\mathbf{n}) = D_0, \quad (3)$$

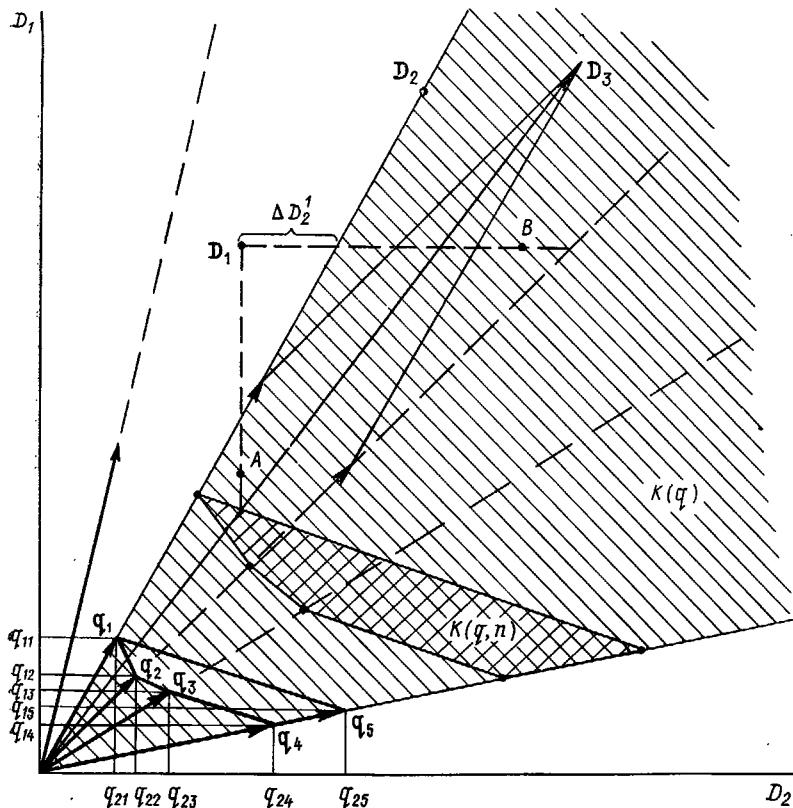


Рис. 1. Область существования сообщества в пространстве факторов среды.

На рисунке следует читать: вместо $D_1 - D^{(1)}$, $D_2 - D^{(2)}$, $D_3 - D^{(3)}$ $\Delta D_2^1 - \Delta D_2^{(1)}$; стрелка, ближайшая к оси D_1 , — q_6 .

где вектор D_0 лежит внутри параллелипипеда $P(D)$, ограниченного координатными плоскостями положительного октанта и параллельными им гиперплоскостями, проходящими через точку D_0 . Также можно утверждать, что все значения факторов D_0 , для которых выполняется равенство (3), лежат внутри конуса $K(q)$, определяемого матрицей q_{ki} . Следовательно, область возможных значений D_0 принадлежит пересечению параллелипипеда $P(D)$ и конуса $K(q)$ (для $m = 2$ указанное пересечение на рис. 2 заштриховано).

Для любых размерностей пространства факторов m и пространства видов w без труда можно рассчитать координаты точек пересечения конуса $K(q)$ и параллелипипеда $P(\mathbf{D})$ и, следовательно, можно указать границы потребления каждого из факторов, в которые заведомо входит потребление для любого решения системы (2) или (3). В случае $w=1$ потребляемые неполностью количества факторов однозначно рассчитываются через количество полностью потребляемого единственного субстрата (так как конус K

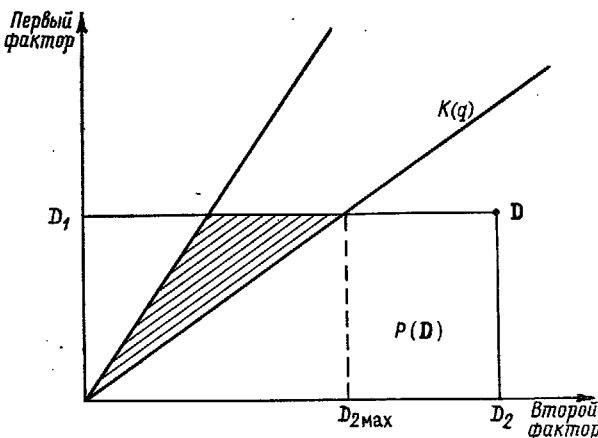


Рис. 2. Границы потребления факторов для системы неравенств $q(n) \leq D$.

в случае $w=1$ есть прямая, \mathbf{q} пересекается только с одной гранью параллелипипеда $P(\mathbf{D})$):

$$D_k = \frac{q_k}{q_{\text{полн}}} D_{\text{полн}}$$

Для случая $m=2$ на рис. 2 первый фактор может потребиться полностью и $0 < D_{01} \leq D_1$, второй фактор потребляется в пределах $0 < D_{02} \leq D_{2\text{max}}$.

Положение вектора \mathbf{D} внутри области K означает, что соответствующие этому вектору соотношения компонентов среды являются сбалансированными — существуют сообщества, потребляющие эти компоненты полностью. Если вектор \mathbf{D} лежит вне области существования сообщества K , то анализ его положения позволяет указать возможные способы модификации среды, приводящие к ее сбалансированности. Например, для точки $\mathbf{D}^{(1)}$ на рис. 1 горизонтальная штриховая траектория модификации среды (т. е. увеличение в ней фактора D_2) приводит к полной утилизации наличного количества фактора D_1 . Вертикальная штриховая линия соответствует возможному уменьшению фактора D_1 при условии полного потребления фактора D_2 .

Геометрическая интерпретация областей существования решений системы (1) и (2) без труда позволяет алгоритмизировать задачи по составлению сбалансированных ими при необходимости разбалансированных сред для произвольного количества потребляемых факторов m .

3. Область существования сообщества с фиксированной полной численностью $n = \sum_{i=1}^w n_i$ есть многогранник $K(q, n)$ с числом вершин не более w , вписанный в конус существования решений $K(q)$ и гомотетичный многограннику с вершинами в концах векторов потребностей $\mathbf{q}_i (i = \overline{1, w})$. Для $m = 2$ — это многоугольник (см. рис. 1).

4. Рассмотрим вместе с системой (1) некоторую целевую функцию $z = \sum_{i=1}^w p_i n_i$. Ее точный максимум или минимум на множестве решений каждой конкретной системы находится стандартными методами линейного программирования. Можно однако получить оценку, верную сразу для всех произвольных сообществ:

$$\min_i \left(p_i \frac{\sum_k D_k}{\sum_k q_{ki}} \right) \leq z \leq \max_i \left(p_i \frac{\sum_k D_k}{\sum_k q_{ki}} \right). \quad (4)$$

В частности, если все $p_i = 1$, то можно получить оценку для общей численности сообщества

$$\left(\sum_k D_k \right) \frac{1}{\max_i \sum_k q_{ki}} \leq n = \sum_i n_i \leq \left(\sum_k D_k \right) \frac{1}{\min_i \sum_k q_{ki}}.$$

Заметим, что сообщества, на которых достигаются верхние или нижние оценки, существуют.

Для сообществ, характеризуемых системой неравенств (2), верна оценка

$$0 \leq z \leq \max_i \left(p_i \frac{\sum_k D_k}{\sum_k q_{ki}} \right).$$

5. Роль различных видов сообщества не одинакова по отношению к области его существования. Вектора потребностей \mathbf{q}_i некоторых видов — назовем их определяющими — порождают ребра конуса K , для других видов эти вектора лежат внутри конуса или на его гранях. Элиминация из сообщества определяющих видов приводит к сужению области K , а отсутствие остальных видов не меняет K . Чтобы расширить область существования сообщества, можно интродуцировать в сообщество виды с определенными соотношениями потребностей q_{ki} . В примере, иллюстрирующем положение области K в случае $m = 2$ и $w = 5$ (см. рис. 1), для того,

чтобы точка $D^{(1)}$ вошла в сектор существования, достаточно включить в сообщество вид 6, для потребностей которого выполняется

соотношение $\frac{q_{16}}{q_{26}} \geq \frac{D_1^{(1)}}{D_2^{(1)}}$. Так, например, в задаче биологической

очистки воды, чтобы сообщество организмов ($i = \overline{1,5}$), потребляющих загрязняющие субстраты, могло утилизовать количество $D_1^{(1)}$ фактора 1, нужно увеличить на величину $\Delta D_2 \geq \Delta D_2^{(1)}$ содержание в среде фактора 2 (см. п. 2) или ввести в сообщество вид 6 с указанным выше соотношением потребностей.

Заметим, что и состояние среды, принадлежащее конусу существования решений K , может быть утилизовано сообществом не с любым набором видов. Например, вектор субстратов $D^{(3)}$ на рис. 1 не будет полностью реализован сообществом, в котором отсутствует вид 1.

Ребро конуса K может порождаться более чем одним определяющим вектором потребностей (т. е. ранг матрицы q_{ki} оказывается меньше m). Это означает, что несколько векторов потребностей q_i коллинеарны, (например, q_4 и q_5 на рис. 1). Область K не меняется и при элиминации некоторых из них. Для коллинеарных (не обязательно определяющих) видов потребности в факторах среды пропорциональны, т. с. q_{ki}/q_{li} одинаковы для всех i . И для данной группы видов выполняются фиксированные стехиометрические соотношения для квот потребляемых субстратов. Например, для всех планктоидных микроводорослей часто принимается соотношение содержания в клетке фосфора к азоту и углероду 1 : 15 : 100 [9]. В случае действительно постоянных стехиометрических соотношений для потребностей q_{ki} конус K вырождается в прямую. И ориентированный на тотальное выполнение стехиометрических соотношений расчет среды (например, состава минеральных удобрений для интенсификации роста естественного растительного корма в рыбоводных водоемах) приводит к жестким соотношениям ее компонентов. Существование естественных сообществ в широком диапазоне соотношений компонентов среды и непосредственные измерения парциальных потребностей, например в альгологии, констатирующие широкую лабильность стехиометрических соотношений [7], заставляют ориентироваться на видоспецифичность стехиометрических отношений и невырожденность области существования сообщества $K(q)$.

6. В п. 2 были указаны границы возможного потребления факторов сообществом с заданной лимитационной структурой q_{ki} . Можно высказать гипотезу, позволяющую более конкретно обозначить величины потребления в пределах допустимых диапазонов. Гипотеза состоит в довольно естественном предположении о том, что из всех допустимых балансовыми равенствами состояний сообщества в действительности осуществляется состояние, максимально использующее доступные ресурсы. Это предположение можно назвать принципом полного потребления (ППП). Эвристи-

чески ППП равносилен принципу максимальной экспансии живого (которой, естественно, сопутствует максимальное вовлечение в жизненный оборот биотических субстратов). Уместно также согласиться на первый биогеохимический закон В. И. Вернадского [3], согласно которому «биогенная миграция атомов стремится к своему максимальному проявлению».

Таким образом, согласно ППП для значений факторов внутри конуса K полностью потребляются все факторы. Для вектора D_1 , лежащего вне конуса, осуществляются решения системы (2), реализующие максимальные из допустимых пределов значения факторов, лежащие на границе конуса K . Например, в случае $m=2$ (см. рис. 2) осуществляется сообщество, потребляющее набор факторов ($D_1, D_{2 \max}$). Напомним, что значение D_k складывается из содержащегося в среде пула вещества k и запасов этого вещества в организмах сообщества.

Признание ППП имеет большое значение для возможных вариантов видовой структуры сообщества: поскольку, согласно ППП, имеющиеся в наличии количества факторов для точек внутри и на границе конуса должны потребляться полностью, оказывается, что факторы среды \mathbf{D} могут жестко определять состояние сообщества n .

Определяющие виды сообщества, как и виды, для которых векторы потребностей q_i лежат в гранях (но не обязательно на ребрах) конуса K обладают дополнительными к обсуждавшимся в п. 5 выделенными свойствами. Вообще говоря, допустимым точкам области K соответствуют целые множества решений системы (1) — всевозможные линейные комбинации из w векторов потреб-

ностей q_i , а именно $\sum_{i=1}^w n_i q_i = \mathbf{D}$. Если вектор \mathbf{D} лежит на грани раз- мерности l конуса $K(l=\overline{1,m-1})$, то он обязательно реализуется только векторами потребностей q_i , лежащими в этой грани. Как правило, таких векторов ровно l , т. е. меньше чем m . Исключения составляют компланарные вектора q_i для видов с потребностями, пропорциональными для некоторых из m факторов среды. На математическом языке это проявляется в том, что ранг матрицы, соответствующей подпространству из l факторов с пропорциональными потребностями, оказывается меньшим чем l . Таким образом, неопределенность решения системы (1) для параметра \mathbf{D} , лежащего на границе области K (грани размерности l), отсутствует — соответствующее решение единственно и включает, как правило, не более $l < m$ видов с ненулевыми числennostями. В частности, для вектора \mathbf{D} , принадлежащего ребру конуса K (грани разме- рности l), при условии отсутствия видов с пропорциональными потребностями (т. е. отсутствия более одного коллинеарного указанному ребру вектора потребностей q_i) решение системы оказывается моновидовым: $n = \{0,0, \dots, n,0, \dots, 0\}$, т. е. ненулевую чи- сленность $n = D_k/q_{ki}$ (решение единственно, поскольку все D_k про- порциональны q_{ki}) имеет один вид j , для которого вектор потреб-ностей q_j определяет рассматриваемое ребро. Мы пришли

к выводу, что в пространстве факторов среды есть поверхности (границы конуса K), где обязательно осуществляется исключение видов из сообщества, причем в более сильной, чем требует принцип конкурентного исключения, форме — m субстратов реализуются сообществом, состоящим не более чем из $l < m$ видов (при условии отсутствия подпространств в R^m с пропорциональными потребностями видов). В частности, есть линии (ребра конуса K), субстрат на которых реализуется обязательно единственным одновидовым сообществом. Указанный вывод подсказывает один из путей управления видовой структурой сообщества. Пусть требуется модифицировать сообщество из w видов, существующих на m субстратах так, чтобы в нем преобладали особи выделенной группы из $l < m$ видов. Нужная группа будет составлять сообщество, реализующее среду \mathbf{D} , которая принадлежит грани, задаваемой векторами потребностей l видов именно этой группы. Так, для точки $\mathbf{D}^{(2)}$, приведенной на рис. 1, сообщество состоит только из организмов вида 1.

Назовем описанные решения системы (1), соответствующие значениям параметра \mathbf{D} с границы области K , базисными. Базисные решения обладают еще одним важным свойством — они в определенном смысле сохраняются при небольших вариациях параметра \mathbf{D} . Всдем в пространствах R^w и R^m расстояние между всекторами по правилу: $\rho(\mathbf{x}, \mathbf{y}) = \sum_s |x_s - y_s|$. Тогда, если точка \mathbf{D}^*

близка к точке \mathbf{D} с поверхности конуса K (причем \mathbf{D}^* может находиться как внутри, так и снаружи конуса), то решение $\mathbf{n}(\mathbf{D}^*)$ системы (1) (или системы $q(n) \leq D^*$ для точек вне конуса) оказывается близким к базисному решению $\mathbf{n}(\mathbf{D})$ (доказательство сдерживается в приложении).

Для точек внутри области K это свойство непрерывности обратного преобразования $q^{-1}(\mathbf{D}) = \mathbf{n}$ не выполняется. Каждой из двух близких точек внутренности конуса K соответствуют неединственные решения системы (1). И в этих множествах решений $\mathbf{n}(\mathbf{D}^{(1)})$ и $\mathbf{n}(\mathbf{D}^{(2)})$ могут обнаруживаться весьма далекие друг от друга видовые структуры. Заметим, что прямое преобразование $q(\mathbf{n}) = \mathbf{D}$ непрерывно, т. е. близким сообществам всегда соответствуют близкие наборы потребленных факторов.

Заметим, что в случае единственного потребляемого субстрата ($m = 1$) конус K , имеющий вид единственной прямой, не порождает выделенных определяющих видов и базисные решения отсутствуют. Для двух субстратов ($m = 2$) базисные решения могут включать один из двух (из общего количества w) видов — вид с наибольшим или с наименьшим отношением q_{1i}/q_{2i} . Для большего количества субстратов ($m = 3$) ППП в форме, где требуется наибольшее допускаемое системой (2) потребление каждого фактора D_k , уже не определяет состояние сообщества однозначно, хотя и сокращает набор допустимых состояний. Это обусловлено тем, что, как правило, возможные максимумы потребления отдельных факторов достигаются при различающихся базисных состояниях \mathbf{n} . Поэтому выбор состояния требует дополнительных по-

отношение к уже высказанным ранее предложению (см. заключение).

Существенно, что для реализации базисного решения вектор среды не обязательно должен оказаться вблизи границы конуса K . Например, при справедливости ППП базисными с необходимостью оказываются решения задачи (3) $q(p) \leq D$ при $m=2$ и при наличии строгого неравенства хотя бы для одной компоненты вектора D , т. е. наличие избыточных (не полностью потребляемых) факторов в этом случае влечет редукцию сообщества к базисному состоянию.

Указанное свойство процесса потребления хорошо иллюстрируется явлением эвтрофирования. Это явление может быть описано как выход вектора факторов D из конуса $K(q)$, где все факторы должны быть потреблены полностью, в область, где какие-либо факторы полностью потреблены быть не могут. Например, на рис. 1 переход из точки A в точку $D^{(1)}$ соответствует невозможность полного потребления фактора D_1 (например, фосфора), при этом осуществляется базисное решение — моновидовое сообщество из организмов вида 1 с наибольшим в сообществе значением отношения q^P/q^N . И есть два пути возвращения к многовидовому сообществу: снижение фосфорной нагрузки (возвращение из $D^{(1)}$ в A) или увеличение в среде полностью потребляемого биогена D_2 (например, азота). Это путь из $D^{(1)}$ в точку B на иллюстрирующем рис. 1.

7. Для каждой внутренней точки области K среди множества соответствующих ей решений всегда существует так называемое опорное решение. В опорном решении ненулевые численности имеют не более чем m видов (теорема Карапедори [2]). Так, для точки $D^{(3)}$ на иллюстрирующем рисунке сообщество может быть реализовано линейной комбинацией двух видов, например первого и второго: $n_1 q_1 + n_2 q_2 = D^{(3)}$ как, впрочем, и комбинациями видов 1 и 3, 1 и 4, 1 и 5 и многими непарными комбинациями видов. Мы видим, что требуемое принципом конкурентного исключения решение — m видов, потребляющих m субстратов — всегда существует. Однако в отличие от базисных решений для заданного вектора внешних факторов D , кроме опорного, притом неединственного опорного решения, существуют и множество других неопорных решений, поэтому анализ системы (1) для внутренних точек области существования решения K не приводит с обязательностью к конкурентному исключению видов.

Также заметим, что внутри конуса K есть линии (прямые, содержащие внутренние вектора потребностей q) и поверхности (гиперплоскости, содержащие указанные прямые), наборы факторов, на которых могут быть реализованы частью сообщества из $l < m$ видов (l — размерность соответствующей гиперплоскости в пространстве R^m). Однако в отличие от границ конуса K , где l — обязательное число видов в реализующем сообществе, точки внутри конуса могут быть утилизованы и сообществом с любым числом видов от l до w .

8. Имея в виду общий случай — систему неравенств $q(\mathbf{n}) \leq \tilde{\mathbf{D}}$, зададимся вопросом о том, насколько существенны различные компоненты D_k вектора \mathbf{D} для отыскания состояния сообщества \mathbf{n} . Назовем фактор k , потребляемый сообществом полностью, лимитирующим и соответственно недопотребляемый фактор — нелимитирующим.

Внутри области $K(q)$ при справедливости ППП все факторы — лимитирующие. Вне конуса K факторы становятся неравноценными для сообщества. На примере случая $m=2$ (см. рис. 1) видим, что сверху от сектора K лимитирующим будет фактор D_2 : этот фактор может быть потреблен полностью при недопотреблении фактора D_1 , а для полного потребления D_1 требуется обязательное увеличение содержания в среде D_1 . Для точек ниже области K лимитирующим будет фактор D_2 . Для выявления лимитирующих и нелимитирующих факторов при произвольном количестве факторов m можно воспользоваться несложными расчетами, основанными на наглядной геометрической интерпретации: лимитирующими будут те факторы, для которых конус $K(q)$ пересекается с гранью параллелипеда $P(\mathbf{D})$ (см. п. 2 и рис. 2), перпендикулярной оси D_k и содержащей точку \mathbf{D} ; определение нелимитирующих факторов альтернативно (на рис. 2 фактор D_1 — лимитирующий и D_2 — нелимитирующий). Расчеты связаны с выяснением наличия точек пересечения ребер q_j конуса $K(q)$ с гранями $D_k = \text{const}$ в пространстве R^m и легко алгоритмизируются. Можно предложить и иной способ. Решим любым из стандартных методов задачу линейного программирования: для любого k отыскать $\min_i \{D_k - \sum_i q_{ki} n_i\} = M_k$. Если $M_k = 0$, то фактор k — лимитирующий, а если $M_k > 0$ — нелимитирующий.

Представление о лимитирующих и нелимитирующих факторах полезно ввиду справедливости следующего утверждения.

Принцип лимитирующего звена: система (2) $q(\tilde{\mathbf{n}}) \leq \tilde{\mathbf{D}}$ равносильна системе (4) $q(\mathbf{n}) = \tilde{\mathbf{D}}$, которая получается из (2) вычеркиванием строк с нелимитирующими компонентами вектора факторов \mathbf{D} , при этом для системы (2) обязательно существует хотя бы один лимитирующий фактор (поскольку неограниченный конус $K(q)$ обязан пересечься с ограниченным параллелипедом $P(\mathbf{D})$ по какой-либо грани).

Согласно принципам полного потребления и лимитирующего звена численности видов сообщества \mathbf{n} определяются только лимитирующими факторами.

Заметим, что принцип лимитирующего звена для случая потребления $m=2$ факторов единственным видом эквивалентен принципу минимума Либиха, согласно которому функционирование сообщества определяется фактором, находящимся в минимуме. А именно, вне конуса K выполняются условия

$$\frac{D_1}{D_2} < \min_i \left\{ \frac{q_{1i}}{q_{2i}} \right\} \quad (5)$$

и лимитирует фактор D_1 или

$$\frac{D_1}{D_2} > \max_i \left\{ \frac{q_{1i}}{q_{2i}} \right\} \quad (6)$$

и лимитирует фактор D_2 .

Условия (5) и (6) можно записать в виде $D_1/q_{1j} < D_2/q_{2j}$, или $D_1/q_{1j} > D_2/q_{2j}$, где j номера видов, доставляющих минимум или максимум в (5) и (6). Теперь для уточнения либиховской формулировки принципа минимума введем определение: в случае единственного потребляющего вида в минимуме находится тот фактор k , для которого величина D_k/q_k будет наименьшей (отметим два важных момента: эта величина имеет смысл численности, обеспечивающей наличием количеством D_k фактора k , и сравнение по величине факторов D_k между собой осмысленно только относительно величин потребностей q_{ki} видов сообщества в этих факторах). Видим, что в этом случае фактор, находящийся в минимуме, будет лимитирующим и наоборот. Таким образом, приведенную выше формулировку принципа лимитирующего звена можно считать обобщением (на случай произвольных m и w) принципа минимума Либиха, при этом скорее всего интерпретация через «минимумы факторов» становится неосмыслимой.

Существование конуса $K(q)$ снимает конфронтацию между принципами Либиха и Митчерлиха. Вне конуса существенны не все потребляемые факторы, а функционирование сообщества определяется частью из них — лимитирующими факторами («находящимися в минимуме») по Либиху. Внутри конуса $K(q)$ лимитирующими являются все факторы, и каждый из них, согласно точке зрения Митчерлиха, влияет на численности видов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ взаимосвязи между видовой (n), лимитационной (q_{ki}) и «потребительской» (D) структурами сообщества проведен на основе законов сохранения (1) для потребления из среды субстратно-энергетических факторов. Как обычно, в естествознании законы сохранения не определяют однозначно разрешенные состояния исследуемой системы (число законов, как правило, меньше числа степеней свободы системы), но строго фиксируют запреты на состояния. Чтобы из множества всех допустимых законами сохранения состояний выбирать те, что осуществляются в реальности, необходимо привлечение каких-либо дополнительных законов природы. Отыскание таких законов позволит более полно, чем проведенный анализ системы (1), решить задачу по управлению видовой структурой сообщества.

В качестве способа выбора реальных состояний традиция естествознания часто предлагает экстремальные принципы. В экологии встречается целый ряд функционалов $I(n)$, экстремизация которых приводит к нужному отбору. Это, например, линейные функционалы полной численности $n = \sum_i n_i$ или полной биомассы

$B = \sum_i b_i n_i$ сообщества. Заметим, что применение линейных функционалов обязательно приводит к опорным решениям в качестве экстремалей, т. е. влечет за собой принцип конкурентного исключения. Также в теоретической экологии находят обоснование нелинейные функционалы, например логарифм числа допустимых структурой сообщества преобразований $I(n) = \sum_i n_i \lg p_i$, связанное с разнообразием и устойчивостью сообщества.

Для нелинейных функционалов экстремум может осуществляться и на неопорных решениях, т. е. вера в принцип сосуществования видов заставляет отдать предпочтение нелинейным функционалам. В качестве обоснования функционала, связанного с «потребительскими» свойствами сообщества, может быть предложено одно из возможных обобщений принципа полного потребления ресурсов среды: величина «недопотребления» субстратов $L = \sum_k a_k (D_k - \sum_i q_{ki} n_i)$ должна быть минимальной.

Здесь D_k — параметры, n_i — решения системы $q(n) \leq \mathbf{D}$, a_k — связанные с лимитационной структурой q_{ki} весовые множители, учитывающие неодинаковую роль различных субстратов в функционировании сообщества (например, величина, обратная средней по сообществу потребности в факторе k : $1/a_k = \sum_i n_i q_{ki} / \sum_i n_i$).

Выбор функционала $I(n)$, уточнение с его помощью выбора существенных (лимитирующих) факторов для системы (1) и отыскание однозначной функции видовой структуры $n(\mathbf{D})$ для заданной матрицы q_{ki} — задачи последующего теоретического исследования.

Предложенный анализ интересен лишь для случая $m \geq 2$, т. с. при наличии нескольких, видимо, незаменимых ресурсов. Условию существенности для функционирования нескольких взаимонезаменимых ресурсов удовлетворяют практически только сообщества автотрофных или некоторых гетеротрофных одноклеточных организмов.

Заметим, что в работах Н. С. Абросова [1] и С. М. Семенова [11] проведен анализ структуры многовидового сообщества гетеротрофных микроорганизмов, растущих на многокомпонентном субстрате при непрерывном культивировании. Анализ исходит из свойств плотностных скоростей роста видов β_{ki} и плотностных скоростей поглощения c_{ki} . Близкие идеи развиваются и Д. Тилман [14], рассматривая при этом различные типы ресурсов — взаимозаменимые, комплементарные, antagonистические, незаменимые. В отличие от указанных работ, в настоящей работе анализ выполнен для накопительных культур без каких-либо предположений о форме уравнений динамики видов и основан на потребностях видов q_{ki} , которые однозначно связаны с указанными скоростями: $q_{ki} = c_{ki} / \beta_{ki}$.

Концепция потребностей видов в факторах среды требует тщательного осмыслиения. Организменные квоты очень лабильны, они

зависят от стадий роста (например, за счет субстратов или за счет внутренних запасов [8]) и от многоного другого. Необходимо обнаружение для биологических видов стадий и условий функционирования с инвариантными потребностями. Также крайне важна разработка экспериментальных методик их измерения. Труд, затраченный на введение концепции потребностей в экологическую практику, видимо, не пропадет даром, поскольку уже настоящее исследование вскрывает важную роль понятия потребности в решении задач экологии сообществ.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Проведем доказательства для случая $m = 2$. Пусть $D^* \in K$, $D \in \Gamma$, где Γ — грань конуса K , $K = K' \cup \Gamma$ (рис. 3). Из рисунка видно, что для того, чтобы точка $D^* = \sum_{q_i \in K'} n_i q_i + n_1 q_1$ ($q_1 \in \Gamma$) лежала в δ -окрестности грани

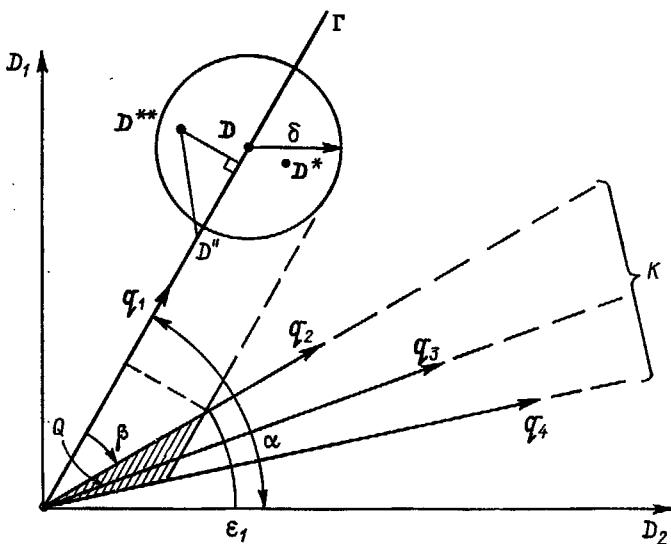


Рис. 3. Иллюстрация близости к базисному решению.

ницы, необходимо и достаточно, чтобы вектор $q \in \sum_{q_i \in K'} n_i q_i \equiv Q$ (заштрихованная область). Замечая, что норма всех векторов из Q меньше $\epsilon_1(\delta, K) = C(K)\delta = \frac{1}{\sin \beta} \delta \rightarrow 0$ ($\delta \rightarrow 0$), делаем вывод: $n_i \rightarrow 0$ ($\delta \rightarrow 0$). Далее, так как $D = n_{10}q_1$ и $D' = n_1q_1$, $|n_{10} - n_1| \|q_1\| = \|D'D\| < \|DD^*\| + \|D^*D'\| = \|DD^*\| + \|q'\| \leq \delta + \delta C$, получаем $|n_{10} - n_1| \rightarrow 0$ ($\delta \rightarrow 0$). Последнее и доказывает близость решений $(n_{10}, n_{20}, n_{30}, \dots)$ и (n_1, n_2, n_3, \dots) .

Пусть теперь $D^{**} \notin K$ (рис. 3). Ясно, что для точки $D'' \in K$ существует решение $n''_1 q_1 = D''$. Поскольку $\|DD'\| < \|DD^*\| + \|D^*D'\| < \delta + C_1 \delta$ ($C_1 = \frac{1}{\cos x}$) (подразумевается $\alpha \neq \pi/4$, т. е. $\exists \delta(D) \subset R_m^+$), то $|n''_1 - n_1| \rightarrow 0$ ($\delta \rightarrow 0$), где $n_1 q_1 = D$ и $n''_1 q_1 = D'' \leq D^{**}$, т. е. n''_1 является решением системы неравенств.

Заметим, что в случае $m > 2$ доказательство теряет свою наглядность. Общая схема такая же: б окрестность точки D задает некоторое ограничение на норму вектора $q' \in K = K'/\Gamma$ и, следовательно, $\|q'\| \rightarrow 0$ ($\delta \rightarrow 0$), $n_i \rightarrow 0$ ($\delta \rightarrow 0$), если $q_i \in K/\Gamma$.

Далее, так как $D^* = \sum_{i=1}^l n_i q_i + q' q_l \in \Gamma$ и $DD' = (n_{10} - n_1) q_1 + \dots + (n_{l0} - n_l) q_l = q' + DD^* \rightarrow 0$ ($\delta \rightarrow 0$). Воспользовавшись правилом Крамера (так как вектора q_1, \dots, q_l независимы), заключаем, что $n_{i0} \rightarrow n_i \rightarrow 0$ ($\delta \rightarrow 0$) $\forall i \leq l$.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абросов Н. С. К теории трофической конкуренции.— В кн.: Анализ динамики роста биологических объектов.— Новосибирск: Наука, 1978, с. 38—49.
2. Введение в нелинейное программирование.— М.: Наука, 1985. 263 с.
3. Вернадский В. И. Очерки геохимии.— В кн.: Биосфера. М.: Наука, 1983. 422 с.
4. Левич А. П. Структура экологических сообществ.— М.: Изд-во МГУ, 1980.— 180 с.
5. Левич А. П. Теория множеств, язык теории категорий и их применение в теоретической биологии.— М.: Изд-во МГУ, 1982.— 190 с.
6. Левич А. П., Носов В. Н., Смирнов Н. А. Теоретико-категориальная модель структуры экологического сообщества с учетом внешних факторов.— В кн.: Человек и биосфера. М.: Изд-во МГУ, 1983, вып. 8, с. 68—77.
7. Левич А. П., Любимова Е. Д., Марташвили Г. Ш. Видовая структура и потребление субстратно-энергетических факторов в лабораторных альгоценозах.— В кн.: Экологический прогноз. М.: Изд-во МГУ, 1986, с. 69—103.
8. Левич А. П., Ревкова И. В., Булгаков Н. Г. Процесс «потребление—рост» в культурах микроводорослей и потребности клеток в компонентах минерального питания.— В кн.: Экологический прогноз. М.: Изд-во МГУ, 1986, с. 132—139.
9. Максимова М. П. Минеральное питание и проблема обеспеченности фитопланктона питательными солями.— Обзорная информация ЦНИИ-ТЭИРХ. Серия: промысловая океанология. М., 1977, вып. 1. 39 с.
10. Михайловский Г. Е. Оценка состояния пелагических сообществ и их мониторинг. Научные докл. высшей школы. Биологические науки. М., 1982, № 12, с. 54—76.
11. Семенов С. М. О модели совместного культивирования группы видов гетеротрофных организмов.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1981, т. 4, с. 122—130.
12. Ghilagor A. M. The paradox of the plankton reconsidered; or why do species coexist? — Oikos, 1984, vol. 43, p. 46—52.
13. Hutchinson G. E. The paradox of the plankton.— Am. Mat., 1961, vol. 95, p. 137—145.
14. Tilman D. Resource competition and community structure. New Jersey, Princeton, 1982. 290 p.

BIOLOGICAL SPECIES DEMAND IN NUTRIENT COMPONENTS AND CONSUMPTION OF ENVIRONMENTAL FACTORS BY AN ECOLOGICAL COMMUNITY

A. P. Levich, A. B. Lebed

Moscow State University

Very weak limitations on an ecological community structure, implying the necessity to adhere to the law of conservation of environmental substrate-energy factors consumed by organisms, allow for a number of estimations of species numbers in the community and of the consumed factor quantities. If the matrix of a community species demands in each factor is known, one is in a position to identify (1) environmental factor spatial domain where factor consumption might be complete; (2) the ways to modify the environment to make the consumption complete in case of an incomplete consumption; (3) limits of probable full community numbers or biomass for any point of the accessible factor domain; (4) species, whose removal from the community narrows the domain of completely consumed factors, as well as species demand characteristics the addition of which makes the domain as broad as required; (5) the values of environmental factors the complete consumption of which results in the only possible version of the species structure, when the competitive removal of species is fierce; (6) environmental factors limiting and non-limiting the community functioning.

The principles of a complete consumption of environmental factors and limiting link of the ecosystem have been formulated, and the issue on the possibility of species structure management is set forth.

ВЛИЯНИЕ ВРЕДИТЕЛЯ НА ВОЗРАСТНУЮ ДИНАМИКУ ЛЕСА: ПРОСТЕЙШИЕ МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ

М. Я. Антоновский, У. Кларк

Международный институт прикладного системного анализа, Австрия

Ю. А. Кузнецов

Научно-исследовательский вычислительный центр АН СССР

ВВЕДЕНИЕ

В рамках математической экологии, насколько известно авторам, до последнего времени не изучалось влияние насекомых-вредителей на возрастную динамику лесных фитоценозов. Моделированию возрастной динамики одновидового лесного сообщества, не подверженного воздействию вредителя, были посвящены работы [5, 7]. Динамические свойства системы фитофаг—фитоценоз в предположении возрастной и видовой однородности фитоценоза могут быть извлечены из теоретических работ по динамике систем хищник—жертва [1, 2]. В настоящей работе нами предпринята попытка совместить эти два подхода и исследовать простейшие модели разновозрастного фитоценоза, подверженного воздействию вредителя—фитофага.

Простейшей моделью, позволяющей изучать возрастную динамику одновидового фитоценоза, по-видимому, является модель [7], описывающая изменение во времени численностей всего двух возрастных классов — «молодых» и «старых» деревьев. Она имеет вид:

$$\begin{cases} \dot{x} = \rho y - \gamma(y) x - fx, \\ \dot{y} = fx - hy, \end{cases} \quad (A_0)$$

где x и y — число молодых и старых деревьев соответственно на единице площади. Динамика возрастных классов описывается матрицей Лесли с положительными элементами ρ , f , h и функцией $\gamma(y)$, отвечающей угнетающему воздействию старых деревьев на молодые. Следуя [7], предположим, что для роста молодых деревьев имеется оптимум при промежуточной плотности деревьев старшего возраста. В этом случае в качестве $\gamma(y)$ можно взять, например, функцию

$$\gamma(y) = a(y - b)^2 + c$$

(рис. 1). Пусть $s = f + c$.

Модель (A_0) служит исходной для нашего анализа. Напомним ее свойства [7]. Масштабной заменой переменных (x, y) , па-

раметров (a, b, c, ρ, f, h) и времени система (A_0) приводится к «безразмерному» виду:

$$\begin{cases} \dot{x} = \rho y - (y - 1)^2 x - sx, \\ \dot{y} = x - hy. \end{cases} \quad (0.1)$$

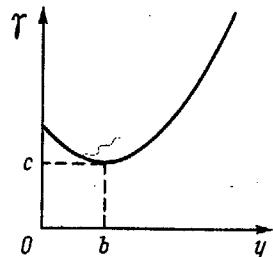


Рис. 1. Зависимость смертности «молодых» деревьев от плотности «старых».

Мы сохранили старые обозначения для новых переменных и параметров.

Параметрический портрет системы (0.1) на плоскости параметров (ρ, h) при фиксированном значении параметра s пред-

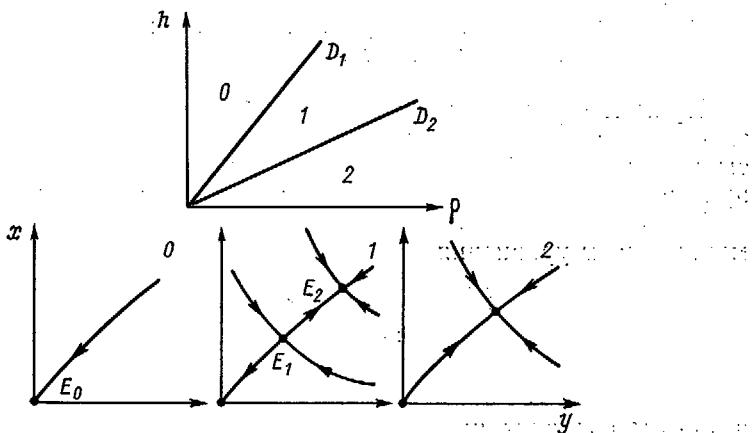


Рис. 2. Параметрический портрет системы (0.1) с соответствующими фазовыми портретами.

ставлен на рис. 2. Там же изображены соответствующие грубые фазовые портреты.

Точка $E_0 = (0,0)$ всегда является положением равновесия системы (0.1). Это равновесие единственное и устойчиво в области 0, выше линии

$$D_1 = \{(\rho, h) : \rho = sh\}.$$

На линии D_1 происходит рождение пары равновесий — седла E_1 и устойчивого узла E_2 . Координаты $E_1 = (x_1, y_1)$ и $E_2 = (x_2, y_2)$

в области 1 даются формулами

$$y_{1,2} = 1 \pm \sqrt{\frac{p - sh}{h}}, \quad x_{1,2} = hy_{1,2}. \quad (0.2)$$

На прямой

$$D_2 = \{(p, h) : p = (s + 1)h\}$$

равновесие E_1 сливаются с E_0 и исчезает из положительного квадранта, в то время как E_2 продолжает существовать в области 2 и остается устойчивым.

Таким образом, в области 2 система (0.1) из любых начальных условий приходит в стационарное состояние с постоянным возрастным составом (равновесие E_2). В области 1 между линиями D_1 и D_2 система демонстрирует своеобразный эффект нижней критической численности: достаточно сильное однократное снижение численности любого из возрастных классов приводит к деградации системы (равновесие E_0). Границей начальных данных, приводящих к деградации, служат сепаратрисы, входящие в седло E_1 . Наконец, в области 0 стационарное существование фитоценоза становится невозможным.

Введем теперь в модель (A_0) насекомого-вредителя. При этом возможны две простейшие крайние ситуации:

- 1) вредитель питается только молодыми деревьями (поросятъю);
- 2) вредитель базируется на старых деревьях.

Примем следующие гипотезы: при отсутствии пищи вредитель экспоненциально вымирает, отношения фитофаг—фитоценоз описываются билинейными членами. Такие предположения делаются при моделировании систем типа хищник—жертва (см. [2]).

Тогда для случая, когда вредитель питается только поросятъю, мы получаем уравнения

$$\begin{cases} \dot{x} = py - \gamma(y)x - fx - Axz, \\ \dot{y} = fx - hy, \\ \dot{z} = -\varepsilon z + bxz, \end{cases} \quad (A_1)$$

а для второго случая:

$$\begin{cases} \dot{x} = py - \gamma(y)x - fx, \\ \dot{y} = fx - hy - Ayz, \\ \dot{z} = -\varepsilon z + byz. \end{cases} \quad (A_2)$$

Здесь z — численность вредителя на единичной площади и члены с xz и yz описывают взаимодействие вредителя с растениями.

Задача настоящей работы состоит в изучении динамики систем (A_1) и (A_2), их сравнении с динамикой системы (A_0) и между собой. В конце работы мы интерпретируем полученные результаты в биологических терминах и намечаем возможные пути усложнения моделей (A_1) и (A_2).

Основным инструментом нашего исследования является теория бифуркаций динамических систем и ее численные методы. Описание вычислительных алгоритмов вынесено в отдельное приложение. Основные понятия теории бифуркаций мы считаем известными читателю и используем без пояснений.

1. РЕЗУЛЬТАТЫ АНАЛИЗА МОДЕЛИ A_1

Линейной заменой переменных, параметров и времени система (A_1) приводится к виду

$$\begin{cases} \dot{x} = \rho y - (y - 1)^2 x - sx - xz, \\ \dot{y} = x - hy, \\ \dot{z} = -\varepsilon z + bxz, \end{cases} \quad (1.1)$$

где для новых переменных и параметров сохранены старые обозначения. Смысл параметров ρ , s и h тот же, что и в системе (0.1).

Любое решение системы (1.1) с неотрицательными начальными данными при $t=0$ целиком неотрицательно при $t>0$.

В первом октанте

$$\mathbb{R}_+^3 = \{(x, y, z) : x, y, z \geq 0\}$$

у системы (1.1) могут существовать от одного до четырех положений равновесия. Начало координат $E_0 = (0, 0, 0)$ — всегда положение равновесия. В инвариантной плоскости $z=0$, в которой система (1.1) совпадает с системой (0.1), может быть одно или два равновесия с ненулевыми (x, y) -координатами. Как и в системе (0.1), в системе (1.1) на прямой

$$D_1 = \{(\rho, h) : \rho = sh\} \quad (1.2)$$

в плоскости параметров ρ и h при фиксированных значениях остальных параметров происходит рождение пары равновесий:

$$E_1 = (x_1, y_1, 0), \quad E_2 = (x_2, y_2, 0),$$

где выражения для $x_{1,2}$ и $y_{1,2}$ приведены во введении (формула (0.2)).

На линии

$$D_2 = \{(\rho, h) : \rho = (s + 1)h\} \quad (1.3)$$

равновесие E_1 сливаются с E_2 и исчезает из \mathbb{R}_+^3 .

Кроме равновесий E_j , $j = 0, 1, 2$, в системе (1.1) возможно существование еще одного положения равновесия:

$$E_3 = \left(\frac{\varepsilon}{b}, \frac{\varepsilon}{bh}, \frac{\rho - sh}{h} - \left(\frac{\varepsilon}{bh} - 1 \right)^2 \right).$$

Оно появляется в \mathbb{R}_+^3 справа от линии:

$$S = \left\{ (\rho, h) : \frac{\rho - sh}{h} - \left(\frac{\varepsilon}{bh} - 1 \right)^2 = 0 \right\}, \quad (1.4)$$

проходя «сквозь» плоскость $z=0$ и «на мгновение» сливаясь там с равновесием E_1 (или E_2). Линия S касается в точке

$$M = \left(\frac{\varepsilon}{b}, \frac{\varepsilon}{b} \right)$$

линии D_1 и лежит целиком ниже нее. Точка M делит линию S на две части: S_1 и S_2 . Равновесие E_3 сливается на S_1 с равновесием E_1 , а на S_2 — с равновесием E_2 .

Линии перестроек положений равновесия D_1 , D_2 и S задают «скелет» параметрического портрета системы (1.1), который изображен на рис. 3 вместе с фазовыми портретами, реализующимися в соответствующих областях. Кроме описанных бифуркаций положений равновесия, в системе происходит рождение и разрушение автоколебаний (устойчивого предельного цикла).

Опишем несколько подробнее, что происходит при изменении параметров (ρ, h) с фазовым портретом системы (1.1).

В области 0 существует единственное положение равновесия E_0 , которое асимптотически устойчиво. При переходе через линию D_1 из области 0 в область 1 рождаются равновесия E_1 и E_2 , причем E_1 является седлом с одномерным неустойчивым и двумерным устойчивым инвариантными многообразиями (сепаратрисами), а E_2 — устойчивым узлом. Двумерное устойчивое многообразие седла E_1 служит границей областей притяжения узлов E_0 и E_2 . При переходе из области 1 в область 2 через линию D_2 равновесие E_1 сливается с равновесием E_0 , и в системе остается одно устойчивое равновесие E_2 .

Переход из области 2 в область 3 сопровождается появлением положения равновесия E_3 в первом октанте. Равновесие E_3 при этом устойчиво, а E_2 меняет свой характер — становится седлом с одномерным неустойчивым многообразием, выходящим в положительный октант, и двумерным устойчивым, лежащим в плоскости $z=0$. Аналогичное событие происходит и при переходе через линию S_2 из области 1 в 4, с той разницей, что одновременно продолжает существовать седло E_1 .

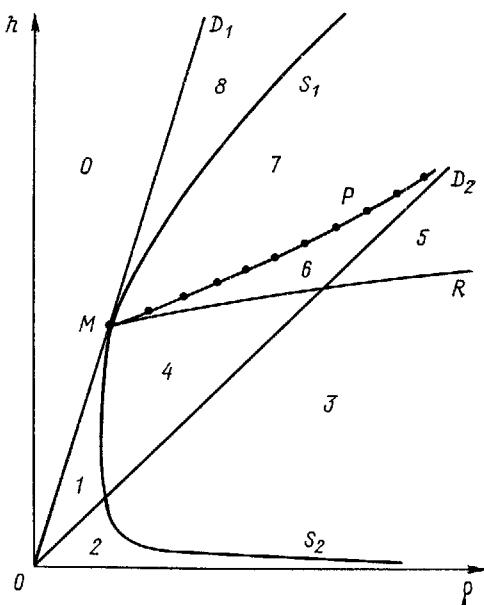
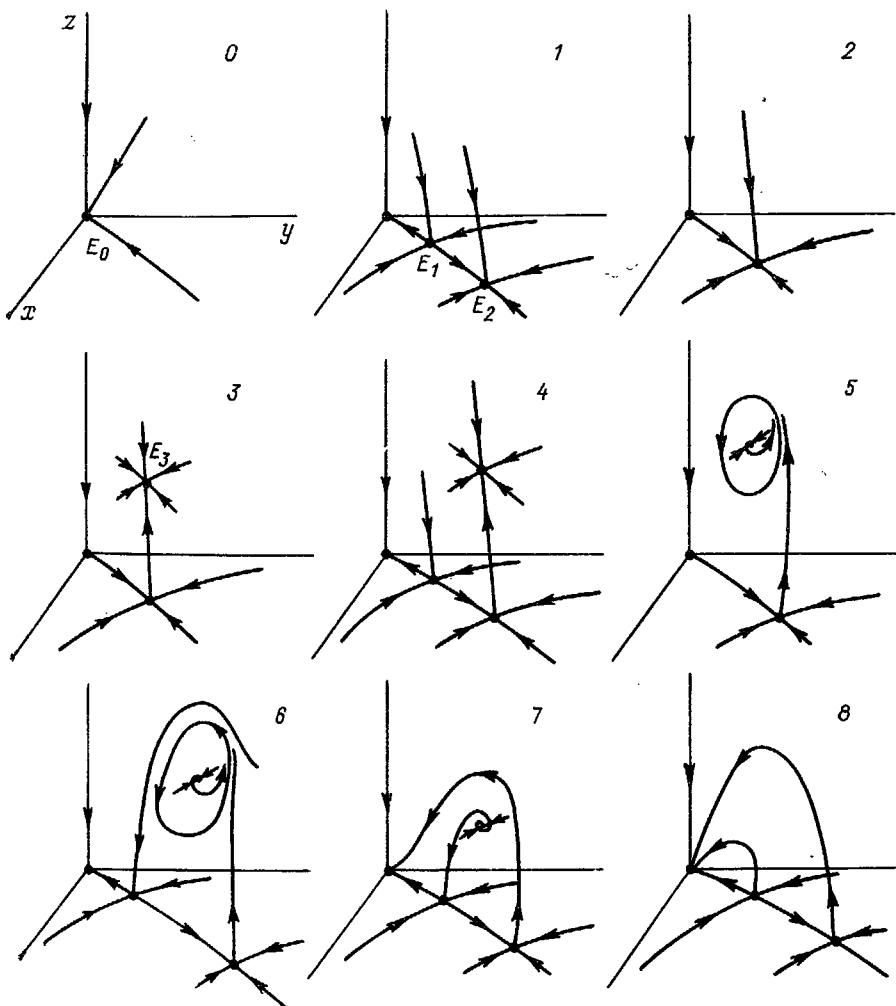


Рис. 3. Параметрический портрет



системы (1.1) с соответствующими фазовыми портретами.

Равновесие E_3 может терять устойчивость в результате перехода комплексно-сопряженной пары его собственных чисел из левой полуплоскости в правую. Это событие происходит на линии R в плоскости параметров (ρ, h) . Линия R , на которой равновесие E_3 имеет пару чисто мнимых собственных чисел $\pm i\omega$, входит в точку M . Потеря устойчивости положения равновесия E_3 на линии R сопровождается рождением устойчивого предельного цикла (бифуркация Андронова—Хопфа). Таким образом, в областях 5 и 6 в системе (1.1) существуют автоколебания. В области 5 эти колебания являются единственным устойчивым режимом,

а в области 6 наряду с ними имеется устойчивое тривиальное равновесие E_0 .

Области 6 и 7 разделяет линия P , на которой происходит «разрушение» автоколебаний. Этой кривой отвечает существование в фазовом пространстве системы (1.1) сепаратрисного контура, образованного неустойчивыми инвариантными многообразиями седел E_1 и E_2 (рис. 4). При приближении к линии P предельный цикл становится все более «угловатым», проходя все ближе и ближе к положениям равновесия E_1 и E_2 . Его период при этом

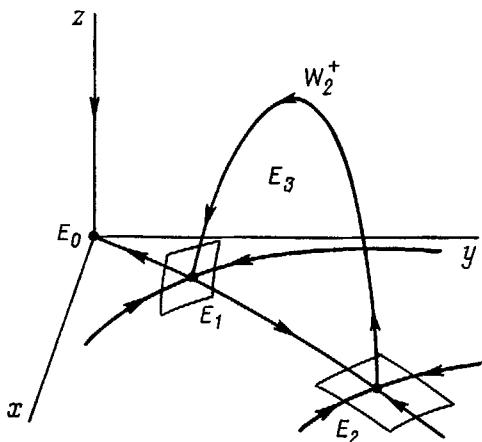


Рис. 4. Сепаратрисный контур в системе (1.1).

растет до бесконечности, и при критическом значении параметров он «влипает» в контур и исчезает.

После пересечения линии P выходящая из седла E_2 сепаратриса входит в устойчивое равновесие E_0 вместе со всеми траекториями, не лежащими в устойчивых многообразиях седел E_1 и E_2 (область 7). Наконец, при переходе через линию S_1 равновесие E_3 уходит из \mathbb{R}_+^3 , слившись с точкой E_1 . Равновесие E_1 при этом превращается из седла с одномерным неустойчивым и двумерным устойчивым многообразиями в седло с двумерным неустойчивым и одномерным устойчивым многообразиями. Таким образом, в области 8 существуют два седла разных типов, которые сливаются и исчезают на линии D_1 , когда мы переходим из области 8 в исходную область 0.

Из сказанного ясна ключевая роль точки M на плоскости параметров. Эта точка является общей точкой для линий S , D_1 , R и P . Ей отвечает наличие в системе (1.1) положения равновесия с двумя нулевыми собственными числами. При приближении к точке M расстояния между точками E_1 , E_2 и E_3 размеры контура и цикла стремятся к нулю. При близких к точке M значениях параметров в фазовом пространстве системы (1.1) существует двумерное устойчивое центральное многообразие, на котором происходят все существенные перестройки фазового портрета си-

стемы. Это центральное многообразие пересекается с инвариантной плоскостью $z=0$ по некоторой кривой. Тем самым на двумерном центральном многообразии возникает динамическая система с инвариантной кривой, в которой имеется негрубое положение равновесия с двумя чистовыми собственными числами, лежащее на этой кривой. Данная задача рассматривалась в общем виде в [4], где было показано, что никаких других бифуркационных линий, кроме указанных выше, из точки M не выходит. Именно это обстоятельство наряду с численными экспериментами позволило нам предсказать существование линий R и P .

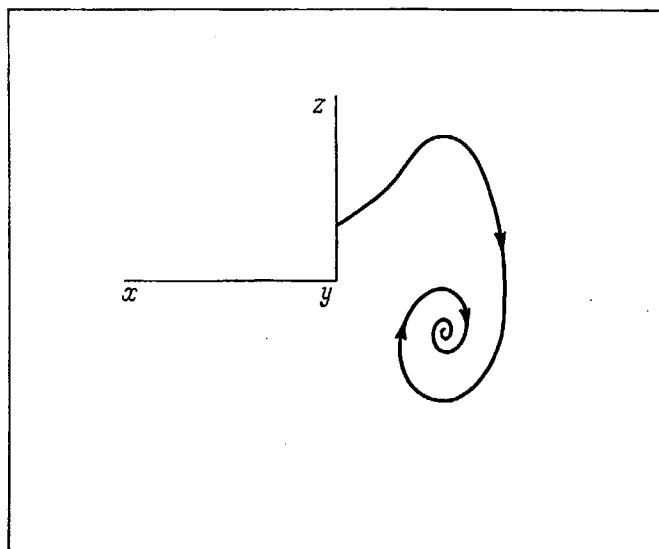


Рис. 5. Поведение системы (1.1) при $s=b=1$, $\varepsilon=2$, $h=2$
(область 3).

Нахождение линий R и P осуществлялось нами численно на IBM-PC-совместимой персональной ЭВМ с помощью методов, описанных в приложении. При этом существенно использовалась стандартная программа для построения кривых в многомерном пространстве CURVE, разработанная в НИВЦ АН СССР [3].

Исследование системы (1.1) заметно облегчалось диалоговой графической программой для интегрирования систем обыкновенных уравнений на IBM-PC — PHASER [8]. На рис. 5—7 отчетливо видны изменения в характере поведения траекторий системы (1.1) при переходе сначала из области 4 в область 6, а затем — в область 7.

Все проведенные нами численные эксперименты с моделью (1.1) обнаруживали только один предельный цикл. Это, а также некоторые дополнительные соображения дают основания полагать,

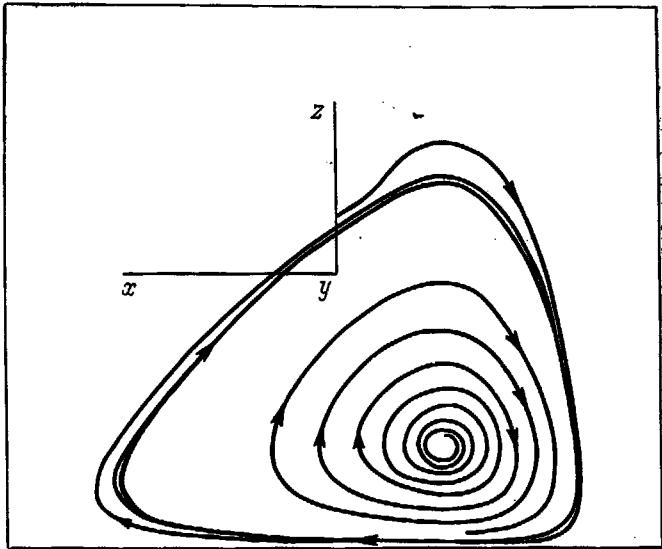


Рис. 6. Поведение системы (1.1) при $s=b=1$, $\varepsilon=2$, $h=3$
(область 6).

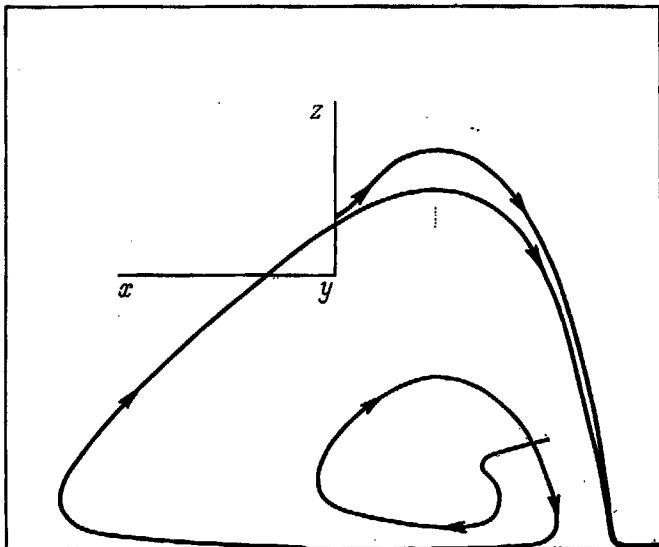


Рис. 7. Поведение системы (1.1) при $s=b=1$, $\varepsilon=2$, $h=$
 $=3,5$ (область 7).

что построенный нами параметрический портрет системы (1.1) является полным, а перечисленными фазовыми портретами исчерпывается разнообразие возможных в системе грубых фазовых портретов.

2. РЕЗУЛЬТАТЫ АНАЛИЗА МОДЕЛИ A_2

Модель (A_2) масштабной заменой переменных, параметров и времени приводится к виду

$$\begin{cases} \dot{x} = py - (y - 1)^2 x - sx, \\ \dot{y} = x - hy - yz, \\ \dot{z} = -\varepsilon z + byz, \end{cases} \quad (2.1)$$

где смысл переменных и параметров тот же, что в системе (1.1).

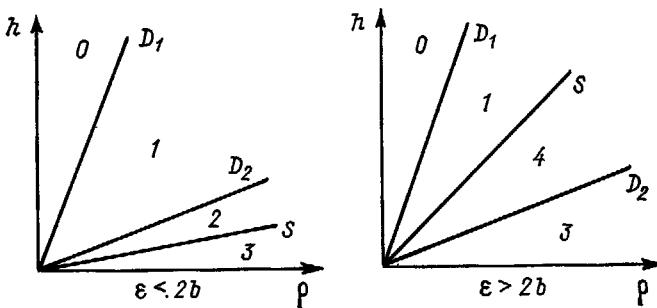


Рис. 8. Параметрический портрет системы (2.1).

Как и в системе (1.1), в системе (2.1) в \mathbb{R}_+^3 может существовать от одного до четырех положений равновесия:

$$E_0 = (0, 0, 0), \quad E_j = (x_j, y_j, z_j), \quad j = 1, 2, 3.$$

Равновесия E_1 и E_2 в инвариантной плоскости $z=0$ имеют те же координаты, что в системе (1.1), и испытывают аналогичные бифуркации на линиях D_1 и D_2 .

Как и в системе (1.1), в \mathbb{R}_+^3 может существовать дополнительное положение равновесия:

$$E_3 = \left(\frac{\rho \varepsilon b}{(\varepsilon - b)^2 - sb^2}, \frac{\varepsilon}{b}, \frac{\rho b^2}{(\varepsilon - b)^2 + sb^2} - h \right).$$

Это равновесие появляется в \mathbb{R}_+^3 ниже линии

$$S = \left\{ (\rho, h) : \frac{\rho b^2}{(\varepsilon - b)^2 + sb^2} - h = 0 \right\}.$$

Прямая S лежит всегда ниже линии D_1 , причем при $\varepsilon < 2b$ она располагается между D_1 и D_2 , а при $\varepsilon > 2b$ лежит ниже D_2 .

(рис. 8). Однако равновесие E_3 в системе (2.1), в отличие от системы (1.1), всегда устойчиво и автоколебания отсутствуют. Таким образом, параметрический портрет системы (2.1) исчерпывается линиями D_1 , D_2 и S . На рис. 8 указаны также номера фазовых портретов, реализующихся в системе, в соответствии с нумерацией рис. 3.

3. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Исходная модель (0.1) динамики леса с двумя возрастными классами деревьев описывала либо переход системы в равновесное состояние с постоянным соотношением молодых и старых деревьев ($x/y = h$), либо полную деградацию системы (исчезновение данного вида деревьев). Модели (1.1) и (2.1) имеют области в пространстве их параметров ($0, 1$ и 2), в которых их поведение полностью аналогично поведению системы (0.1). При этих значениях параметров система либо деградирует, либо выходит на стационарное состояние, причем численность вредителя стремится к нулю, т. е. в этом случае вредитель «плохо приспособлен» к данному виду деревьев и не может закрепиться в экосистеме.

Однако и в системе (1.1), и в системе (1.2) имеются области (4 и 3), в которых стационарное состояние с пулевой численностью вредителя существует, но является неустойчивым по отношению к малой добавке вредителя. При малом «вторжении» вредителя система из старого положения равновесия переходит в новое равновесное состояние с непулевой численностью вредителя. Вредитель закрепляется в экосистеме. Новые стационарные численности возрастных классов могут быть как меньше, так и больше старых. При этом, если вредитель базируется на молодых деревьях (модель (1.1)), то соотношение стационарных численностей возрастных классов остается прежним ($x/y = h$), если же на старых — то меняется и становится большим h . Эти свойства немедленно следуют из рассмотрения формул для координат равновесия E_3 в системах (1.1) и (2.1).

Основное качественное различие в поведении моделей (1.1) и (2.1) состоит в том, что в системе (1.1) существуют автоколебания, а в системе (2.1) их нет. Это означает, что малое вторжение в двухвозрастную систему вредителя, базирующегося на молодых деревьях, может вызвать периодические колебания возрастной структуры леса и периодические вспышки численности вредителя ($x, y, x/y$ и z становятся периодическими функциями времени).

Следует отметить, что появление колебаний в системах типа хищник—жертва не является чем-то удивительным. В нашем случае «жертва» разделена на два взаимодействующих возрастных класса, а «хищник» базируется на одном из них. Здесь для нас важно, что появление вредителя индуцирует возникновение колебаний отношения численностей этих возрастных классов. Отметим также, что в случае, моделируемом системой (2.1), вторжение вредителя может индуцировать затухающие колебания возрастной

структурь леса. Подчеркнем, наконец, что никаких «хаотических» колебаний в моделях (1.1) и тем более (2.1) нет.

С ростом параметра h амплитуда колебаний в модели (1.1) растет, а период при приближении к линии сепаратрисного контура P стремится к бесконечности. Колебания приобретают ярко выраженный релаксационный характер с чередующимися участками медленного и быстрого изменения переменных. Например, в зависимости от времени $z(t)$ численности вредителя возникают длительные интервалы, когда численность его близка к нулю, сменяющиеся быстрыми всплесками его численности — «вспышками». Линия P является границей существования автоколебаний и одновременно границей, за которой любое малое вторжение вредителя приводит к полной деградации экосистемы. В областях 7 и 8 малая добавка вредителя в систему, которая находится в устойчивом равновесии без вредителя, вызывает сначала вспышку численности вредителя, а затем гибель деревьев и базирующегося на их молодой части вредителя.

Отметим, что введение вредителя, уничтожающего поросль, резко сокращает область стабильного существования экосистемы, которое становится невозможным в обширных параметрических областях 7 и 8.

Таким образом, мы проинтерпретировали основные динамические режимы, возможные в моделях (1.1) и (2.1). Перед тем как двигаться дальше, остановимся на важном вопросе о характерных временах изучаемых процессов. Хорошо известно, что изменение численности насекомых-вредителей является более быстрым процессом, чем ответ на него деревьев. Такое различие во временных шкалах должно было бы, как кажется, с самого начала моделироваться введением малого параметра $\mu \ll 1$ в уравнение для численности вредителя, т. с. заменой \dot{z} на $\mu \dot{z}$ в системах (1.1) и (2.1). Однако, как можно убедиться, параметрические портреты этих систем грубы по отношению к такой их модификации. Легко видеть, что наличие и расположение бифуркационных линий D_1 , D_2 и S , а также координаты ключевой точки M зависят от отношения параметров ε/b , которое не меняется при замене $\varepsilon \rightarrow \varepsilon/\mu$ и $b \rightarrow b/\mu$. Разумеется, фазовые портреты систем при введении малого параметра μ несколько меняются. Их качественный характер остается прежним, но в изменении переменных возникают «быстрые» и «медленные» участки. Помним, что в модели (1.1) подобная релаксационность возникала «сама по себе» при приближении значений параметров к линии сепаратрисного контура P , без введения дополнительного внешнего малого параметра μ . Такая релаксационность может быть названа внутренней.

Остановимся теперь на предсказаниях качественного характера, следующих из модели (1.1) и касающихся влияния атмосферных изменений на лесные экосистемы. В работе [7] отмечалось, что при увеличении содержания SO_2 в атмосфере увеличивается значение коэффициента смртности h и уменьшается продуктивность деревьев ρ . Таким образом, росту содержания SO_2

отвечает медленный дрейф параметров вдоль некоторой кривой на (ρ, h) -плоскости (рис. 9). Предположим, что параметрическая точка сместилась из положения 1 в положение 2 на (ρ, h) -плоскости, двигаясь по тем областям значений параметров, где возможно

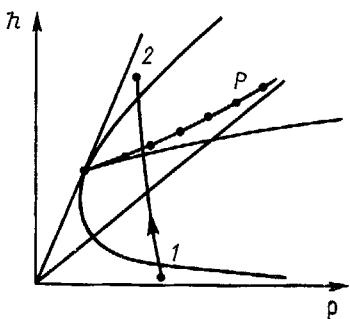


Рис. 9. Вероятное изменение параметров с ростом содержания SO_2 в атмосфере.

устойчивое равновесное существование лесной экосистемы без вредителя. Если теперь система подвергнется небольшому вторжению вредителя (например, из соседних лесов), то она деградирует, еще не дойдя до положения 2 при пересечении линии P . Таким образом, медленные климатические изменения могут индуцировать уязвимость леса к вредителям и его «преждевременную» гибель, совершенно неожиданную с точки зрения его внутренних свойств.

ВЫВОДЫ

Разумеется, модели (A_1) и (A_2) являются крайне схематичными. Тем не менее это, по-видимому, простейшие модели, еще допускающие полное качественное исследование, а также правильно улавливающие сложность динамики реальных лесных сообществ.

Основные качественные выводы из анализа предложенных моделей можно сформулировать в следующем несколько метафорическом виде.

1. Вредитель, базирующийся на молодых деревьях, оказывает более дестабилизирующее воздействие на лесную экосистему, чем базирующийся на старых.

На основе этого вывода можно попытаться объяснить тот известный натуралистам факт, что в существующих экосистемах вредители гораздо чаще базируются на старых деревьях, чем на молодых. Действительно, экосистемы, в которых вредитель базируется на поросли, менее стабильны и более уязвимы к внешним воздействиям, чем те, в которых вредитель опирается на старые деревья. Поэтому они элиминированы эволюцией.

2. Вторжение первоначально небольшого числа вредителей в стационарно существующую лесную экосистему может вызвать интенсивные колебания возрастного состава леса.

Эти колебания могут быть как затухающими, так и незатухающими (автоколебаниями).

3. Изменения параметров среды может индуцировать уязвимость леса к первоначально не опасному вредителю и вызвать вспышку его численности.

В заключение остановимся на возможных направлениях усложнения исследованных моделей. Вырисовываются следующие относительно независимые постановки задач:

1) учет в модели более чем двух возрастных классов у деревьев данного вида;

2) моделирование динамики двух и более одновременно существующих видов деревьев, подверженных воздействию одного вредителя;

3) введение нескольких видов вредителей, находящихся в различных межвидовых отношениях;

4) введение в модель переменных типа площади листвы для явного учета дефолирующего воздействия вредителей и, как следствие, изменения фотосинтетической активности;

5) учет обратного влияния растительности на ландшафт и микроклимат.

Авторы выражают также уверенность, что тщательное изучение нелинейных моделей лесных сообществ современными аналитическими и численными методами приведет к более глубокому пониманию функционирования реальных экосистем и правильной оценке последствий антропогенных воздействий на них.

ПРИЛОЖЕНИЕ. ЧИСЛЕННЫЕ АЛГОРИТМЫ ПОСТРОЕНИЯ БИФУРКАЦИОННЫХ КРИВЫХ R И P

1. Линия бифуркации рождения цикла R

На (ρ, h) -плоскости имеется бифуркационная кривая R , на которой система (1.1) имеет равновесие с парой чисто мнимых собственных чисел $\lambda_{1,2} = \pm i\omega$ (при этом $\lambda_3 < 0$). Кривую R при фиксированных значениях остальных параметров удобно вычислять как проекцию кривой Γ в прямом произведении плоскости параметров (ρ, h) на фазовое пространство \mathbb{R}_+^3 . Кривая Γ в пятимерном пространстве с координатами (ρ, h, x, y, z) задается системой алгебраических уравнений:

$$\begin{cases} \rho y - (y - 1)^2 x - sx - xz = 0, \\ x - hy = 0, \\ -\varepsilon z + bxz = 0, \\ G(\rho, h, x, y, z) = 0, \end{cases} \quad (\text{A.1})$$

где G — соответствующий определитель Гурвица матрицы A линеаризации системы (1.1) в точке (x, y, z) при значениях параметров (ρ, h) :

$$A = \begin{vmatrix} (y - 1)^2 - s - z & \rho - 2(y - 1)x & -x \\ 1 & -h & 0 \\ bz & 0 & -\varepsilon + bx \end{vmatrix}.$$

Каждая полученная на кривой Γ точка означает, что при соответствующих значениях параметров (ρ, h) точка (x, y, z) является положением равновесия (так как справедливы первые три уравнения из (A.1)) с парой чисто мнимых собственных значений (выполняется четвертое равенство из (A.1)).

Одна точка на кривой (Γ) нам известна — она соответствует точке M на параметрическом портрете. При соответствующих значениях параметров точка $(x, y, z) = (e/b, 1, 0)$ является положением равновесия с $\lambda_1 = \lambda_2 = 0$ (т. е. $\pm i\omega = 0!$). Таким образом, точка

$$(\rho^*, h^*, x^*, y^*, z^*) = \left(\frac{\varepsilon}{b}, \frac{\varepsilon}{b}, \frac{\varepsilon}{b}, 1, 0 \right)$$

лежит па кривой Γ и может использоваться в качестве начальной при ее численном нахождении. Построение кривой осуществлялось поточечно методом Ньютона по стандартной программе CURVE [3], адаптированной для IBM-PC-совместимой персональной ЭВМ.

2. Линия сепаратрисного контура P

Линия P сепаратрисного контура на плоскости параметров (ρ, h) находилась нами также численно с помощью программы CURVE как линия обращения в путь некоторой функции «расщепления» для сепаратрисы, идущей из седла E_2 в седло E_1 :

$$F(\rho, h) = 0.$$

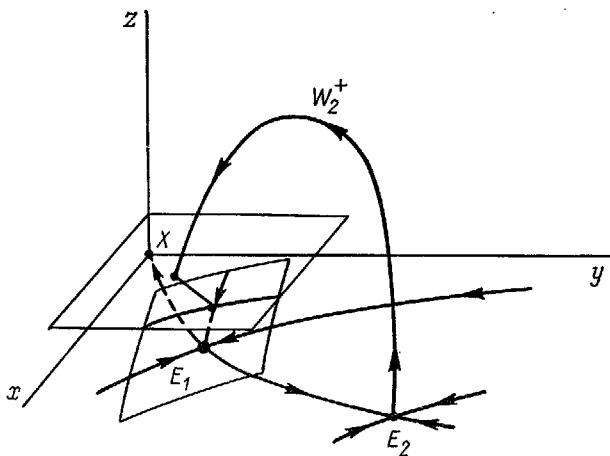


Рис. 10. Функция расщепления сепаратрис.

При фиксированных значениях всех параметров эта функция определяется следующим образом [6]. Пусть W^+ — выходящая в положительный октанта из седла E_2 сепаратриса (одномерное неустойчивое инвариантное многообразие). Рассмотрим плоскость $z=\delta$, где δ — достаточно малое число, и отметим точку X второго пересечения сепаратрисы W^+ с этой плоскостью (рис. 10). Двумерное устойчивое многообразие седла E_1 пересекается с плоскостью $z=\delta$ по некоторой кривой. В качестве F при данных значениях параметров возьмем расстояние между точкой X и этой кривой, измеренное вдоль вектора, касательного к одномерному неустойчивому многообразию седла E_1 в точке E_1 . Очевидно, что

такая функция хорошо определена в окрестности своего нуля, и ее обращение в нуль означает наличие сепаратрисы W^+ , идущей из точки E_2 в F_1 .

Вычисление F производилось следующим образом. Вблизи седла E_2 сепаратриса W^+ аппроксимировалась собственным вектором седла E_2 , отвечающим $\lambda_1 > 0$. На глобальном участке W^+ определялась численным интегрированием по методу Рунге—Кутта четвертого порядка точности с переменным шагом. Точка X пересечения W^+ с плоскостью $z=b$ уточнялась линейным интерполяро-

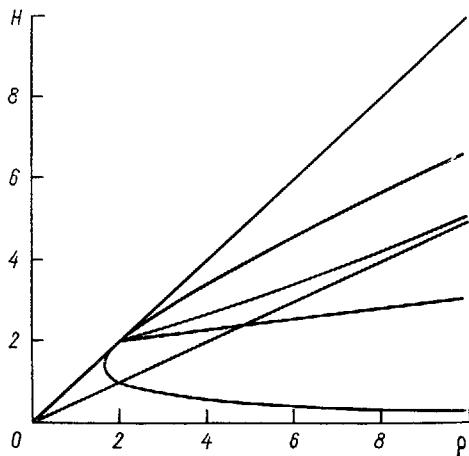


Рис. 11. Построенный численно параметрический портрет системы (1.1), $s=b=1$, $\varepsilon=2$.

ванием по двум последним полученным при интегрировании точкам. Устойчивое двумерное многообразие седла E_1 аппроксимировалось касательной к нему в седле E_1 плоскостью, и в качестве значения F бралась аффинная координата точки X в базисе из собственных векторов седла E_1 .

Начальная точка на сепаратрисе выбиралась, на расстоянии $\delta \approx 0,001$ от седла E_2 , а плоскость $z=b$ — на расстоянии $\delta \approx 0,01$ от координатной плоскости. Интегрирование осуществлялось с точностью 10^{-7} на каждом шаге.

Начальная точка на линии P сепаратрисного контура находилась в результате диалогового интегрирования системы (1.1) с помощью программы PHASER [8].

На рис. 11 приведен реальный параметрический портрет системы (1.1) при $s=b=1$, $\varepsilon=2$. Точки на кривых получены с точностью 0,0001.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Базыкин А. Д., Березовская Ф. С. Эффект Олли, нижняя критическая численность популяции и динамика системы хищник—жертва.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1979, т. 2, с. 161—175.
- Базыкин А. Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. М.: Наука, 1985. 181 с.
- Балабаев Н. К., Луневская Л. В. Движение по кривой в n -мерном пространстве. Алгоритмы и программы на ФОРТРАН.— Материалы по математическому обеспечению ЭВМ, вып. I. Пущино, 1978. 52 с.
- Гаврилов П. К. О некоторых бифуркациях состояния равновесия с одним нулевым и парой чисто мнимых корней.— В сб.: Методы качественной теории дифференциальных уравнений. Горький: Изд-во ГГУ, 1978, с. 33—40.
- Корзухин М. Д. Возрастная динамика популяции деревьев, являющихся сильными эдикаторами.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1980, т. 3, с. 162—178.
- Кузнецов Ю. А. Одномерные сепаратрисы системы обыкновенных

дифференциальных уравнений, зависящей от параметров. Алгоритмы и программы на ФОРТРАН.—Материалы по математическому обеспечению ЭВМ, вып. 8. Пущино, 1983, 47 с.

7. Antonovskiy M. Ya., Korzukhin M. D. Mathematical modelling of economic and ecological-economic processes. In: Integrated global monitoring of environmental pollution. Proc. II Intern. Symp., Tbilisi, USSR, 1981. Leningrad, Gidrometeoizdat, 1983, p. 353—358.

8. Kocak H. Differential and difference equations through computer experiments. N.-Y., Springer-Verlag, 1986. 224 p.

THE INFLUENCE OF PESTS ON FOREST AGE STRUCTURE DYNAMICS: THE SIMPLEST MATHEMATICAL MODELS

M. Ya. Antonovsky, W. Clark

International Institute of Applied System Analysis

Yu. A. Kuznetsov

Scientific Research Computing Center

The paper is devoted to the investigation of the simplest mathematical model of non-even-age forest affected by insect pests. The two extremely simple situations are under consideration: 1) the pests feed only the young trees; 2) the pests are based on the old trees. It is shown that an invasion of a small number of pests into stationary existing forest ecosystem could result in intensive oscillations of its age structure. Possible implications of climate changes on forest ecosystems are also considered.

Труды совещания

Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем Том X

Редактор О. Е. Александрова. Технический редактор Г. В. Ивкова. Корректор И. Б. Михайлова. Н/К. Сдано в набор 24.06.87. Подписано в печать 09.11.87. М-20607. Формат 60×90^{1/16}. Бум. тип. № 1. Гарнитура литературная. Печать высокая. Печ. л. 19,5. Кр.-отт. 19,5. Уч.-изд. л. 21,71. Тираж 1260 экз. Индекс МОЛ-56. Заказ № 368. Цена 1 р. 80 к. Заказное.

Гидрометеоиздат. 199226. Ленинград, Беринга, 38.

Ленинградская типография № 8 ордена Трудового Красного Знамени Ленинградского объединения «Техническая книга» им. Евгении Соколовой Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. 190000, Ленинград, Прачечный переулок, 6.

УДК 577.4

Экологические эффекты загрязнения природной среды глобального масштаба.
Израэль Ю. А., [Филиппова Л. М.], Инсаров Г. Э., Семевский Ф. И., Сменов С. М. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1987, т. 10.

В статье анализируются приоритетные факторы загрязнения природной среды, оказывающие воздействие на биоту суши в глобальном масштабе. Приводится научное обоснование приоритетности выбранных факторов по экологическим критериям, анализируются основные экологические последствия. Предлагается подход к экологическому нормированию воздействия загрязнения на биоту, основанный на понятиях критической нагрузки и допустимого риска возникновения нежелательного эффекта.

Табл. 1. Илл. 2. Библ. 15.

УДК 577.472

Антропогенные изменения природной среды и некоторые вопросы эволюции.
Лбакумов В. А. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1987, т. 10.

Анализ основных направлений эволюции структуры популяций является необходимым элементом разработки научных основ биомониторинга. В изменениях структуры популяций многоклеточных в процессе эволюции отчетливо прослеживаются тенденции к общему увеличению числа лохосов в популяции, функциональная дифференциация лохосов, переход младших лохосов к существованию в более стабильной среде, концентрация экологических функций у доминирующих лохосов, увеличение коадаптации лохосов и их взаимозависимости.

Библ. 55.

УДК 577.4

Ландшафтная граница как объект мониторинга. Арманда А. Д. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1987, т. 10.

Ландшафтная граница рассматривается как система, в которой взаимодействуют два смежных ландшафта. При наличии в каждом из них сильных внутренних связей между биотой и вторичной биогенной средой возникает возможность существования в приграничной полосе двух устойчивых состояний, отвечающих представлению о триггерных системах. Перемещение природных границ в ответ на внешние возмущения при наличии подобного эффекта имеет свои особенности и требует учета при проведении мониторинга границ. Различия между границами, разделяющими ландшафты с сильными и со слабыми внутренними связями, продемонстрированы на примере верхней границы леса на Кавказе и в Восточном Саяне. Сравнительно-географический метод позволяет распространить полученные выводы на смесь одного типа геосистем (экосистем) другим типом во времени. Смесь происходит различно в зависимости от того, насколько сильны внутренние связи в соответствующих системах. В соответствии с этим должна различаться интерпретация результатов наблюдений за процессами, происходящими при смене.

Илл. 4. Библ. 8.

УДК 502.56 : 574.3 : 599.323.4

Актуальные проблемы популяционного мониторинга. Большаков В. Н., Садыков О. Ф., Бененсон И. Е., Корытин Н. С., Кряжимский Ф. В. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1987, т. 10.

На примере млекопитающих изложены подходы к организации популяционного мониторинга (ПМ), основанные на учете пространственной структуры популяций в гетерогенной среде обитания. Арсал популяции представлен как сложная мозаика участков разного качества, между которыми возможны миграции животных. Воздействие антропогенных факторов предложено описывать набором значений чистых кратностей прироста численности за интересующий интервал времени на участках разного типа, от соотношения которых зависит интегральный отклик популяции в целом. Рассмотрены пространственные модели динамики численности популяций красной полевки и интенсивно опромышляемой обыкновенной лисицы. Изучение моделей показывает, что миграции животных приводят к неожиданно резким изменениям состояния популяции при плавном изменении интенсивности антропогенной нагрузки, которые специфично проявляются на участках разного качества. Для оценки воздействия антропогенных факторов на природные комплексы необходима организация пространственной системы ПМ.

Илл. 7. Библ. 47.

УДК 502.33 :338.92(100) : 001.18

Надежность информации в прогнозах состояния биосферы. Борисов В. А. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1987, т. 10.

Рассматривается комплекс требований, предъявляемых к информации, на которой строятся прогнозы состояния окружающей природной среды. Подчеркивается тесная связь экономики и экологической ситуации. Прогноз основных тенденций изменения многих параметров биосферы практически возможен, несмотря на нехватку экологических данных и недостатки имеющейся информации — противоречивость, несоразмерность, неполнота. На одно из важнейших мест выдвигается действие компенсаторных механизмов. Приведены главные направления важнейших разработок, необходимых для прогнозирования. Низкое качество экологической информации иллюстрируется примерами данных о лесах, пустынях, народонаселении. Показана общность основных выводов большого числа опубликованных прогнозов будущего состояния природной среды.

Библ. 25.

УДК 577.472

Особенности временной структуры перифитонных сообществ в условиях антропогенных воздействий. Горидченко Т. П., Семин В. А. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1987, т. 10.

На основании исследований перифитонных сообществ выявлены существенные изменения их временной структуры в зависимости от интенсивности антропогенных воздействий.

Библ. 6.

УДК 551.510.42

Опыт применения периодического культивирования водорослей для обнаружения биологических эффектов низких концентраций кадмия. Замараев Т. В., Рудкова А. А. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1987, т. 10.

В работе достоверно показано торможение роста культуры одноклеточной зеленой водоросли хлореллы низкими концентрациями кадмия (10 и 50 мкг Cd/л) при выращивании в кислых условиях (рН=4). Продление культивирования пересевом клеток на свежую среду того же состава позволило увеличить различия в росте культуры при разном содержании кадмия.

Табл. 2. Илл. 2. Библ. 5.

УДК 582.29: 591.134

Анализ роста лишайников. Инсарова И. Д., Инсаров Г. Э. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1987, т. 10.

Проведен анализ литературных данных по скорости роста 59 видов лишайников из различных районов мира, произрастающих на различных субстратах и имеющие накипные, листоватые, кустистые или относящиеся к промежуточным ростовым формам слоевища.

Табл. 2. Илл. 1. Библ. 39.

УДК 581.192.6

Оценка влияния озона на фитомассу и урожай растений. Кунин И. М. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1987, т. 10.

Обобщены литературные данные, полученные в длительных экспериментах по воздействию низких концентраций озона на параметры массы высших растений. Исследована связь между изменениями биомассы растений в связи с действием различных концентраций озона со стадиями онтогенеза, относительной длительностью воздействия озона, методом получения экспериментальных данных.

Табл. 8. Илл. 1. Библ. 53.

УДК 551.510.42

Внутригодовые изменения уровней закисления водоемов в связи с сезонными изменениями гидрометеорологических процессов. Курилова Ю. В. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1987, т. 10.

Обобщением 10-летних рядов наблюдений за pH трех малых притоков Валдайского озера и комплексом гидрометеорологических характеристик водосборов-логов этих притоков выявлены закономерности сезонных изменений закисления. Показано влияние ландшафтных характеристик на формирование закисления. Показано также влияние комплекса гидрометеорологических условий и в первую очередь увлажнения на формирование внутрисезонных особенностей закисления водоемов.

Табл. 1. Илл. 3. Библ. 2.

УДК 551.510.42

Результаты лихенометрического обследования резерватной зоны национального парка Литовской ССР. [Филиппова Л. М., Семенов С. М., Пчелкин А. В., Шимкус А. Б., Юкнис Р. А.] Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1987, т. 10.

В работе представлена схема проведения лихенометрической съемки в Национальном парке Литовской ССР в 1986 г. Приведены материалы наблюдений, описаны методы представления и обработки данных, оценено среднее покрытие лишайников-эпифитов и его дисперсия.

Табл. 2. Илл. 1. Библ. 3.

УДК 630.425 :581.5

Рост и продуктивность древесного яруса лесных экосистем в условиях загрязнения природной среды. Юкнис Р. А., Лекене М. И. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1987, т. 10.

Приведен краткий анализ широкомасштабного ухудшения состояния лесов в некоторых регионах Западной и Центральной Европы. Обсуждается возможность проявления и в нашей стране поражения лесов в более широком масштабе. Рассматривается возможность применения математических и имитационных моделей роста и продуктивности древостояев для решения задач мониторинга лесных экосистем. Приведены результаты моделирования антропогенных изменений роста и продуктивности древесного яруса лесных экосистем на основе рабочих гипотез об ускорении процессов старения в условиях загрязнения природной среды.

Табл. 1. Илл. 7. Библ. 31.

УДК 517.9

Экологическая стабильность системы хищник—жертва. А д ж а б я н Н. А. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1987, т. 10.

Условия сосуществования взаимодействующих популяций являются главным аспектом исследования динамических процессов в экологическом моделировании. Стабильность экосистем, понимаемая как концепция сохранения числа видов в сообществе, может быть определена по свойствам решений системы дифференциальных уравнений, получающихся преобразованием уравнений модели. Рассмотрена область стабильности двухвидовой системы хищник—жертва, в которой определяются взаимодействием популяций и содержится характеристика реальных систем, отражаемая трофической функцией. Для S-образной трофической функции показано, что полное поведение решений системы может быть описано применением метода определения устойчивости по Лагранжу.

Илл. 3. Библ. 9.

УДК 519.95 : 574.4

Концептуально-балансовое моделирование экосистем луговостепенных логов-пастбищ и их заповедных аналогов. Б а з и л е в и ч Н. И., Тишкав А. А., Тран Ти. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1987, т. 10.

Рассматриваются параметры первичной продукции степных логов Русской лесостепи. Эти показатели сравниваются с перевыпасаемыми логами. У последних выявлено резкое увеличение интенсивности абиотических потоков.

Табл. 6. Библ. 37.

Динамика корреляций между физиологическими параметрами при адаптации и эколого-эволюционный принцип полифакториальности. Горбанич А. Н., Манчук В. Т., Петушкиова Е. В. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1987, т. 10.

Показано, что при увеличении адаптационной нагрузки возрастает уровень скоррелированности физиологических параметров, а в результате адаптации этот уровень снижается. Приводятся экспериментальные данные и дается теоретическое объяснение. Оно опирается на принцип лимитирования и эколого-эволюционный принцип полифакториальности. Эти принципы логически связаны: если в случайно выбранных условиях рост и развитие, как правило, определяются лимитирующими факторами, то отбор, а также сукцессия и адаптация ведут к снижению роли лимитирующих факторов — к полифакториальности (полилимитированию).

Илл. 5. Библ. 18.

Моделирование влияния хозяйственной деятельности на состояние горных лесов Северного Кавказа. Горстко А. Б., Медалье М. В., Угольников Г. А., Коваль И. П., Соллицев Г. К., Битюков Н. А. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1987, т. 10.

Рассматривается имитационная модель динамики лесного фитоценоза в условиях антропогенного воздействия. Идентификация модели проводится на материалах наблюдений над буковыми лесами Кавказа. Различные технологии лесопользования сравниваются по критериям экономической эффективности и качества окружающей среды. Даются практические рекомендации по лесопользованию на горных территориях.

Табл. 5. Илл. 5. Библ. 5.

УДК 591.53 : 632.7

Прогнозирование массового размножения черного пихтового усача. Исаев А. С., Киселев В. В. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1987, т. 10.

В работе изложены основные принципы и методы прогнозирования вспышек массового размножения черного пихтового усача на территории таежной зоны Сибири с использованием данных аэро- и космической фотосъемки. Использование дистанционных методов существенно снижает основные объемы наземных работ, необходимых для составления прогноза. Прогнозирование динамики численности черного пихтового усача следует рассматривать как один из важнейших элементов лесоэнтомологического мониторинга таежных лесов Сибири.

Илл. 3. Библ. 20.

УДК 556.07

Метод оценки параметров кривой распределения вероятностей по коротким рядам климатических наблюдений. Колосов П. А., Лисеев А. А. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1987, т. 10.

Излагается метод получения несмещенных выборочных оценок параметров распределения, устойчивых к появлению сверханомальных значений случайной величины. Метод основан на использовании координатных сеток, выпрямляющих теоретические кривые распределения Пирсона III типа. Метод реализован на ЕС ЭВМ. Излагаются результаты численного эксперимента. Показана применимость метода для рядов в 15—18 наблюдаемых значений случайной величины.

Табл. 1. Илл. 5. Библ. 10.

УДК 581.192.6

324.57

Об одном методе математической обработки экотоксикологических данных.
Кунина И. М., Семенов С. М. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1987, т. 10.

Приводится графический способ решения задачи об оценке монотонной зависимости доза—эффект для массива экотоксикологических данных. Указанный способ применяется для обработки данных о влиянии озона на древесные растения.

Илл. 3. Библ. 2.

УДК 577.4

Оптимальный онтогенез растений с учетом защиты и конкуренции. Корзухин М. Д., Тер-Микаэлян М. Г. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1987, т. 10.

Предложена модель онтогенеза долгоживущего растения, которое распределяет продукцию фотосинтеза F на рост, размножение и защиту. Введено популяционное взаимодействие (конкуренция), уменьшающее ресурс, доступный особи. Модель имеет два динамических уравнения — для биомассы особи и плотности популяции в дискретном времени. Стратегия онтогенеза ищется из условия максимума числа семян, произведенных особью за жизнь (принцип оптимальности). Для случая линейных уравнений стратегии развития получены аналитически; стратегии размножения — только ступенчаты. Задача с конкуренцией исследована численно. Найдены не ступенчатые стратегии размножения (с монотонным ростом доли F , идущей на образование семян), качественно подобные тем, которые наблюдаются у деревьев.

Илл. 3. Библ. 27.

УДК 504.064.36 : 574+519.241.27

Математическая модель реакции популяции на стохастические воздействия среды. Корников В. В., Мачевариани Л. М., Токин И. Б., Хованов Н. В. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1987, т. 10.

В отличие от лабораторных условий, при которых возможно точное определение интенсивности воздействия на отдельный живой организм, экологические исследования сталкиваются с проблемой неопределенности индивидуальных доз воздействия факторов среды. Для описания таких ситуаций предлагается математическая модель, в основу которой положено представление о рандомизированных дозах, действующих на популяцию живых организмов, обладающих стохастической резистентностью к исследуемому виду воздействия. Использование такой модели приводит к интегральным уравнениям Фредгольма второго рода, решение которых позволяет, с одной стороны, определить параметры распределения значений действующего фактора среды, а с другой стороны, решить двойственную задачу — построить кривую доза—эффект, описывающую реакцию популяции на этот фактор.

Библ. 13.

УДК 577.486

Потребности биологических видов в компонентах питания и потребление экологическим сообществом факторов среды. Левич А. П., Лебедь А. Б. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1987, т. 10.

Очень слабые ограничения на структуру экологического сообщества, заключающиеся в необходимости выполнения законов сохранения потребляемых организмами субстратно-энергетических факторов среды, позволяют сделать ряд оценок численностей входящих в сообщество видов и количеств потребляемых ими факторов. Если известна матрица потребностей видов сообщества в каждом из факторов, то можно указать: 1) область в пространстве факторов среды, внутри которой факторы могут быть потреблены полностью; 2) для областей неполнотой потребляемых факторов путем модификации среды для их полного потребления; 3) границы возможной полной численности или биомассы сообщества для любой точки пространства доступных факторов; 4) виды, удаление которых из сообщества сужает область полностью потребляемых им факторов, а также потребностные характеристики видов, добавление которых расширяет эту область до любых необходимых границ; 5) значения факторов среды, полное потребление сообществом которых влечет единственно возможный вариант видовой структуры, причем с жестким конкурентным исключением видов; 6) факторы среды, лимитирующие и не лимитирующие функционирование сообщества. В работе сформулированы принципы полного потребления факторов среды и лимитирующего звена экосистемы. Ставится вопрос о возможности управления видовой структурой сообществ.

Илл. 3. Библ. 14.

УДК 577.95+572.4

Влияние вредителя на динамику возрастной структуры леса: простейшие математические модели. Антоновский М. Я., Кларк У., Кузинцов Ю. А. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистемы, 1987, т. 10.

В работе изучаются простейшие математические модели разновозрастного леса, подверженного воздействию насекомых — вредителей. Рассматриваются две крайние ситуации:

- 1) насекомые питаются только молодыми деревьями;
- 2) насекомые базируются на старых деревьях;

Показано, что вторжение малого числа вредителей в стационарно существующую лесную экосистему может приводить к интенсивным колебаниям ее возрастной структуры. Обсуждены возможные последствия климатических изменений для лесных экосистем.

Илл. 11. Библ. 8.