

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ КОМИТЕТ СССР
ПО ГИДРОМЕТЕОРОЛОГИИ

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЛАБОРАТОРИЯ МОНИТОРИНГА ПРИРОДНОЙ СРЕДЫ И КЛИМАТА

ПРОБЛЕМЫ
ЭКОЛОГИЧЕСКОГО
МОНИТОРИНГА
И МОДЕЛИРОВАНИЯ
ЭКОСИСТЕМ

Том XI

ЛЕНИНГРАД ГИДРОМЕТОИЗДАТ 1988

USSR STATE COMMITTEE
FOR HYDROMETEOROLOGY

USSR ACADEMY OF SCIENCES

NATURAL ENVIRONMENT AND CLIMATE MONITORING LABORATORY

PROBLEMS
OF ECOLOGICAL
MONITORING
AND ECOSYSTEM
MODELLING

Volume XI

Редколлегия: чл.-корр. АН СССР Ю. А. Израэль (председатель), д-р физ.-мат. наук С. М. Семенов, д-р биол. наук В. А. Абакумов, канд. биол. наук Г. Э. Инсаров, Э. Л. Полякова (секретарь)

Editorial Board: Corresponding Member of the USSR Academy of Sciences Yu. A. Izrael (Chairman), Prof. S. M. Semenov, Dr. G. E. Insarov, Mrs. E. L. Pol'yakova (Secretary)

Рассматриваются вопросы, связанные с моделированием естественного состояния экосистем и их антропогенных нарушений. Анализируется комплекс проблем наблюдения, оценки и прогноза состояния экосистем и их компонентов с позиций всестороннего анализа окружающей природной среды, изучается опыт экологического мониторинга.

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

The papers presented in the collection deal with the issues of modelling of the natural state of ecosystems and of their man-induced disturbances, consider the experience gained in ecological monitoring. The problems of observations, assessment and prediction of the state of ecosystems and of their components are analysed from the viewpoint of comprehensive analysis of the environment.

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

II 1603000000-185
069(02)-88 21-88

ISBN 5-286-00335-4

© Лаборатория мониторинга
природной среды и климата
Госкомгидромета и АН СССР, 1989

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	9
НАУЧНОЕ ОБОСНОВАНИЕ И ОПЫТ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА	
Ю. А. Израэль, С. М. Семенов, И. М. Кунина. Комплексный подход при осуществлении экологического нормирования загрязнения воздуха	10
В. А. Абакумов. Контроль изменения биологического разнообразия планетарной экологической системы	23
Н. И. Базилевич, Н. Г. Царевская. Продуктивность лугов лесной зоны СССР	33
В. Л. Ветров, В. В. Чугай. Беспозвоночные как индикаторы загрязнения фоновых пресноводных экосистем тяжелыми металлами	61
Г. Н. Воронская, И. Я. Николишин, Б. Н. Фомин, В. В. Ноздрюхин. Сезонная динамика содержания и поведение ртути в почве биополигона «Ледник Абрамова»	76
Т. П. Горидченко, О. А. Бродельщикова, Л. М. Будаева. Экспериментальные исследования биоценозов перифитона в условиях фонового загрязнения	84
Н. М. Жлоба, Т. И. Пантелеимонова. Аккумуляция тяжелых металлов в плодовых телях высших грибов	90
И. Д. Инсарова, А. В. Пчелкин. Сравнительная характеристика эпифитной лихенофлоры трех заповедников Средней Азии	97
А. Е. Кухта. О возможности биологической оценки влияния атмосферных выпадений загрязняющих веществ на состояние подстилки в лесных экосистемах	105
А. А. Минин. Регулирование экосистемами суши водообмена с атмосферой	116
А. А. Рудкова, А. А. Ройтман, Т. В. Замараева. Действие кадмия на рост одноклеточных водорослей при различных значениях кислотности среды	129
Н. В. Семенюк, А. А. Рудкова. Опыт изучения хвои сосны для оценки состояния лесных экосистем	142
М. В. Удалкина, Н. И. Базилевич, Б. Г. Богатырев, А. П. Кириленко, А. М. Тарко. Исследование продукционного процесса лесных экосистем умеренной зоны северного полушария на основе базы данных	150
МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭКОСИСТЕМ	
М. Я. Антоновский, Ю. А. Кузнецов, Р. А. Флеминг. Рекация хвойного леса на вторжение вредителя: простейшая динамическая модель	160
Н. М. Виноградова, М. О. Никонорова. Модельный подход к оценке экономического ущерба для экосистем региона	169
В. В. Галицкий, А. В. Тузикович. Об одном подходе к моделированию экспериментальных одиородных сообществ растений	177
А. Н. Горбаль, М. Г. Садовский. Оптимизационные модели миграции: глобально информационные особи	186
А. Б. Горстко, Я. М. Демяненко, М. В. Медалье, Е. И. Рудь. Имитационное моделирование естественной и антропогенной динамики лесных биогеоценозов	198
А. И. Гурцев, М. Д. Корзухин. Кроновая и корневая конкуренция в линейной посадке сосны	206
А. О. Кокорин, [Л. Х. Остромогильский]. Оценка возможных изменений глобального баланса метана	224

А. Х. Остромогильский , И. М. Кунина. Количественные закономерности влияния O_3 , SO_2 и NO_2 на высшие растения	233
С. П. Поленок. Модель роста и развития агроценоза ярового ячменя с учетом ценотического взаимодействия	239
А. А. Ройтман. Анализ и обобщение экологических данных в массивах с иерархической структурой	249
М. Т. Тер-Микаэлян, В. В. Фуряев. Модель пространственно-временной динамики лесов при воздействии пожаров	260
А. В. Тузинкевич. Моделирование динамики популяций растений с помощью интегродифференциальных уравнений	276

CONTENTS

Preface	9
-------------------	---

SCIENTIFIC SUBSTANTIATION OF AND EXPERIENCE GAINED IN ECOLOGICAL MONITORING

Yu. A. Izrael, S. M. Semenov, I. M. Kunina. Integrated approach to ecological standard setting for air pollution	22
V. A. Abakumov. Monitoring of changes in the biological diversity of the planetary ecological system	32
N. I. Bazilevich, N. G. Tsarevskaya. Meadow productivity in the USSR forest zone	60
V. A. Vetrov, V. V. Chugai. Invertebrates as indicators of background fresh-water ecosystem pollution with heavy metals	75
G. N. Voronskaya, I. Ya. Nikolishin, B. N. Fomin, V. V. Nozdrukhin. Seasonal dynamics of mercury content and behaviour in the soil in the Abramov Glacier test site	83
T. P. Goridchenko, O. A. Brodelschikova, L. M. Budayeva. Experimental studies of periphyton biocenoses exposed to background pollution	89
N. M. Zhloba, T. I. Pantaleimonova. Heavy metal accumulation in fruit bodies of higher fungi	96
I. D. Insarova, A. V. Pchiolkin. Comparative characteristic of epiphytic lichenoflora in three Central Asia reserves	104
A. E. Kukhta. On the possibility of biological assessment of the effect of atmospheric pollutant deposition on the state of litter in forest ecosystems	115
A. A. Minin. Regulation of the land-atmosphere water exchange by terrestrial ecosystems	128
A. A. Rudkova, A. A. Roitman, T. V. Zamaraeva. Cadmium effect on the growth of unicellular algae in various environmental acidities	141
N. V. Semeniuk, A. A. Rudkova. The experience gained in pine needle studies for assessing the state of forest ecosystems	149
M. V. Udalkina, N. I. Bazilevich, B. G. Bogatyrev, A. P. Kirilenko, A. M. Tarko. Investigation of the forest ecosystem production in the moderate northern hemisphere using a data base	159

MATHEMATICAL ECOSYSTEM MODELLING

M. Ya. Antonovsky, Yu. A. Kuznetsov, R. A. Fleming. Response of a coniferous forest to pest intrusion: simple dynamics model	168
N. M. Vinogradova, M. O. Nikonorova. Model approach to an economic loss assessment for region ecosystems	176
V. V. Galitsky, A. V. Tuzinkovich. About an approach to modelling homogeneous test plant communities	185
A. N. Gorban', M. G. Sadovsky. Optimization migration models: globally informative species	197
A. B. Gorstko, Ya. M. Demianenko, B. V. Medaliye, E. M. Rud'. Simulation modelling of the natural and man-induced dynamics of forest biogeocenoses	205
A. I. Gurtshev, M. D. Korzukhin. Canopy and root competition in linear pine-tree plantations	223
A. O. Kokorin, [A. II. Ostromoguilsky]. The assessment of anticipated changes in the global methane balance	232

A. H. Ostromoguilsky, I. M. Kuniña. Quantitative pattern of the effect of O ₃ , SO ₂ and NO ₂ on higher plants	238
S. P. Polenok. Model of spring barley growth and development accounting for cenotic interactions	248
A. A. Roitman. Analysis and generalization of ecological data in hierarchical data sets	259
M. T. Ter-Mikaelian, V. V. Furayev. Model of spatial-time forest dynamics under fire impact	275
A. V. Tuzinkovich. Simulation of plant population dynamics using integral differential equations	285

ПРЕДИСЛОВИЕ

В последние годы заметно активизировалась деятельность в области регулирования степени антропогенного воздействия на окружающую природную среду. Хотя общая концепция допустимости воздействия для континентальных экосистем сще не вполне сформировалась, обострившиеся проблемы загрязнения среды требуют принятия неотложных мер по ограничению уровня антропогенной нагрузки. На национальном уровне вводятся уже не только санитарно-гигиенические нормативы допустимого загрязнения, но и экологические нормативы, призванные обеспечить сохранность различных типов экосистем. В настоящее время это оказалось весьма актуальным и на международном уровне, поскольку в рамках международных организаций, прежде всего ЕЭК ООН, формируется концепция критических и допустимых уровней воздействия SO_2 , NO_x и O_3 на леса и агрокосистемы.

Для решения этих проблем необходимо прежде всего иметь достаточно эффективный комплекс моделей для оценки экологических последствий воздействия основных антропогенных факторов на экосистемы суши для оценки степени устойчивости последних к главным типам возмущений. Эта работа носит в значительной мере теоретический характер и тесно соприкасается с фундаментальными исследованиями в области географии, геофизики и экологии.

Прикладные вопросы тесно связаны с проведением экспериментальных исследований по эффектам воздействия приоритетных загрязняющих веществ на биологические организмы, а также с систематизацией имеющейся в специальной литературе экотоксикологической информации.

Важной частью этого комплекса исследований является развитие биологических методов контроля эффектов загрязнения. Особенно серьезные проблемы связаны с ранним обнаружением неблагоприятных эффектов загрязнения, что составляет основную цель биотической подпрограммы фонового комплексного мониторинга состояния природной среды.

Перечисленные вопросы были в центре внимания семинара «Мониторинг состояния биосфера и математические методы в экологии», который продолжал работу в Лаборатории мониторинга природной среды и климата Госкомгидромета и АН СССР (ЛАМ) в 1986—1987 гг. По материалам его работы подготовлена настоящая книга, которая является продолжением одноименных публикаций 1978—1987 гг.

НАУЧНОЕ ОБОСНОВАНИЕ И ОПЫТ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА

КОМПЛЕКСНЫЙ ПОДХОД ПРИ ОСУЩЕСТВЛЕНИИ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО НОРМИРОВАНИЯ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ВОЗДУХА

Ю. А. Израэль, С. М. Семенов, И. М. Кунина

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

ВВЕДЕНИЕ

Стратегию ограничения антропогенного загрязнения воздуха можно основывать на «благополучии» различных «реципиентов»: населения, важнейших элементов природных и искусственных экосистем, металлоконструкций и материалов, памятников природы и культуры и т. д. Разумеется, лучше всего сбалансированно учитывать все виды ущерба от загрязнения.

К сожалению, в полной мере такой комплексный подход пока не осуществим, так как пока не создано общепризнанных методов сведения столь разнокачественных видов ущерба в единую оценку.

Однако решение проблемы ограничения, нормирования загрязнения воздуха нельзя откладывать. Экологическая практика требует принятия каких-то, пусть предварительных, но достаточно эффективных решений как на национальном, так и на международном уровнях. Последний аспект является наиболее сложным в методологическом плане, так как требует не только комплексной оценки экологических последствий сложившихся в каждой стране уровней загрязнения атмосферы. Необходимо уметь выделять компоненты общего ущерба, связанные с трансграничными потоками загрязнения из других стран.

В этой работе мы коснемся лишь части упомянутых проблем, касающейся влияния компонентов трансграничного загрязнения на растительность суши.

Суммирующий доклад [15], подготовленный под руководством Исполнительного органа Конвенции по трансграничному загрязнению воздуха на большие расстояния, выдвигает в качестве основных первичных компонентов загрязнения воздуха соединения серы и азота — SO_2 , NO_x . Переносимые на большие расстояния в атмосфере, они приводят к появлению в приземном слое воздуха повышенных концентраций таких фитотоксичных газов, как SO_2 , NO_2 и O_3 . Появление O_3 связано с фотохимическими реакциями в атмосфере, протекающими с участием NO_x .

Последствия воздействия этих веществ на фотосинтезирующие органы растений подробно проанализированы в работах [1, 3—7, 14]. Однако непосредственное использование всех этих данных для целей нормирования уровня загрязнения затруднительно. Различные авторы работали с различными видами растений, контролировали различные эффекты, важность которых трудно сопоставить. Это же касается материала, изложенного в упомянутом докладе [15].

УНИФИЦИРОВАННАЯ ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ ЗАГРЯЗНЯЮЩИХ ВЕЩЕСТВ НА РАСТЕНИЯ

Мы предприняли попытку выполнить унифицированную оценку последствий воздействия NO_2 , SO_2 , O_3 на растения через фотосинтезирующие органы — листву или хвою. В качестве изучаемого эффекта использовался единый показатель — общая биомасса растений. Были систематизированы имеющиеся в специальной литературе данные об экспериментах «доза — эффект», проведенных в контролируемых условиях с древесными растениями. В экспериментах с деревьями обычно использовались их проростки.

Каждый элементарный j -й блок данных имел следующий вид:

Используемая концентрация поллютанта	Биомасса растения в конце опыта
C_0^j	B_0^j
C_1^j	B_1^j
.	.
.	.
.	.
$C_{n_j}^j$	$B_{n_j}^j$

Время экспозиции для j -го блока обозначалось через t^j .

Порядок строк соответствует возрастанию концентраций; суммарное время воздействия поллютанта измерялось в часах.

В качестве примера таким образом организованного блока информации приведем данные табл. 1 по влиянию NO_2 , SO_2 и O_3 на общую сухую массу проростков сосны (*Pinus sp.*).

По этим данным вычислялись значения показателей

$$u_i^j = \frac{1}{(C_i^j - C_0^j) t^j} \ln \frac{B_i^j}{B_0^j}.$$

Затем вычисленные значения показателей u объединялись по всем экспериментам с интересующей нас группой растений.

При оценке среднего b значений u и его стандартного отклонения по соответствующей группе считалось, что величины

Таблица 1

Влияние NO_2 , SO_2 и O_3 на прирост деревьев (*Pinus* sp.)

Серия опытов	Вид	Количество различных условий загрязнения	Длительность воздействия, ч	Значение общей сухой массы растения в конце опыта, г или % от контроля (х)	Концентрация, млн^{-1}	Источник данных
Двуокись азота						
1	<i>P. taeda</i>	2	168	100 * 78	0,0 0,1	[29]
2	<i>P. taeda</i>	2	168	100 * 89	0,0 0,1	[29]
3	<i>P. rigida</i>	2	168	100 * 81	0,0 0,1	[29]
4	<i>P. virginiana</i>	2	168	100 * 98	0,0 0,1	[29]
Двуокись серы						
1	<i>P. silvestris</i>	2	8624	78,5 60,7	0,001 0,053	[20]
2	<i>P. silvestris</i>	2	8624	90,9 76,4	0,001 0,053	[20]
3	<i>P. silvestris</i>	3	4864	48,1 49,7 45,4	0,002 0,04 0,04	[21]
4	<i>P. silvestris</i>	4	10704	131,8 115,0 114,4 105,5	0,002 0,04 0,04 0,04	[21]
5	<i>P. silvestris</i>	2	2016	0,76 0,613	0,0018 0,057	[17]
6	<i>P. silvestris</i>	2	2800	5,08 3,92	0,0007 0,061	[17]
7	<i>P. silvestris</i>	2	6340	93,6 87,8	0,001 0,057	[17]
Озон						
1	<i>P. elliottii</i>	3	1792	1,84 1,41 0,91	0,02 0,076 0,104	[23]
2	<i>P. elliottii</i>	3	1792	1,808 1,474 0,902	0,02 0,076 0,104	[23]
3	<i>P. taeda</i>	2	168	100 * 80	0,0 0,1	[29]

Серия опытов	Вид	Количество различных условий загрязнения	Длительность воздействия, г	Значение общей сухой массы растения в конце опыта, г или % от контроля (*)	Концентрация, млн ⁻¹	Источник данных
4	<i>P. taeda</i>	2	168	100 * 86	0,1 0,1	[29]
5	<i>P. rigida</i>	2	168	100 * 112	0,0 0,1	[29]
6	<i>P. virginiana</i>	2	168	100 * 95	0,0 0,1	[29]
7	<i>P. taeda</i>	4	168	100 * 86 78 72	0,0 0,05 0,1 0,15	[29]
8	<i>P. taeda</i>	4	168	100 * 107 94 86	0,0 0,05 0,1 0,15	[29]
9	<i>P. rigida</i>	4	168	100 * 92 81 76	0,0 0,05 0,1 0,15	[29]
10	<i>P. virginiana</i>	4	168	100 * 102 97 87	0,0 0,05 0,1 0,15	[29]

$\ln B_i/B_0$ варьируют примерно в одинаковой степени по случайным причинам. Таким образом, u_i^l есть приближение b с ошибкой, пропорциональной

$$\frac{1}{(C_i^l - C_0^l) t^l}.$$

При этом предположении b определилось как средневзвешенное оценок u_i^l с весами, обратно пропорциональными квадратам ошибок (т. е. по Гауссу).

Использованная процедура оценки позволяет определить коэффициент b в следующей простейшей модели экологического ущерба:

$$B_1 = B e^{-bD}, \quad (1)$$

где B_1 и B — биомасса растения в конце вегетационного периода (или к моменту снятия урожая) в условиях загрязнения и без него соответственно, D — суммарная доза загрязняющего вещества, полученная растением за упомянутый период (модель предложена Ф. Н. Семевским).

Подчеркнем, что модель (1) рассчитана на оценку эффекта воздействия поллютантов на однолетние сельскохозяйственные культуры и проростки древесных растений.

По описанной выше схеме мы произвели расчет значений коэффициента b для воздействия NO_2 , SO_2 и O_3 на растения *Pinus sp.*, опираясь на исходные данные табл. 1. Результаты расчета приведены в табл. 2.

Таблица 2
Оценки коэффициента b (10^{-3} млн·ч $^{-1}$) для модели влияния NO_2 , SO_2 и O_3 на растения

Загрязняющее вещество	Количество данных при осреднении	Оценка b (\bar{b})	Ошибка b	Доверительный интервал (90 %)
NO_2	4	8,87	3,04	1,7—16,0
SO_2	10	0,43	0,096	0,26—0,61
O_3	20	3,12	0,43	2,4—3,9

Отметим, что при выполнении расчетов мы не использовали данных об острых поражениях растений, связанных с действием кратковременных пиковых концентраций поллютантов. Таким образом, область действия модели (1) — последствия хронических (неострых) воздействий загрязняющих веществ с временем экспозиции около 1 вегетационного периода.

К оценкам, приведенным в табл. 2, необходимо относиться критически. Исходных экспериментальных данных явно недостаточно для проведения глубокого статистического анализа. Результаты по NO_2 слишком неопределенные. Хотя SO_2 достоверно менее токсично, чем NO_2 и O_3 , последние два поллютанта сопоставить по токсичности для *Pinus sp.* по имеющимся данным невозможно.

Однако, опираясь на эти оценки, можно продемонстрировать подход к экологическому нормированию загрязнения воздуха с использованием унифицированного показателя состояния растения — прироста его биомассы.

ПРОЦЕДУРА ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПРЕДЕЛЬНО ДОПУСТИМЫХ И КРИТИЧЕСКИХ УРОВНЕЙ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ВОЗДУХА

Будем считать нежелательным уровень снижения прироста проростков растений за вегетационный период на $K\%$ от уровня этого показателя у *Pinus sp.* в условиях фонового естественного загрязнения. Рассчитаем для каждого поллютанта по отдельности с помощью модели (1) такие концентрации $C_{\text{NO}_2}^*$, $C_{\text{SO}_2}^*$, $C_{\text{O}_3}^*$, которые достаточно достоверно соответствуют снижению годичного прироста не более, чем на $K\%$ от уровня этого показателя

в совершенно незагрязненном воздухе.¹ Тогда в предположении о независимости действия рассматриваемых агентов критические нагрузки не будут возникать, если

$$\frac{C_{\text{NO}_2} - C_{\text{NO}_2}^{\Phi}}{C_{\text{NO}_2}^{*}} + \frac{C_{\text{SO}_2} - C_{\text{SO}_2}^{\Phi}}{C_{\text{SO}_2}^{*}} + \frac{C_{\text{O}_3} - C_{\text{O}_3}^{\Phi}}{C_{\text{O}_3}^{*}} \leqslant 1. \quad (2)$$

Здесь C_{NO_2} — средние концентрации поллютантов за вегетационный период, C^{Φ} — оценки естественных фоновых глобальных концентраций.

Вопрос о критическом значении K пока не решен окончательно, в данном случае мы примем предварительную экспертную оценку $K=10\%$.² Именно для этого K рассчитаны концентрации C^* : $C_{\text{NO}_2}^*=3,5 \text{ млрд}^{-1}$, $C_{\text{SO}_2}^*=86 \text{ млрд}^{-1}$, $C_{\text{O}_3}^*=14 \text{ млрд}^{-1}$ (достоверность отсутствия нежелательного эффекта $\geq 95; 97,5; 97,5\%$ соответственно).

При этих параметрах выполнение ограничения (2) обеспечивает снижение прироста у *Pinus sp.* не более чем на 10% с достоверностью не менее 90%.

Таким же способом с помощью данных табл. 2 можно рассчитать такие уровни приращений концентраций NO_2 , SO_2 , и O_3 к естественному их фону, при которых с достаточной достоверностью годичный прирост *Pinus sp.* будет снижаться не менее чем на 10%. Эти уровни следующие: $C_{\text{NO}_2}^{**}=33 \text{ млрд}^{-1}$, $C_{\text{SO}_2}^{**}=-260 \text{ млрд}^{-1}$, $C_{\text{O}_3}^{**}=25 \text{ млрд}^{-1}$ (достоверность возникновения нежелательного эффекта $\geq 95; 97,5; 97,5\%$ соответственно).

При выполнении соотношения

$$\frac{C_{\text{NO}_2} - C_{\text{NO}_2}^{\Phi}}{C_{\text{NO}_2}^{**}} + \frac{C_{\text{SO}_2} - C_{\text{SO}_2}^{\Phi}}{C_{\text{SO}_2}^{**}} + \frac{C_{\text{O}_3} - C_{\text{O}_3}^{\Phi}}{C_{\text{O}_3}^{**}} \geqslant 1 \quad (3)$$

нежелательный эффект возникает с вероятностью не менее 90%. Значения C^* и C^{**} естественно называть предельно допустимыми и критическими превышениями естественного фона концентраций загрязняющих веществ (табл. 3). Соотношения (2) и (3) можно трактовать как предельно допустимую и критическую оценку для смеси NO_2 , SO_2 и O_3 .

Подчеркнем, что приведенные выше оценки предельно допустимых и критических уровней определялись по эффекту воздействия загрязняющих веществ через зеленые ассимилирующие органы на показатель прироста проростков *Pinus sp.* за один вегетационный период. Таким образом, не принимались во внимание ни долговременные экологические сукцессионные эффекты в лесной

¹ При этих оценках и далее время экспозиции для оценки эффекта принималось равным 5 мес · 30 сут · 12 ч = 1800 ч.

² Ф. И. Семенским предложен полифакториальный подход к определению критического значения K , основанный на особенностях реакций растений на загрязнение в условиях климатического стресса.

Таблица 3

Предельно допустимые C^* и критические C^{**} превышения естественного фона NO_2 , SO_2 , O_3 (млрд $^{-1}$) для *Pinus sp.* (полусуточные, средние за вегетационный период)

Вещество	C^*	C^{**}
NO_2	3,5	33
SO_2	86	260
O_3	14	25

экосистеме [32], ни косвенное влияние поллютантов на растения путем осаждения на почву и изменения условий в корнеобитаемой зоне [15]. Совместный анализ всех этих последствий загрязнения атмосферы требует дальнейших исследований.

О СОВМЕСТНОМ ДЕЙСТВИИ ЗАГРЯЗНЯЮЩИХ ВЕЩЕСТВ

Выполняя оценки снижения биомассы растения при совместном действии нескольких загрязняющих веществ, мы предполагали независимость (аддитивность) их действия. Это означает, что при расчетах мы пользовались некоторым обобщением формулы (1):

$$B_1 = B \exp \left(- \sum_n b_n \Delta D_n \right), \quad (4)$$

где B_1 и B — биомассы растений в конце эксперимента в опыте и в контроле соответственно, ΔD_n — приращение получаемой растением дозы n -го загрязняющего вещества в опыте по сравнению с контролем, b_n — параметры модели (см. табл. 2).

Возникает естественный вопрос о правомерности использования формулы (4), основанной на предположении о независимости действия NO_2 , SO_2 и O_3 .

Для оценки существенности синергизма (взаимного усиления) или взаимного ослабления действия отдельных поллютантов при их смешивании мы систематизировали имеющуюся в специальной литературе информацию следующим образом. Каждый элементарный j -блок информации имел вид:

Концентрация 1-го вещества	Концентрация 2-го вещества	Биомасса растения в конце эксперимента
C_1	C_2	B_0
C_1	$C_2 + \Delta_2$	B_1
$C_1 + \Delta_1$	C_2	B_2
$C_1 + \Delta_1$	$C_2 + \Delta_2$	B

Здесь индекс j у символов C и B опущен. Далее вычислялись значения:

$$x^j = B_1/B_0, \quad y^j = B_2/B_0, \quad z^j = B/B_0.$$

Если бы предположение о независимости действия загрязняющих веществ на рассматриваемый показатель B было верно, то выполнялось бы соотношение $z^j = x^j y^j$.

Однако для каждого конкретного рассмотренного блока данных это равенство нарушалось в ту или другую сторону. Чтобы выяснить, являются эти отклонения систематическими или случайными, были вычислены значения $u^j = \ln z^j - \ln x^j - \ln y^j$, а затем оценены средние \bar{u} и их стандартные отклонения для различных пар загрязняющих веществ и различных групп растений ($\text{SO}_2 + \text{NO}_2$ и $\text{SO}_2 + \text{O}_3$ для сельскохозяйственных культур, $\text{SO}_2 + \text{NO}_2$, $\text{SO}_2 + \text{O}_3$ и $\text{NO}_2 + \text{O}_3$ для деревьев). Значение \bar{u} характеризует отклонение наблюдаемого эффекта от аддитивного для соответствующей группы растений и пары веществ. Результаты расчета сведены в табл. 4. Все величины в ней безразмерные.

Анализ данных по воздействию $\text{SO}_2 + \text{NO}_2$ и $\text{SO}_2 + \text{O}_3$ на сельскохозяйственные культуры не показал достоверных отклонений эффекта совместного действия от аддитивного.

Достоверные отклонения эффектов совместного действия от аддитивного обнаружены лишь в случае воздействия $\text{SO}_2 + \text{NO}_2$ и $\text{NO}_2 + \text{O}_3$ на деревья. При этом эти отклонения разнонаправлены. В первом случае наблюдается взаимное усиление эффекта, во втором — ослабление (см. табл. 4).

Эта разнонаправленность в случае одновременного действия всех трех поллютантов — NO_2 , SO_2 и O_3 — приводит к взаимной компенсации эффектов. Действительно, если на древесное растение воздействует смесь трех газов SO_2 , NO_2 и O_3 , как это и бывает в реальных условиях, то отклонения от аддитивного эффекта будут описываться (в логарифмическом масштабе) поправкой $u = u_3 + u_4 + u_5$, где u_i — оценка \bar{u} в i -й строке табл. 4.

При этом s^2 — оценку дисперсии u — можно вычислить по формуле $s^2 = s_3^2 + s_4^2 + s_5^2$, где s_i — оценка s_i в i -й строке табл. 4. В результате этих вычислений получаем: $u = -0,156$; $s = 0,122$; $t = u/s = -1,28$. Следовательно, хотя знак u говорит о возможном синергическом эффекте для смеси газов NO_2 , SO_2 и O_3 , низкое значение t -критерия недостаточно для 95 %-ной достоверности этого явления.

Проведенные выше расчеты свидетельствуют о том, что имеющаяся информация пока не позволяет достаточно достоверно обнаружить отклонения эффекта действия смеси трех упомянутых газов от аддитивного. Таким образом, в первом приближении при расчетах можно рекомендовать пользоваться формулой (4), основанной на предположении о независимости действия NO_2 , SO_2 и O_3 .

Таблица 4

Оценка отклонений наблюдаемых эффектов от аддитивного

№ п/п	Группа растений	Вещества	Количество элементарных блоков информации	Оценка среднего отклонения эффекта от аддитивного (\bar{d})	Критерий Сьюлента	Характер наблюдаемого отклонения от аддитивности	Оценка достоверности на уровне не менее 55 %	Источник экспериментальных данных
1	Сельскохозяйственныекультуры	SO ₂ , NO ₂	66	-0,096	0,071	1,34	Синергизм	Недостоверно [8, 9, 22, 28, 30, 31, 33—35, 37, 40]
2	То же	SO ₂ , O ₃	12	0,046	0,097	0,47	Ослабление	[11—13, 16, 24, 25, 37, 39]
3	Деревья	SO ₂ , O ₃	10	-0,0001	0,078	0,0014	Синергизм	” [10, 27, 36]
4	”	SO ₂ , NO ₂	16	-0,278	0,081	3,429	Синергизм	Достоверно [18, 19]
5	”	NO ₂ , O ₃	8	0,122	0,048	2,559	Ослабление	” [29]

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для оценки экологических последствий влияния SO_2 , NO_2 и O_3 на растения через фотосинтезирующие органы использован унифицированный показатель — снижение прироста биомассы.

Статистический анализ экспериментальных данных по влиянию этих поллютантов на прирост биомассы деревьев и сельскохозяйственных культур показал следующее:

— достоверное отличие эффекта совместного действия от аддитивного (независимого) для пары загрязняющих веществ обнаруживается только при воздействии $\text{SO}_2 + \text{NO}_2$ (синергизм) и $\text{NO}_2 + \text{O}_3$ (ослабление) на деревья;

— вследствие разнонаправленности отклонений эффект совместного воздействия трех поллютантов — SO_2 , NO_2 и O_3 — достоверно от аддитивного не отличается.

Используя этот унифицированный показатель, мы определили предельно допустимые и критические [2, 7, 26] уровни загрязнения воздуха упомянутыми поллютантами (см. табл. 3), а также предельно допустимые и критические соотношения для их смесей — (2) и (3) соответственно.

При этом в качестве экологического критерия использовался показатель прироста биомассы проростков деревьев *Pinus* sp. за вегетационный период. В качестве критического уровня его изменения рассматривалось его снижение на 10 % по сравнению с его значением в условиях фонового природного загрязнения. Долговременные сукцессионные изменения в лесной экосистеме, а также влияние атмосферных осаждений на корневое питание растений не учитывались.

Имеющаяся информация позволила оценить параметры модели доза — эффект лишь со значительной степенью неопределенности. Вследствие этого между предельно допустимыми и критическими уровнями загрязнения имеются большие зоны неопределенности. Это плата за дефицит первичной экспериментальной информации о реакции деревьев на загрязнение.

Мы рекомендуем при реализации национальных и международных научных программ в области охраны окружающей среды:

— активизировать усилия по созданию систем моделирования и оценки атмосферных потоков NO_x и связанных с ними индуцированных уровней O_3 в нижней атмосфере (в развитие работ типа [38]);

— стимулировать выполнение экспериментальных фитотоксикологических проектов по оценке совместных эффектов воздействия NO_2 и O_3 , а также SO_2 на древесные и сельскохозяйственные растения;

— стимулировать создание более совершенных и точных расчетных моделей для количественной оценки влияния NO_2 , SO_2 и O_3 на прирост (урожай) древесных растений и сельскохозяйственных культур.

Получение новых экспериментальных данных позволит существенно уточнить зависимости доза — эффект, а также оценки

пределенно допустимых и критических уровней загрязнения атмосферы приоритетными загрязняющими веществами.

В заключение подчеркнем еще раз комплексный характер предложенного подхода к экологическому нормированию. Это, в частности, означает, что в реальных условиях предельно допустимыми и критическими уровнями загрязнения (см. табл. 3) нельзя пользоваться покомпонентно. Для правильной оценки ситуации необходима информация о всем комплексе загрязняющих веществ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гудериан Р. Загрязнение воздушной среды.— М.: Мир, 1979, 200 с.
2. Израэль Ю. А. Экология и контроль состояния природной среды.— Л.: Гидрометеоиздат, 1984. 375 с.
3. Кислотные дожди/Ю. А. Израэль, И. М. Назаров, А. Я. Прессман, Ф. Я. Ровинский, Л. М. Филиппова. Л.: Гидрометеоиздат, 1983. 204 с.
4. Кунина И. М. Влияние озона на растения.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем.— Л.: Гидрометеоиздат, 1986, т. 9, с. 44—47.
5. Кунина И. М. Оценка влияния озона на фитомассу и урожай расений.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем.— Л.: Гидрометеоиздат, 1987, т. 10, с. 115—128.
6. Остромогильский А. Х., Кунина И. М. Количественные закономерности влияния O_3 , SO_2 и NO_2 на высшие растения.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1989, т. 11.
7. Экологические эффекты загрязнения природной среды глобального масштаба/Ю. А. Израэль, Л. М. Филиппова, Г. Э. Инсааров, Ф. П. Семевский, С. М. Семенов.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1987, т. 10, с. 10—22.
8. Ashenden T. W. The effects of long-term exposures to SO_2 and NO_2 pollution on the growth of *Dactylis glomerata* L. and *Poa pratensis* L.— Env. Poll., 1979, v. 18, N 4, p. 249—258.
9. Ashenden T. W., Williams I. A. D. Growth reductions in *Lolium multiflorum* Lam. and *Phleum pratense* L. as a result of SO_2 and NO_2 pollution.— Env. Poll. (ser. A), 1980, v. 21, N 2, p. 131—139.
10. Chappelka III A. H., Chevone B. I., Burk T. E. Growth response of yellow poplar (*Liriodendron tulipifera* L.) seedlings to ozone, sulphur dioxide and simulated acidic precipitation alone and in combination.— Env. Exp. Bot., 1985, v. 25, N 3, p. 233—244.
11. Chronic ozone or sulphur dioxide exposure, or both, affect the early vegetative growth of soybean/Tingey D. T., Reinert R. A., Wickliff C., Heck W. W.— Can. J. Pl. Sci., 1973, v. 53, N 4, p. 875—879.
12. Effects of chronic doses of ozone and sulphur 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, v. 23, N 6, p. 1184—1191.
13. 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, v. 12, N 1, p. 75—80.
14. Effects of SO_2 on plants.— Moscow, 1984. 136 p.
15. Effects and control of transboundary air pollution.— United Nations, New York, 1987. 133 p.
16. Ernst W. H. O., Tonnenijck A. E. C., Pasman F. J. M. Ecotypic response of *Silene cucubalus* to air pollutants (SO_2 , O_3).— J. Plant Physiol., 1985, v. 118, p. 439—450.
17. Farrar J. F., Reilton J., Rutter A. J. Sulphur dioxide and the growth of *Pinus sylvestris*.— J. Appl. Ecol., 1977, v. 14, N 3, p. 861—875.

18. Freer-Smith P. H. The responses of six broadleaved trees during long-term exposure to SO_2 and NO_2 .—New Phytol., 1984, v. 97, N 1, p. 49—61.
19. Freer-Smith P. H. The influence of SO_2 and NO_2 on the growth, development and gas exchange of *Betula pendula* Roth.—New Phytol., 1985, v. 99, N 3, p. 417—430.
20. Garsed S. G., Rutter A. J., Relton J. The effects of sulphur dioxide on the growth of *Pinus silvestris* in two soils.—Env. Poll., ser. A, 1981, v. 24, N 3, p. 219—232.
21. Garsed S. G., Rutter A. J. The effects of fluctuating concentrations of sulphur dioxide on the growth of *Pinus silvestris* L. and *Picea sitchensis* (Bong.) Carr.—New Phytol., 1984, v. 97, N 2, p. 175—195.
22. Godzik S., Ashmore M. R., Bell J. N. B. Responses of radish cultivars to long-term and short-term exposures to sulphur dioxide, nitrogen dioxide, and their mixture.—New Phytol., 1985, v. 100, N 2, p. 191—197.
23. Growth response of two varieties of slash pine seedlings to chronic ozone exposures/Hogsett W. E., Plocher M., Wildman V., et al.—Can. J. Bot., 1985, v. 63, N 12, p. 2369—2376.
24. Heagle A. S., Boddy D. E., Neely G. E. Injury and yield responses of soybean to chronic doses of ozone and sulphur dioxide in the field.—Phytopathol., 1974, v. 64, N 1, p. 132—136.
25. Hofstra G., Ormrod D. P. Ozone and sulphur dioxide interaction in white bean and soybean.—Can. J. Pl. Sci., 1977, v. 57, N 4, p. 1193—1198.
26. Izrael Yu. A., Semenov S. M. Ecological horizon.—In: Acidification and Its Policy Implications. Amsterdam, Elsevier, 1986.
27. Jensen K. F. Growth analysis of hybrid poplar cuttings fumigated with ozone and sulphur dioxide.—Env. Poll., ser. A, 1981, v. 26, N 4, p. 243—250.
28. Klarer C. I., Reinert R. A., Huang J. S. Effects of sulphur dioxide and nitrogen dioxide on vegetative growth of soybean.—Phytopathol., 1984, v. 74, N 9, p. 1104—1106.
29. Kress L. W., Skelly J. M. Response of several eastern forest tree species to chronic doses of ozone and nitrogen dioxide.—Plant Dis., 1982, v. 66, N 12, p. 1149—1152.
30. Lorenzini G., Mimack A., Ashmore M. R. Differential response of alfalfa strains to chronic and acute fumigations with O_3 , SO_2 , NO_2 and a mixture of SO_2 and NO_2 .—Rivista di Pat. Veg., 1985, S. IV, v. 21, N 1, p. 13—27.
31. Marie B. A., Ormrod D. P. Tomato plant growth with continuous exposure to sulphur dioxide and nitrogen dioxide.—Env. Poll., ser. A, 1984, v. 33, N 3, p. 257—265.
32. Ökologische Effekte der Luftverunreinigung durch Schwefelgas/Izrael Ju. A., Filippova L. M., Insarov G. E., Semjonov S. M., Karaban R. T., Nazarov I. M. Actuelle frage des umweltschutzes in der Sowjetunion und in der Bundesrepublik Deutschland. Die Werke des zweiten Symposium, Moskau, Kishinev, 1984. Leningrad, 1987, S. 246—286.
33. Pande P. C. Sorghum development and sensitivity to SO_2 and NO_2 singly and in mixtures.—Agricul., Ecosyst. and Environ., 1984, v. 11, p. 197—202.
34. Pande P. C., Mansfield T. A. Responses of spring barley to SO_2 and NO_2 pollution.—Env. Poll. (ser. A), 1985, v. 38, N 1, p. 87—97.
35. Pande P. C., Mansfield T. A. Responses of winter barley to SO_2 and NO_2 alone and in combination.—Env. Poll. (ser. A), 1985, v. 39, N 3, p. 281—291.
36. Reich P. B., Lassoie J. P., Amudsen R. G. Reduction in growth of hybrid poplar following field exposure to low levels of O_3 and (or) SO_2 .—Can. J. Bot., 1984, v. 62, N 12, p. 2835—2841.
37. Reinert R. A., Gray T. N. The response of radish to nitrogen dioxide, sulphur dioxide, and ozone, alone and in combination.—J. Env. Qual., 1981, v. 10, N 2, p. 240—243.
38. The Fourteenth Routine Report from the Eastern Meteorological Synthesizing Centre (MSC-E)—EMEP/MSC-E, Report 1/87.
39. Tingey D. T., Heck W. W., Reinert R. A. Effect of low concentrations of ozone and sulphur dioxide on foliage, growth and yield of radish.—J. Am. Soc. Hort. Sci., 1971, v. 96, N 3, p. 369—371.

40. Whitmore M. E., Mansfield T. A. Effects of long-term exposures to SO₂ and NO₂ on *Poa pratensis* and other grasses.— Env. Poll., Ser. A, 1983, v. 31, p. 217—235.

INTEGRATED APPROACH TO ECOLOGICAL STANDARD SETTING FOR TRANSBOUNDARY AIR POLLUTION

Yu. A. Israel, S. M. Semenov, I. M. Kunina

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

The problem of integrated assessment of terrestrial plant damage from priority air pollutants is considered. Comprehensive assessment of pollutant phytotoxicity is given, and methods of standard setting for transboundary air pollution, based on ecological criteria, are suggested.

КОНТРОЛЬ ИЗМЕНЕНИЯ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ПЛАНЕТАРНОЙ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ

B. A. Абакумов

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

В биосфере и вне ее постоянно возникает множество возмущений A . Эти возмущения в случае недостаточности регуляторных механизмов планетарной экологической системы могут вывести значения B характеризующих ее переменных из допустимых для нее пределов. Из всех возможных значений B лишь немногие (β) совместимы с существованием биосферы как планетарной экологической системы. Следовательно, регуляторные механизмы планетарной экологической системы достаточны в том и только том случае, если обеспечивают реакции в таком соответствии с A , чтобы исходы всегда оставались внутри допустимого множества β , т. е. в допустимых для существования планетарной экологической системы пределах. В биосфере разнообразие всех возможных исходов ограничивается пределами множества допустимых исходов благодаря достаточному разнообразию регуляторных механизмов планетарной экологической системы. Такова может быть частная формулировка основного кибернетического закона необходимого разнообразия Винера — Шеннона — Эшби применительно к планетарной экологической системе.

«...Только разнообразие в R может уменьшить разнообразие, создаваемое D , — утверждал У. Р. Эшби, формулируя кибернетический закон необходимого разнообразия, — только разнообразие может уничтожить разнообразие» (см. [12], с. 294). Символом R Эшби обозначал регуляторные механизмы кибернетической системы, а символом D — возмущения, возникающие в этой системе или вне ее.

Закон необходимого разнообразия, открытый чисто математически Шенноном (так называемая десятая теорема Шеннона [11]), является основным законом функционирования каждой кибернетической системы, будь то автоматические регуляторы в технике, средневековые андроиды — человекоподобные игрушки, представляющие собой механические, программируемые устройства, современные электронные вычислительные машины, человеческий мозг, биологическая популяция или планетарная экологическая система. Важные идеи, приведшие к открытию закона необходимого разнообразия, были высказаны впервые Норбертом Винером [3], однако применимость этого закона не-

только в области теории информации, как это было показано Шенноном, но и в области теории оптимального управления была открыта Эшби [12], который придал закону необходимого разнообразия наиболее общую форму. А. Д. Урсул [9] определил закон необходимого разнообразия как основной закон кибернетики, с чем нет оснований не согласиться, и предложил называть его законом Винера—Шеннона—Эшби, отдавая справедливую дань вкладу этих ученых в открытие, разработку и окончательную формулировку закона.

Основной кибернетический закон Винера — Шеннона — Эшби дает возможность выяснить отношения, существующие между различными типами возмущений и ответными реакциями планетарной экологической системы, позволяет понять и правильно оценить значение изменений внутреннего разнообразия планетарной экологической системы, происходящих под воздействием антропогенных факторов. Особенно важно то, что «закон необходимого разнообразия дает нам меру регулирования» (см. [12], с. 294).

В соответствии с основным кибернетическим законом Винера — Шеннона — Эшби ведущим направлением в развитии планетарной экологической системы было увеличение ее внутреннего разнообразия. Важнейшими составляющими этого процесса были, с одной стороны, усложнение и повышение организации живых существ, совершение становление систем адаптаций к условиям внешней среды и увеличение многообразия видов, а с другой — увеличение биogeографического разнообразия, флористического и фаунистического разнообразия территорий суши и акваторий Мирового океана, увеличение разнообразия биомов и биоценозов.

К увеличению внутреннего разнообразия планетарной экологической системы ведут все основные направления органической эволюции: ароморфоз, идиоадаптация, ценогинез и дегенерация. Так, возникновение полового процесса, фотосинтеза и многоклеточности в архейскую эру не только подняли докембрийские организмы на более высокий уровень организации, но и привели к увеличению внутреннего разнообразия и устойчивости планетарной экологической системы. Более поздние ароморфозы протерозойской эры (развитие билатеральной симметрии, центральной нервной системы, дифференциация осморегуляторной и выделительной системы, дифференцировка мезодермы, возникновения вторичной полости тела, развитие кровеносной системы, превращение протонефридиев в метанефридии, формирование целомо-дуктов и т. п.) подготовили гигантский «популяционный взрыв» морских скелетообразующих беспозвоночных. Важные ароморфозы у растений (такие, как дифференциация покровной, механической и проводящей тканей у риниофитов) привели к расширению границ планетарной экологической системы, к завоеванию растениями суши с ее более разнообразными и сложными условиями. Ароморфозы органов и конечностей у позвоночных животных в связи с переходом к наземному образу жизни явились важнейшей предпосылкой богатого видового разнообразия наземных

позвоночных животных. Возникновение теплокровности, появление волосяного покрова и приобретение способности к внутриутробному развитию зародышей привели к образованию млекопитающих и позволили им заселить новые более холодные области Земли. Прогрессивная ароморфная эволюция сердца позвоночных повысила энергию их жизнедеятельности и обусловила не только возникновение теплокровности у птиц и млекопитающих, но и возможность прогрессивной эволюции центральной нервной системы и органов чувств. Развитие коры головного мозга и, как следствие этого, образование условных рефлексов, существенное усложнение поведения, обусловили колоссальное разнообразие ответных реакций млекопитающих на изменения окружающей среды. В наибольшей степени это свойство проявилось у приматов.

Если процесс прогрессивной эволюции на организменном уровне идет как бы уступами («периоды подъема организации чередуются с периодами, когда морфологической прогрессивной эволюции не происходит» (см. [8], с. 308), то процесс изменения внутреннего разнообразия планетарной экологической системы не прекращается и в периоды, когда морфологической прогрессивной эволюции не происходит» (см. [8], с. 308), то процесс изменения линная идиоадаптивная радиация, в результате которой потомки ароморфно изменившейся прародительской формы приобретают частные приспособления к новым разнообразным условиям и расширяют свой географический ареал. Таким образом, если ароморфизмы часто связаны с завоеванием новой среды обитания и лежат в основе возникновения больших систематических групп — типов, классов, отрядов, то идиоадаптации способствуют появлению более мелких групп — семейств, родов, видов, что также ведет к увеличению внутреннего разнообразия планетарной экологической системы и обеспечивает обживание разнообразных частных условий. Дегенерация — процесс, в морфофизиологическом отношении противоположный ароморфозу, ведущий к понижению общей организации организмов, имеет важнейшим своим следствием, подобно ароморфозу и идиоадаптации, увеличение внутреннего разнообразия и устойчивости планетарной экологической системы. «... Целые группы дегенерировавших форм, — указывал А. Н. Северцов, — например, все оболочники, ленточные черви, усоногие раки и многие другие увеличили в течении филогенеза число особей, составляющих данный вид, расширили свой ареал распространения и распались на соподчиненные систематические категории (дочерние виды)» (см. [8], с. 316).

В разные периоды развития планетарной экологической системы соотношения между различными составляющими процесса увеличения ее внутреннего разнообразия, по-видимому, существенно изменялись. Так, в пермский период в адаптивном увеличении внутреннего разнообразия планетарной экологической системы в связи с резко выраженной дифференциацией климата большое место занимало увеличение биogeографического разнообразия. О последнем можно судить по обилию областей и

провинций, выделяемых в различных схемах биогеографического районирования этого периода. Напротив, в начале юрского периода с его слабо дифференцированным климатом флора и фауна в биогеографическом отношении были сравнительно однородны. Увеличение внутреннего разнообразия планетарной экологической системы в это время происходило в большой мере путем увеличения видового разнообразия. Важное место в этом процессе принадлежало наземным членистоногим, среди которых появились бабочки, а также рептилиям, достигшим господствующего положения среди наземных позвоночных. Впервые появились древнейшие птицы подкласса ящерохвостых — археоптериксы. В увеличении разнообразия наземной флоры большую роль играли голосеменные (гингковые, саговниковые, беннетиты, хвойные), достигшие в юрский период господствующего положения, и разнообразные папоротники и хвоши. Важный вклад в видовое разнообразие морской фауны принадлежал кораллам, иглокожим, членистоногим, радиоляриям, фораминиферам, головоногим моллюскам (аммонитам и белемнитам), двустворчатым и брюхоногим моллюскам. Видовое разнообразие морской фауны пополняли рыбы, и прежде всего костистые, а также рептилии: ихтиозавры и плезиозавры.

Наглядной иллюстрацией изменения соотношения между различными составляющими биологического разнообразия планетарной экологической системы в различные геологические периоды могут служить данные Валлентайна [25] по видовому разнообразию бентосных раковинных моллюсков на шельфе в направлении от экватора к Северному полюсу в течение теплого и холодного геологических периодов (табл. 1).

Таблица 1

Сравнение видового разнообразия бентосных раковин моллюсков на морском континентальном шельфе по градиенту, тянущемуся от экватора до Северного полюса, в течение теплого (I) и холодного (II) геологических периодов [25]

Широтная зона	I		II	
	Число видов	Суммарное число видов (начиная с экватора)	Число видов	Суммарное число видов (начиная с экватора)
6	850	1000	250	2050
5	875	1000	400	2000
4	900	1000	550	1825
3	925	1000	700	1625
2	950	1000	850	1350
1	1000	1000	1000	1000

Цифры, приводимые в таблице, показывают, что в теплые времена геологической истории, когда полюс не был покрыт льдом, придонная фауна северного моря отличалась от современной большим богатством видов, но в целом на всем протяжении от

полюса к экватору сейчас видов бентосных моллюсков вдвое больше, чем было тогда. Этот феномен легко объясним большим в наше время разнообразием условий исследованной акватории, обусловленным большим горизонтальным градиентом температуры по сравнению с горизонтальным градиентом температуры на той же акватории во времена, когда полюс не был покрыт льдом. Приведенный пример показывает также, сколь необходимо при изучении изменения биологического разнообразия планетарной экологической системы анализировать не только разнообразие «внутри сообщества», но и «внутриградиентное» разнообразие.

Значение отдельных составляющих биологического разнообразия планетарной экологической системы изменялось в различные геологические эпохи не только в относительных величинах, но и в абсолютных.

Так, например, эпохи массового вымирания многих групп организмов сменялись эпохами массового возникновения новых групп организмов, что было убедительно показано Ньюэллом [21], проанализировавшим данные о первом и последнем появлении в палеонтологической летописи 2250 семейств, представлявших все крупные группы животных. Весьма примечательно, что большинство пиков кривой вымирания коррелирует с периодами поднятия материков и увеличением дифференциации климата, а последнее, как уже было отмечено выше, обычно сопровождается увеличением биогеографического разнообразия планетарной экологической системы в целом.

Массовое образование и развитие новых групп организмов с их характерными ароморфозными и идиоадаптивными особенностями, следовавшие после эпизодов массового вымирания предшествовавших им групп организмов, а также соответствующие изменения биогеографического разнообразия, вызванные теми или иными возмущениями, возникавшими в биосфере или вне ее, достаточно наглядно иллюстрируют действие регуляторных механизмов планетарной экологической системы на всем протяжении геологической истории Земли.

С появлением человеческого общества в биосфере возник новый фактор, действующий в направлении уменьшения биологического разнообразия планетарной экологической системы и увеличивающий свою мощность на всем протяжении истории. Интенсивное истребление некоторых видов животных человеком началось уже в глубоком доисторическом прошлом. С охотой первобытного человека связывают начало вымирания крупных млекопитающих в позднем плейстоцене [17]. Многие виды крупных млекопитающих вымерли 10 000—11 000 лет назад, примерно тогда, когда произошел, как предполагается, первый взрыв численности популяции первобытного человека [18].

Печальные примеры истребления человеком многих ценных животных на земном шаре вызывали глубокую обеспокоенность ученых еще в прошлом веке. Известный русский естествоиспытатель и путешественник Александр Федорович Миддендорф,

в честь которого названы залив на полуострове Таймыр и мыс на острове Новая Земля, писал: «Нетрудно заметить, что, рассматривая любую страну Европы, особенно же Западной, в отношении изменений, которые произошли в ее фауне, мы вскоре увидим, что часть самых рослых и наиболее поразительных форм высших отделов животных исчезла в историческое время... Все это такие животные, в которых образованный человек не усомнится признать лучшие и как бы более важные формы фауны. В Западной Европе исчезли не только хищные животные, вредные человеку, как то львы, тигры, рыси, дикие кошки, медведи, волки, лесные куницы и т. д., но и зубры, дикие овцы, лоси, обыкновенные и северные олени, косули, кабаны, бобры, дрофы, лебеди и т. д. С течением времени фауны страшно обеднели и стали однобразнее» (см. [7], с. 122).

Подсчитано, что с начала XVII в. полностью истреблено более сотни видов млекопитающих и 163 вида и подвида птиц. В настоящее время находятся под угрозой исчезновения 257 видов млекопитающих и 385 видов птиц. Этот печальный перечень можно пополнить данными по другим группам организмов, хотя по большинству из них, и прежде всего по беспозвоночным, точный учет потерь за это время практически невозможен.

Одной из ведущих причин уменьшения биологического разнообразия планетарной экологической системы справедливо признается чрезмерно интенсивная эксплуатация ее биологических ресурсов, не компенсируемая достаточными восстановительными мероприятиями. Так, чрезмерный выпас приводит к процессу, получившему название «пасторальная дегрессия» и завершающемуся сменой степных сообществ пустынными [4]. Первым сигналом опасности перевыпаса служит уменьшение числа так называемых исчезающих растений в результате их полной элиминации.

Под угрозой полного исчезновения находятся не только отдельные виды организмов, но и некоторые типы экосистем с входящими в них часто высокоспециализированными видами. Этот процесс приобрел в последнее десятилетие такие масштабы, что нашел отражение не только в специальных отчетах и исследованиях, но и в обобщающих сводках по экологии. В известной сводке Р. Дажо (см. [5], с. 400) мы читаем: «Дюны и песчаные пляжи литерали с их высокоспециализированной флорой и фауной постепенно уступают место застройкам... Вековые высокоствольные леса с неповторимым комплексом специфических насекомых и грибов заменяются насаждениями хвойных пород, в которых, кажется, исчезает всякая жизнь».

Этой проблеме, к сожалению, не уделяется еще должного внимания, несмотря на то что важность сохранения в каждом биоме для сравнения участков естественных сообществ не вызывает сомнений, так же как не вызывает сомнений и то, что обеспечение сохранности сильно преобразованных урбанизированных и окультуренных районов часто оказывается невозможным без сохранения в естественном состоянии определенной части ландшафта.

Уменьшение биологического разнообразия планетарной экологической системы не всегда представляет собой побочное следствие урбанизации, загрязнения промышленными отходами или чрезмерной интенсивной эксплуатации биологических ресурсов. Во многих случаях уменьшение биологического разнообразия является следствием целенаправленных и вполне оправданных мероприятий по уничтожению нежелательных видов организмов. Так, неотъемлемой частью профилактики и борьбы с паразитарными и трансмиссивными болезнями служит уничтожение паразитов во внешней среде во всех фазах их жизненного цикла, уничтожение переносчиков возбудителей заболеваний, а также приведение территории в состояние, непригодное для существования переносчиков, промежуточных хозяев и самих паразитов во время пребывания их во внешней среде. Ведется интенсивная борьба с вредителями и сорняками в сельском и лесном хозяйствах; уничтожается растительный покров в полосах отчуждения линий электропередачи, шоссейных и железных дорог. Из этого очевидно, что оценка изменения биологического разнообразия планетарной экологической системы под воздействием антропогенных факторов была бы односторонней без учета прагматического аспекта этой проблемы.

К сожалению, довольно часто прагматически оправданные задачи осуществляются неадекватными средствами, приводящими к неоправданным, а иногда и к невосполнимым потерям. Примером таких средств может служить массовое применение длительно действующих ядовитых веществ с широким спектром действия. Применение таких веществ должно быть повсеместно заменено экологически допустимыми и прагматически оправданными средствами. В этом отношении особенно перспективными представляются экологические методы борьбы, имющие в своем арсенале хищников, паразитов и возбудителей болезней, специфичных для данного вредителя, а также растения-приманки, отвлекающие вредителей от ценных культур. Заслуживает внимания применение гормональных стимуляторов, препятствующих завершению цикла развития насекомых-вредителей, феромонов и других биохимических препаратов, регулирующих поведение вредителей, средств радиационной и химической стерилизации. Принципиальное значение в решении обсуждаемого вопроса принадлежит внедрению правильных севооборотов и сельскохозяйственных культур, устойчивых к вредителям и болезням, а также непосредственному увеличению разнообразия возделываемых культур. Приоритетность таких подходов убедительно подтверждается многочисленными примерами негативных последствий применения длительно действующих ядовитых веществ с широким спектром действия. Одним из наиболее негативных последствий их применения является уменьшение видового разнообразия сообществ за счет элиминации популяций полезных видов.

Дальнейшее неконтролируемое развитие процесса уменьшения биологического разнообразия планетарной экологической системы

может привести в соответствии с основным кибернетическим законом к непоправимым последствиям. Отсюда очевидна чрезвычайная важность тщательного и разностороннего контроля изменения биологического разнообразия планетарной экологической системы. Решение этой важнейшей проблемы существенно осложняется сейчас тем, что у нас нет единого интегрального показателя биологического разнообразия планетарной экологической системы, не разработана унифицированная система контроля биологического разнообразия и нет общепринятой системы оценки последнего.

На сегодняшний день наиболее полно разработаны методы оценки видового разнообразия сообществ. В системе биомониторинга находят широкое применение достаточно простые индексы «видового богатства» [6], показывающие соотношения между количеством видов и численностью особей, предложенные Менхиником [20], Маргалефом [16] и Хеллауэлом [10]. Определенной популярностью пользуются также индексы Симпсона [24], Шеннона — Унвера [23], Уилма — Дорриса [26] и Геллапа — Робертсона [15]. Реже применяются индексы Макинтоша [19], Фишера [14], Кернса [13], Одума — Кантлона [22] и Бриллюэна [2].

Однако внутреннее разнообразие биоценоза определяется не только числом входящих в него видов, но и их полифункциональностью. Последняя не учитывается ни в одном из вышеперечисленных индексов. Полифункциональность видов, а следовательно, и внутреннее разнообразие экосистемы определяются разнообразием лохосов. Лохос представляет собой совокупность особей в популяции, находящихся на одном и том же этапе развития, и является элементарной функциональной единицей популяции [1]. Каждый лохос обладает присущей только ему системой связей с окружающей средой, специфичными для него ведущими экологическими отношениями. Каждый лохос выполняет в популяции свойственную только ему генеалогическую, а в экосистеме — экологическую функцию. Лохосы, составляющие одну популяцию, бывают настолько различны по своим экологическим функциям, что могут принадлежать к разным трофическим уровням. Таким образом, популяции разных биологических видов привносят не одинаковый вклад во внутреннее разнообразие экосистемы, что не отражается ни одним из вышеназванных индексов, но не может не учитываться при контроле и оценке изменения биологического разнообразия планетарной экологической системы.

Анализ проблемы, поставленной в настоящем сообщении, впервые приводит к следующим выводам.

1. С начала возникновения планетарной экологической системы ведущим направлением в ее развитии было увеличение ее внутреннего разнообразия.

2. Важнейшими составляющими этого процесса были увеличение многообразия видов, биogeографического разнообразия, флористического и фаунистического разнообразия географических территорий суши и акваторий Мирового океана, увеличение раз-

нообразия биомов и биоценозов, усложнение и повышение организации биологических систем на суборганизменном, организменном и суперорганизменном уровнях, совершенствование систем адаптаций всех структурных уровней планетарной экологической системы в условиях внешней среды.

3. В разные периоды развития планетарной экологической системы соотношения между различными составляющими процесса увеличения ее внутреннего разнообразия существенно изменились.

4. С появлением человеческого общества в биосфере возник новый фактор, действующий в направлении уменьшения биологического разнообразия планетарной экологической системы и увеличивающий свою мощность на всем протяжении истории.

5. Неконтролируемое развитие процесса уменьшения биологического разнообразия планетарной экологической системы под воздействием антропогенных факторов может привести в соответствии с основным кибернетическим законом к непоправимым последствиям.

6. Необходим тщательный и разнообразный контроль изменения биологического разнообразия планетарной экологической системы, включающий в себя как контроль изменения разнообразия «внутри сообщества», так и контроль изменения фаунистического и флористического разнообразия, разнообразия биомов и биоценозов, «внутриградиентного» разнообразия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абакумов В. А. Временная структура популяций.— Труды ВНИРО, 1970, т. 71, с. 255—260.
2. Бриллюэн Л. Наука и теория информации.— М.: Физматгиз, 1960, с. 463.
3. Винер Н. Кибернетика или управления в животном и машине. Изд. 2-е.— М.: Советское радио, 1968. 215 с.
4. Высоцкий Г. Н. Ергеня: Культурно-фитологический очерк.— Труды Бюро по прикладной ботанике, 1915, вып. 8, с. 331.
5. Дајко Р. Основы экологии.— М.: Прогресс, 1975, с. 415.
6. Израэль Ю. А., Гасилина Н. К., Абакумов В. А. Гидробиологическая служба наблюдений и контроля поверхностных вод в СССР.— В кн.: Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. Труды II советско-английского семинара. Л.: Гидрометеоиздат, 1981, с. 7—15.
7. Миддендорф А. Ф. Путешествие на север и восток Сибири. Сибирская фауна.— СПб.: Академия наук, 1869, с. 310.
8. Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1939, с. 471.
9. Урсул А. Д. Методологические проблемы применения информации в биологии.— В кн.: Философские вопросы биокибернетики. Материалы к симпозиуму. М.: АН СССР, 1969, с. 114—137.
10. Хеллаузел Дж. М. Сравнительный обзор методов анализа данных в биологическом надзоре.— В кн.: Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям. Труды советско-английского семинара. Л.: Гидрометеоиздат, 1977, с. 108—123.
11. Шенон К. Работы по теории информации и кибернетике.— М.: Изд-во иностр. лит., 1963, с. 272.

12. Эшби У. Р. Введение в кибернетику.—М.: Изд-во иностр. лит., 1959, с. 257.
13. Cairns J., Albaugh D. W., Chancy M. D. The sequential comparison index—a simplified method for non-biologists to estimate relative differences in biological diversity in stream pollution studies.—*J. Water Pollut. Control Fed.*, 1968, vol. 40, p. 1607—1613.
14. Fischer R. A., Corbett A. S., Williams C. B. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population.—*J. Animal Ecol.*, 1943, vol. 12, p. 42—58.
15. Gallup J. D., Robertson J. M., Streebin E. A. Comparison of macroscopic and microscopic indicators of pollution.—*Proc. Okla. Acad. Sci.*, 1970, vol. 50, p. 49—56.
16. Margalef R. Diversidad de especies en las comunidades naturales.—*Publins. Inst. Biol.apl.*, Barcelona, 1951, vol. 6, N 59. 72 p.
17. Martin P. S. The discovery of America.—*Science*, 1973, vol. 179, p. 969—974.
18. Martin P. S., Wright H. E. Pleistocene extinctions: The Search for a cause.—Yale University Press, New Haven, 1967.
19. McIntosh R. P. An index of diversity and the relation of certain concepts of diversity.—*Ecology*, 1967, vol. 48, p. 392—404.
20. Menhinick E. F. A comparison of some species-individuals diversity indices applied to samples of field insects.—*Ecology*, 1964, vol. 45, N 4, p. 859—861.
21. Newell N. D. Revolutions in the history of life.—*Geol. Soc. Amer., Spec. Pap.*, vol. 89, p. 63—91.
22. Odum H. T., Cantlon J. E., Kornicker L. S. An organizational hierarchy postulate for the interpretation of species-individuals distribution, species entropy and ecosystem evolution and the meaning of species variety index.—*Ecology*, 1960, vol. 41, p. 2.
23. Shannon C. E., Weaver W. The mathematical theory of communication.—Urbana: Univ. Illinois Press, 1963, p. 117.
24. Simpson E. H. Measurement of diversity.—*Nature*, 1949, vol. 163, p. 688.
25. Valentine J. W. The evolution of ecological units above the population level.—*J. Paleontol.*, 1968, vol. 42, p. 253—267.
26. Wilhm J. L., Dorris T. C. Species diversity of benthic macroinvertebrates in a stream receiving domestic and oil refinery effluents.—WHO (EBL), 1965, vol. 47, N 65, p. 1—46.

MONITORING OF CHANGES IN THE BIOLOGICAL DIVERSITY OF THE PLANETARY ECOLOGICAL SYSTEM

V. A. Abakumov

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

Action of the Viner-Shannon-Ashby principal cybernetics law of required diversity is considered as applicable to the planetary ecological system. Anthropogenic factor is shown to reduce biological diversity of the biosphere, which might bring about irreparable implications. A careful and diversified control of changes in the biological diversity of the planetary ecological system is needed.

ПРОДУКТИВНОСТЬ ЛУГОВ ЛЕСНОЙ ЗОНЫ СССР

Н. И. Базилевич, Н. Г. Царевская

Институт географии АН СССР

Лесные ландшафты, для которых характерны не только леса, но и луга, и болота, широко распространены в северной части Советского Союза. Площадь пойменных лугов и лугов на месте сведенных лесов около 50 млн га [1].

Климат лесной зоны умеренный, достаточно влажный в европейской части СССР, по мере перемещения на восток в Сибири он становится все континентальнее и холоднее, а при приближении к Тихоокеанскому побережью — вновь несколько теплее и влажнее [38].

Почвы северотаежной подзоны преимущественно глеево-подзолистые (в Средней и Восточной Сибири — глеево-подзолистые мерзлотные), в Притихоокеанском регионе — дерново-лесные. В среднетаежной подзоне распространены подзолистые почвы, в Средней Сибири — мерзлотно-таежные, в Притихоокеанском регионе — кислые оподзоленные и неоподзоленные. В подзонах южнотаежной и хвойно-широколиственных лесов на Европейской территории СССР (ЕТС) и Западной Сибири почвы дерново-подзолистые, в восточных районах — бурые лесные мерзлотные. В подзоне широколиственных лесов в ЕТС и Западной Сибири распространены серые лесные почвы, в Восточной Сибири — серые лесные мерзлотные, в Притихоокеанском регионе — бурые лесные.

Пойменные почвы низких уровней регулярно затопляемые относятся в ЕТС, Западной Сибири и Притихоокеанском регионе к дерновым, а в Средней и Восточной Сибири — к дерново-мерзлотным [41]. На прирусовых валах формируются слоистые песчаные и супесчаные почвы с очень слабо развитым профилем. В центральной пойме развиваются дерновые зернистые обычно суглинистые почвы, в понижениях рельефа — заболоченные. Приподнятые не регулярно затопляемые участки поймы имеют черты зональных лесных почв. Почвы лугов междуречий, как правило, имеют еще более выраженные признаки зональности.

Луга делятся на материковые и пойменные [8]. Материковые, обычно вторичные, делятся на суходольные и низинные. Различное местоположение находит отражение в растительном покрове лугов. В табл. 1 приведены основные виды-доминанты для лугов разных регионов СССР.

К настоящему времени накопился некоторый материал по ряду параметров продуктивности лугов лесной зоны СССР: запасам живой фитомассы (надземной и подземной), измеряемых в весовых единицах на единицу площади; запасам мортмассы (надземных и подземных растительных остатков), измеряемых в тех же единицах; значению годичной продукции (также надземных

Таблица 1

Основные виды — доминанты лесных лугов разных регионов СССР

Регион	Тип лугов		
	Сухоцельные	Низинные	Пойменные
ETC	<i>Anthoxanthum odoratum</i> , <i>Poa pratensis</i> , <i>Festuca pratensis</i> , <i>F. rubra</i> , <i>Cynosurus cristatus</i> , <i>Briza media</i> , <i>Nardus stricta</i> , <i>Festuca occina</i> , <i>Trifolium pratense</i> , <i>T. repens</i> , <i>Vicia cracca</i> , <i>Lathyrus pratensis</i> , <i>Potentilla argentea</i> , <i>Leucanthemum vulgare</i> , <i>Achillea millefolium</i> , <i>Centaurea jacea</i> , <i>C. phrygia</i> , <i>Ranunculus acris</i> , <i>R. auricomus</i> , <i>Melampyrum nemorosum</i>	<i>Deschampsia cespitosa</i> , <i>Anthoxanthum odoratum</i> , <i>Festuca rubra</i> , <i>F. pratensis</i> , <i>Alpecurus pratensis</i> , <i>Carex cespitosa</i> , <i>C. vesicaria</i> , <i>Polygonum bistorta</i> , <i>Geum rivale</i> , <i>Trifolium europeaeus</i> , <i>Rumex acetosa</i> , <i>Filipendula ulmaria</i> , <i>acris</i> , <i>R. auricomus</i>	<i>Festuca pratensis</i> , <i>Phleum pratense</i> , <i>Poa pratensis</i> , <i>Elytrigia repens</i> , <i>Bromopsis inermis</i> , <i>Lathyrus pratensis</i> , <i>Vicia cracca</i> , <i>Equisetum pratense</i>
Западная Сибирь		<i>Bromopsis inermis</i> , <i>Brachypodium pinnatum</i> , <i>Dactylis glomerata</i> , <i>Festuca pratensis</i> , <i>Phleum pratense</i> , <i>Agrostis gigantea</i> , <i>Calamagrostis epigeios</i> , <i>Thalictrum minus</i> , <i>T. simplex</i> , <i>Filipendula ulmaria</i> , <i>Cirsium heterophyllum</i>	<i>Phalaris arundinacea</i> , <i>Calamagrostis langsdorffii</i> , <i>Beckmannia eruciformis</i>
Средняя и Восточная Сибирь		<i>Festuca jacutica</i> , <i>Poa sibirica</i> , <i>Carex caryophyllea</i> , <i>Artemisia maackiana</i>	<i>Calamagrostis langsdorffii</i> , <i>Beckmannia eruciformis</i> , <i>Euphorbia chaquensis</i> , <i>Carex juncea</i> , <i>C. aquatica</i> , <i>Iris setosa</i>
Притихоокеанский		<i>Calamagrostis epigeios</i> , <i>Vicia cracca</i> , <i>Lathyrus komarovii</i> , <i>Arundinella aromatica</i> , <i>Miscanthus purpurascens</i>	<i>Filipendula camtschatica</i> , <i>Reynoutria sachalinensis</i>
		<i>Cacalia hastata</i>	

и подземных органов), измеряемой в весовых единицах на единицу площади за единицу времени.

Наряду с привлечением региональных данных нами был собран и обработан литературный материал по более чем 200 пробным площадям. К сожалению, распределение этих площадей по территории СССР крайне неравномерно. Большинство работ выполнено в ЕТС, чрезвычайно мало данных для Западной, Средней и Восточной Сибири.

Поскольку не все литературные источники содержат необходимые сведения об упомянутых показателях продуктивности, мы были вынуждены прибегнуть к некоторым экстраполяциям. Основой для них послужили экспериментальные данные более фундаментальных исследований лугов в разных регионах СССР.

Практически во всех работах можно найти данные по запасам надземной фитомассы (однократные учеты в разгар вегетации). Что касается запасов подземных органов, то в большинстве случаев не производилось разделения на живые и мертвые их функции. Согласно данным [7, 19, 23, 29], а также нашим данным доля живых подземных органов от общего запаса живых и мертвых составляет около 35—40 % в лугах зоны северной тайги, 45—50 % в среднетаежной зоне и до 60 % в южной тайге и зонах хвойно-широколиственных и широколиственных лесов. При этом доля живых подземных органов больше в лугах ЕТС по сравнению с лугами Азиатской части СССР.

Многими исследователями годичная продукция надземной части лугов приравнивалась к ее запасам в разгар вегетации (G_{\max}). Опираясь на экспериментальные данные детальных исследований по продуктивности лугов лесной и отчасти лесостепной зон [5, 30, 33, 34, 36, 37, 40], можно условно принять, что прирост превышает запасы G_{\max} не менее чем в 1,5 раза.

Значение годичного прироста подземных органов до недавнего времени принималось равным $\frac{1}{3}$ суммарного запаса живых и мертвых подземных органов. В ряде вышеупомянутых работ было установлено, что эта величина примерно равна 100 % и более от среднего запаса живых подземных органов (в основном за счет обновления большей массы тонких корней).

Продуктивность лугов *северотаежной* зоны была оценена только для Притихоокеанского региона. Запасы фитомассы материковых лугов здесь весьма значительны, что связано с преобладанием в этих сообществах высокотравья, и составляют в среднем 29 т/га (табл. 2), в том числе зеленая часть 6,6 т/га, живые подземные органы 22,5 т/га. Запасы мортмассы (мертвых растительных остатков) меньше запасов фитомассы и составляют в среднем 16 т/га. Мортмасса слагается примерно в равной доле за счет подстилки и мертвых подземных органов. Продукция этих лугов по величине близка запасам фитомассы. Она формируется в основном подземными органами. Скорость разложения растительных остатков (оцененная по величине отношением мортмассы к продукции) значительна ($M/P=0,5$).

Таблица 2

Продукция лугов лесной зоны

Сообщество	Фитомасса, т/га		Мортмасса, т/га		Местоположение	Источник	
	Зеленая часть	Подземная часть	Надземная				
			Всего	Ветошь	Подстилка		
Подзона северной тайги. Приокеанический регион. Материковые луга							
Крупнотравно-лабазниковое <i>Filipendula camtschatica</i> , <i>Senecio caninabifolius</i>	8,5 8,5	22,5 22,0*	31,0 30,5*	11.0. 11.0.	11.0. 11.0.	22,0 [29]	
То же	3,0 3,0	29,7 29,0*	32,7 32,0	11.0. 11.0.	11.0. 11.0.	8,2 [29]	
Бейниково-высокогорное <i>Calamagrostis langsdorffii</i> , <i>Angelica ursina</i>	4,3 4,3	17,4 17,0*	21,7 21,3*	11.0. 11.0.	11.0. 11.0.	" [29]	
То же	10,2 15,3*	20,6 20,0*	30,8 35,3*	11.0. 11.0.	6,0* 22,7	7,7 13,7 " [29]	
"	8,1 8,1	14,6 14,0*	22,7 22,1*	11.0. 11.0.	8,0 7,9*	15,9 " [3]	
Подзона северной тайги. Приокеанический регион. Пойменные луга							
Бейниковое <i>Calamagrostis langsdorffii</i>	5,8 5,8	22,7 22,0*	28,5 27,8*	11.0. 11.0.	11.0. 11.0.	" [29]	
Лабазниковое <i>Filipendula camtschatica</i>	8,5 8,5	49,0 49,0*	57,5 57,5*	11.0. 11.0.	18,9 " [29]		

To же	$\frac{3,4}{3,4}$	$\frac{14,8^*}{14,0^*}$	$\frac{18,2}{17,4^*}$	н. о.	7,6	$\frac{8,0^*}{15,6}$	"
To же	$\frac{3,4}{9,9}$	$\frac{14,0^*}{13,4^*}$	$\frac{23,3}{22,9}$	н. о.	6,5	$\frac{7,2^*}{13,7}$	"
"							

[3]

To же	$\frac{9,9}{9,9}$	$\frac{13,0}{13,0}$	$\frac{22,9}{22,9}$				
-------	-------------------	---------------------	---------------------	--	--	--	--

[3]

Подзона средней тайги. Европейская часть СССР. Материковые луга

Разнотравно-злаковое	$\frac{2,2}{3,3^*}$	$\frac{4,0^*}{4,0^*}$	$\frac{6,2}{7,3^*}$	н. о.	$\frac{2,0^*}{1,0^*}$	$\frac{4,0^*}{6,6^*}$	$\frac{6,0^*}{7,6^*}$	Карельская АССР
To же	$\frac{2,2}{3,3^*}$	$\frac{6,6^*}{6,6^*}$	$\frac{8,8}{9,9^*}$	н. о.	$\frac{1,0^*}{1,0^*}$	$\frac{4,6^*}{4,6^*}$	$\frac{5,6}{5,6}$	To же
Разнотравно-злаковое <i>Agrostis tenuis</i>	$\frac{1,6}{2,4^*}$	$\frac{4,6^*}{4,6^*}$	$\frac{6,2}{7,0^*}$	н. о.	$\frac{1,0^*}{1,0^*}$	$\frac{4,6^*}{4,2^*}$	$\frac{6,2^*}{6,2^*}$	[22]
To же <i>Pestuca pratensis</i>	$\frac{5,9}{8,6^*}$	$\frac{4,2^*}{4,0^*}$	$\frac{10,1}{12,6^*}$	н. о.	$\frac{2,0^*}{1,0^*}$	$\frac{4,2^*}{11,6^*}$	$\frac{12,6^*}{12,6^*}$	[22]
Остроочниково-тольнохвощевое <i>Carex acuta, Equisetum fluviatile</i>	$\frac{1,3}{1,9^*}$	$\frac{11,6}{11,0^*}$	$\frac{12,9}{12,9^*}$	н. о.	$\frac{1,0^*}{1,0^*}$	$\frac{11,6^*}{11,6^*}$	$\frac{12,6^*}{12,6^*}$	[12]
Влажноразнотравнико-купальнико-манжетковое <i>Trollius europaeus</i>	$\frac{2,2}{3,3^*}$	$\frac{4,4^*}{4,0^*}$	$\frac{6,6}{7,3^*}$	н. о.	$\frac{1,0^*}{1,0^*}$	$\frac{4,4^*}{16,0^*}$	$\frac{5,4^*}{17,0^*}$	[12]
Черноосоково-вздутоносоковое <i>Carex nigra, Agrostis canina</i>	$\frac{1,2}{1,8^*}$	$\frac{16,0^*}{16,0^*}$	$\frac{17,2}{17,8^*}$	н. о.	$\frac{1,0^*}{1,0^*}$	$\frac{2,0^*}{2,0^*}$	$\frac{9,7^*}{9,7^*}$	[12]
Щучниково-вздутоносоковое <i>Deschampsia cespitosa</i>	$\frac{4,1}{6,2^*}$	$\frac{7,7^*}{11,0}$	$\frac{11,8}{13,2^*}$	н. о.	$\frac{2,0^*}{2,0^*}$	$\frac{6,9^*}{6,9^*}$	$\frac{8,9^*}{8,9^*}$	[12]
Белоусниково-злаково-каланчанковое <i>Nardus stricta, Potentilla erecta</i>	$\frac{2,3}{3,4^*}$	$\frac{6,9^*}{6,0^*}$	$\frac{9,2}{9,4^*}$	н. о.	$\frac{1,0^*}{1,0^*}$	$\frac{4,9^*}{4,9^*}$	$\frac{5,9^*}{5,9^*}$	[12]
Тонкополычищево-злаково-бобовое <i>Agrostis vinealis</i>	$\frac{1,6}{2,4^*}$	$\frac{4,9^*}{4,0^*}$	$\frac{6,5}{6,4^*}$	н. о.	$\frac{1,0^*}{1,0^*}$	$\frac{4,9^*}{4,9^*}$	$\frac{5,9^*}{5,9^*}$	[12]

Сообщество	Фитомасса, т/га			Мортмасса, т/га			Местоположение	Источник		
	Продукция т/га/год)		Всего	Надземная		Подстилка				
	Зеленая часть	Подземная часть		Беготь	Подстилка					
Лугово-яйцево-бобово-разнотравное <i>Festuca pratensis</i> , <i>F. rubra</i> , <i>Achillea millefolium</i>	5,9	4,5	10,4	н. о.	2,0 *	4,5 *	6,5 *	Карельская АССР [12]		
Подзола средней тайги. Европейская часть СССР. Пойменные луга										
Бобово-разнотравно-тимофеевково-лугово-овсянницевое <i>Festuca pratensis</i> , <i>Polygonum pratense</i> , <i>Thalictrum minus</i>	$\frac{3,2}{4,8}$ *	$\frac{9,4}{9,0}$ *	$\frac{12,6}{13,8}$ *	0,49 **	14,1 *	14,59 *	Архангельская обл. [17]			
Полевицово-лисохвостное <i>Festuca rubra</i> , <i>Astragalus danicus</i>	$\frac{2,5}{3,7}$ *	$\frac{10,9}{10,0}$ *	$\frac{13,4}{13,7}$ *	0,76 **	16,3 *	17,06 *	To же	[17]		
Двуклонистниково-осоковое <i>Carex acutiformis</i> , <i>Phalaroides arundinacea</i>	$\frac{4,5}{6,8}$ *	$\frac{17,8}{17,0}$ *	$\frac{22,3}{23,8}$ *	1,89 **	26,7 *	28,59 *,		[17]		
Пырейное <i>Elytrigia repens</i>	$\frac{5,1}{7,3}$ *	$\frac{15,6}{15,0}$ *	$\frac{20,7}{22,3}$ *	н. о.	3,0 *	23,5 *	26,5 *,	[18]		
Овсянницевое <i>Festuca rubra</i> , <i>Plantago media</i>	$\frac{3,0}{4,5}$ *	$\frac{11,8}{11,0}$ *	$\frac{14,8}{15,5}$ *	н. о.	3,0 *	17,8 *	20,8 *,	[18]		
Разнотравно-лисохвостное <i>Alopecurus pratensis</i> , <i>Polygonum bistorta</i>	$\frac{5,5}{8,1}$ *	$\frac{8,6}{8,0}$ *	$\frac{14,1}{16,1}$ *	н. о.	2,0 *	12,8 *	14,8 *,	[18]		
Бобово-разнотравно-злаковое <i>Polygonum pratense</i> , <i>Agrostis tenuis</i>	$\frac{3,6}{5,0}$ *	$\frac{11,1}{11,0}$ *	$\frac{14,7}{16,0}$ *	н. о.	2,0 *	16,6 *	18,6 *,	[18]		

Подзона средней тайги. Средняя Сибирь. Пойменные луга

	$\frac{3,4}{5,1^*}$	$\frac{12,5}{12,0^*}$	$\frac{15,9}{17,1^*}$	н. о.	н. о.	15,2	н. о.	Центральная Якутия
Разнотравно-осоково-полевицкое	$\frac{2,3}{3,5^*}$	$\frac{7,4}{7,0^*}$	$\frac{9,7}{10,5^*}$	н. о.	н. о.	7,4	н. о.	[19]
Разнотравно-ячменное	$\frac{2,8}{4,2^*}$	$\frac{7,8}{7,0^*}$	$\frac{10,6}{11,2^*}$	н. о.	н. о.	7,85	н. о.	[19]
То же	$\frac{1,7}{2,5^*}$	$\frac{7,5}{7,0^*}$	$\frac{9,2}{9,5^*}$	н. о.	н. о.	7,45	н. о.	[19]
"	2,0	7,4	9,4	н. о.	н. о.	7,4	н. о.	[19]
"								

Подзона южной тайги. Европейская часть СССР. Материковые луга

	$\frac{5,7}{6,8^*}$	$\frac{4,6^*}{4,6^*}$	$\frac{10,3}{11,4^*}$	н. о.	н. о.	4,5 *	н. о.	Ленинградская область
Щучковое <i>Deschampsia cespitosa</i>	$\frac{1,3}{1,9^*}$	$\frac{5,1^*}{5,1^*}$	$\frac{6,4}{7,0^*}$	н. о.	н. о.	5,1 *	н. о.	[19]
Полевицкое	$\frac{1,7}{2,5^*}$	$\frac{9,2^*}{9,2^*}$	$\frac{10,9}{11,7^*}$	н. о.	н. о.	9,2 *	н. о.	[2]
Разнотравно-осоково-щучковое	$\frac{6,6}{7,9^*}$	$\frac{4,3^*}{4,3^*}$	$\frac{10,9}{12,2^*}$	н. о.	н. о.	4,3 *	н. о.	[2]
<i>Deschampsia cespitosa</i>	$\frac{3,0}{4,0^*}$	$\frac{5,3^*}{5,3^*}$	$\frac{8,3}{9,3^*}$	н. о.	н. о.	5,3 *	н. о.	[2]
Пырейное <i>Elytrigia repens</i>	$\frac{4,8}{5,8^*}$	$\frac{5,8^*}{5,8^*}$	$\frac{10,6}{11,6^*}$	н. о.	н. о.	5,7 *	н. о.	[2]
Разнотравно-душистоколосковое	$\frac{5,7}{6,8^*}$	$\frac{3,8^*}{3,8^*}$	$\frac{9,5}{10,6^*}$	н. о.	н. о.	3,8 *	н. о.	[2]
<i>Arithoxanthum odoratum</i>								
Мятликовое								
Сборноскожковое <i>Dactylis glomerata</i>								

Сообщество	Фитомасса, т/га			Мортмасса, т/га			Местоположение	Источник		
	Продукция т/(га·год)			Надземная						
	Зеленая часть	Подземная часть	Всего	Ветошь	Подстрижка	Всего				
Полевицевое <i>Agrostis tenuis</i>	4,5 6,7*	4,9 6,0*	9,4 12,7*	1,1	1,0*	4,9*	7,0*	Ленинградская область [24]		
То же	3,4 5,1*	2,1* 2,0*	5,5 7,1*	0,9	1,0*	2,1*	4,0*	То же [24]		
Белоусниковое <i>Nardus stricta</i>	3,5 5,2*	4,2* 4,0*	7,7 9,2*	0,9	1,0*	4,2*	6,1*	" [24]		
То же	5,9 8,8*	6,4* 6,0*	12,3 14,8*	1,5	1,0*	6,4*	8,9*	" [24]		
Душистоколосковое <i>Anthoxanthum odoratum</i>	4,2 6,3*	6,2* 6,0*	10,4 12,3*	1,0	1,0*	6,2*	8,2*	" [24]		
То же	3,3 4,9*	2,7* 2,0*	6,0 6,9*	0,8	1,0*	2,7*	4,5*	" [24]		
Разнотравно-мелкозлаковое <i>Alchemilla monticola, Centaurea jacea, Achillea millefolium</i>	2,4 3,6*	7,2 7,0*	9,6 10,6*	1,3**		3,5	4,8	" [15]		
То же	3,3 3,0 3,6*	13,0 5,7 5,0*	16,3 8,7 8,6*	0,6 2,3**	1,0	6,5 2,8	8,1 5,1	" [23]		
Разнотравно-мелкозлаковое <i>Agrostis tenuis, Anthoxanthum odoratum</i>	4,1 4,7	11,0 11,0*	15,1 15,7*	1,9**		5,5	7,4	" [23]		

Мелкоцлаково-разнотравное *Alchemilla monticola*, *Centaurea jacea*

Злаково-разнотравно-гераниевое
Geranium sylvaticum, *Alchemilla bal-*
fica

Злаково-разнотравно-гераниевое
Geranium sylvaticum, *Alchemilla bal-*
tigiosa

STATION

Хвощево-злаково-ланьшевое *Convalaria majalis*, *Calamagrostis arundinacea*

Сообщество	Фитомасса, т/га			Мортмасса, т/га			Местоположение	Источник		
	Продукция т/(га·год)			Надземная		Подстилка				
	Зеленая часть	Позднем. часть	Всего	Ветошь	Позднем. ная					
Злаково-разнотравное <i>Aegopodium podagraria, Calamagrostis arundinacea</i>	5,3 8,0*	13,0 13,0*	18,3 21,0*	0,34 **	8,6 *	8,94 *	Новгородская область	[35]		
То же	6,2 9,3*	18,8 18,0*	25,0 27,3*	0,39 **	12,5 *	12,89 *	То же	[35]		
Злаково-разнотравно-манжетковое <i>Alchemilla baltica, Dactylis glomerata</i>	4,3 6,5*	22,9 22,0*	27,2 28,5*	0,14 **	15,3 *	15,44 *	"	[35]		
То же	5,2 7,8*	15,0 15,0*	20,2 22,8*	0,21 **	10,0 *	10,21 *	"	[35]		
"	4,4 6,6	20,4 * 20,0 *	24,8 26,6*	0,19 **	13,7 *	13,89 *	"	[35]		
Злаково-разнотравное <i>Festuca rubra, Phleum pratense, Centaurea jacea</i>	5,0 7,5	9,8 9,0	14,8 16,5	0,4	4,8	12,0	17,2	"		
То же	3,0 4,5	6,1 6,0	9,1 10,5	0,3	2,0	9,2	11,5	"		
"	6,1 4,1	7,6 7,0	11,7 13,1	0,5	2,8	10,4	13,7	"		
Злаково-дернистоосоковое <i>Carex cespitosa, Agrostis capina</i>	3,4 5,0*	14,0 14,0*	17,4 19,0*	3,0 **	7,6 *	10,6 *	Ярославская область	[31]		
Мохово-душистоколосковое <i>Anthoxanthum odoratum, Agrostis tenuis</i>	2,0 3,1*	18,7 * 18,0 *	20,7 21,1*	2,0 **	10,0 *	12,0 *	То же	[31]		

Ситниково-полевицкое <i>Agrostis tenuis, Juncus filiformis</i>	$\frac{2,6}{4,0^*}$	$\frac{12,6^*}{12,0^*}$	$\frac{15,2}{16,0^*}$	1,6 **	6,5 *	8,1 *	Ярославская область
---	---------------------	-------------------------	-----------------------	--------	-------	-------	------------------------

Разногравно-злаковое <i>Dactylis glomerata, Alchemilla acutiloba</i>	$\frac{2,8}{4,2^*}$	$\frac{13,0^*}{13,0^*}$	$\frac{15,8}{17,2^*}$	0,17	1,0 *	13,0 *	14,2 *
---	---------------------	-------------------------	-----------------------	------	-------	--------	--------

Осоково-злаковое	$\frac{2,2}{3,3^*}$	$\frac{7,0^*}{7,0^*}$	$\frac{9,2^*}{10,3^*}$	1,5 * **	8,0 *	9,5 *	Тюменская область
------------------	---------------------	-----------------------	------------------------	----------	-------	-------	-------------------

Подзона южной тайги. Западная Сибирь. Материковые луга							
Подзона южной тайги. Приоканический регион. Материковые луга							
Шеломайниковое <i>Filipendula camtschatica</i>	$\frac{60,0}{60,0}$	$\frac{42,0^*}{42,0^*}$	$\frac{102,0}{102,0}$	н. о.	н. о.	23,0 *	Сахалинская область
Вейниковое <i>Calamagrostis langsdorffii</i>	$\frac{34,0}{34,0}$	$\frac{6,0^*}{6,0^*}$	$\frac{40,0}{40,0}$	н. о.	н. о.	2,5 *	Тюменская область
То же	$\frac{40,0}{40,0}$	$\frac{7,0^*}{7,0^*}$	$\frac{47,0}{47,0}$	н. о.	н. о.	3,0 *	Тюменская область
Гречиховое <i>Polygonum weyrichii</i>	$\frac{60,0}{60,0}$	$\frac{31,0^*}{31,0^*}$	$\frac{91,0}{91,0}$	н. о.	н. о.	16,0 *	Тюменская область
Дудниковое <i>Angelica ursina</i>	$\frac{60,0}{60,0}$	$\frac{17,0^*}{17,0^*}$	$\frac{77,0}{77,0}$	н. о.	н. о.	9,0 *	Тюменская область
То же	$\frac{17,4}{17,4}$	$\frac{5,5^*}{5,5^*}$	$\frac{77,0}{22,9^*}$	н. о.	н. о.	3,0 *	Тюменская область
"	$\frac{25,7}{25,7}$	$\frac{5,5^*}{5,5^*}$	$\frac{31,2}{31,2^*}$	н. о.	н. о.	2,9 *	Тюменская область
"	$\frac{21,1}{21,1}$	$\frac{6,3}{6,3^*}$	$\frac{27,4}{27,4^*}$	н. о.	н. о.	3,4 *	Тюменская область

Сообщество	Фитомасса, т/га			Мортмасса, т/га			Местоположение	Источник		
	Продукция τ(т/га./год)			Надземная		Подстика				
	Зеленая часть	Подземная часть	Всего	Ветошь	Поразмнай					
<i>Lilaezниковое Filipendula camtschatica</i>	5,8 5,8	13,9* 13,9*	19,7 19,7*	Н. О. Н. О.	7,5* 9,6*	Н. О. Н. О.	Сахалинская область	[25]		
То же	6,3 6,3	17,7* 17,7*	24,0 24,0*	Н. О. Н. О.	9,6* 9,2*	Н. О. Н. О.	То же	[25]		
<i>Гречиховое Reynoutria sachalinensis</i>	14,7 14,7	17,1* 17,1*	31,8 31,8*	Н. О. Н. О.	9,2* 8,4*	Н. О. Н. О.	"	[25]		
То же	14,9 14,9	15,5* 15,5*	30,4 30,4*	Н. О. Н. О.	8,4* 16,8*	Н. О. Н. О.	"	[25]		
<i>Гречиховое Polygonum weyrichii</i>	10,7 10,7	31,3* 31,3*	42,0 42,0*	Н. О. Н. О.	16,8*	Н. О. Н. О.	"	[25]		
То же	7,9 7,9	35,0* 35,0*	42,9 42,9*	Н. О. Н. О.	18,9*	Н. О. Н. О.	"	[25]		
<i>Крестовниковое Senecio cannabifolius</i>	4,2 4,2	9,1* 9,1*	13,3 13,3*	Н. О. Н. О.	4,9*	Н. О. Н. О.	"	[25]		
То же	5,3 5,3	10,5 10,0*	15,8 15,3	Н. О. Н. О.	5,6*	Н. О. Н. О.	"	[25]		
<i>Анафалисово-веейниковое Anaphalis mangaritacea, Calatagrostis longidorfii</i>	7,8 7,8	22,2* 22,0*	30,0 29,8*	Н. О. Н. О.	11,9*	18,8	о. Монерон	[3]		
<i>Крупнотравнико-веейниковое Cirsium weyrichii</i>	6,9 6,9	25,7* 25,0*	32,6 31,9*	Н. О. Н. О.	7,0 13,8*	20,8	То же	[3]		

Лабазниковое <i>Filipendula camtschatica</i>	$\frac{17,5}{17,5}$	$\frac{37,0^*}{37,0^*}$	$\frac{54,5}{54,5^*}$	н. о.	10,0	$20,0^*$	30,0	"	[3]
То же	$\frac{6,5}{6,5}$	$19,6^*$	$\frac{26,1}{25,5^*}$	н. о.	11,9	$10,6^*$	29,5	"	[3]
"	$\frac{15,6}{15,6}$	$21,7^*$	$\frac{37,3}{36,6^*}$	н. о.	10,5	$11,7^*$	22,2	"	[3]

Подзона южной тайги. Приокеанический регион. Глаженные луга

Крестовниковое <i>Senecio cannabinifolius</i>	$\frac{10,3}{10,3}$	$\frac{12,2^*}{12,0^*}$	$\frac{22,5}{22,3^*}$	н. о.	10,5	$6,6^*$	22,2	Сахалинская область	[25]
То же	$\frac{11,6}{11,6}$	$11,4^*$	$\frac{23,0}{22,6^*}$	н. о.	10,5	$6,2^*$	22,2	То же	[25]
<i>Petasites amplus</i>	$\frac{9,6}{9,6}$	$12,1^*$	$\frac{21,7}{21,6^*}$	н. о.	н. о.	$6,5^*$	н. о.	"	[25]
То же	$\frac{19,7}{19,7}$	$11,6^*$	$\frac{31,31}{30,7^*}$	н. о.	н. о.	$6,3^*$	н. о.	"	[25]
"	$\frac{9,1}{9,1}$	$11,8^*$	$\frac{20,9}{20,1^*}$	н. о.	н. о.	$6,4^*$	н. о.	"	[25]
Лабазниковое <i>Filipendula camtschatica</i>	$\frac{17,2}{17,2}$	$18,4^*$	$\frac{35,6}{35,2^*}$	н. о.	н. о.	$10,0^*$	н. о.	"	[25]
То же	$\frac{19,1}{19,1}$	$18,1^*$	$\frac{37,2}{37,1^*}$	н. о.	н. о.	$9,8^*$	н. о.	"	[25]
Грециховое <i>Reynoutria sachalinensis</i>	$\frac{25,3}{25,3}$	$22,6^*$	$\frac{47,9}{47,3^*}$	н. о.	н. о.	$12,2^*$	н. о.	"	[25]
То же	$\frac{27,0}{27,0}$	$26,5^*$	$\frac{53,5}{53,0^*}$	н. о.	н. о.	$17,7^*$	н. о.	"	[25]
"	$\frac{29,5}{29,5}$	$18,7^*$	$\frac{48,2}{47,5^*}$	н. о.	н. о.	$10,1^*$	н. о.	"	[25]

Сообщество	Фитомасса, т/га			Мортмасса, т/га			Местоположение	Источник		
	Продукция т/(га·год)		Всего	Надземная		Всего				
	Зеленая часть	Погодеменная часть		Ветошь	Полостника					
Купыревое <i>Anthriscus sylvestris</i>	5,8 5,8	2,7* 2,7*	8,5 8,5*	н. о.	1,4*	н. о.	Сахалинская область	[25]		
То же	6,2 6,2	2,4* 2,4*	8,6 8,6*	н. о.	1,3*	н. о.	То же	[25]		
Гречиховое <i>Reynoutria sachalinensis</i>	16,4 16,4	33,8* 33,0*	50,2 49,4*	н. о.	12,7	18,2*	30,9	о. Монерон [3]		
Подзона хвойно-широколиственных лесов. Европейская часть. Западные районы. Материковые луга										
Злаково-бобовое <i>Trifolium montanum, Biza media, Festuca pratensis</i>	3,3 5,0 5,5 8,3	20,2* 20,0* 24,6* 24,0*	23,5 25,0* 30,1 32,3*	н. о.	1,0 13,5* 16,4* 1,0	14,5*	Литовская ССР	[20]		
То же				н. о.	1,6	18,0*	То же	[20]		
Разнотравно-злаково-бобовое <i>Medicago falcata, Trifolium repens, Festuca rubra</i>	5,7 8,6*	16,2* 16,0*	21,9 24,6*	н. о.	1,0	10,8*	11,8	[20]		
Бобово-злаковое <i>Festuca pratensis, F. rubra, Trifolium medium</i>	4,7 7,0*	21,1* 21,0*	25,8 28,0*		1,26** 14,1*	15,36*	„	[21]		
Подзона хвойно-широколиственных лесов. Европейская часть. Западные районы. Пойменные леса										
Хвощово-разнотравно-душистоколосковое <i>Anthoxanthum odoratum, Plantago lanceolata, Stellaria graminea</i>	3,9 2,5	9,7 9,0*	13,6 11,5*	0,14**	н. о.	н. о.	Белорусская ССР	[42]		

Прясно-осоково-злаковое <i>Carex panicosa</i> , <i>Anthoxanthum odoratum</i>	$\frac{3,8}{2,4}$	$\frac{10,8}{10,0^*}$	$\frac{14,6}{12,4^*}$	$0,11^{**}$	Н. О.	Н. О.	То же	[42]
Осоково-разнотравное <i>Carex vesicaria</i> , <i>C. acuta</i> , <i>Galium palustre</i>	$\frac{4,9}{4,4}$	$\frac{12,9}{13,0^*}$	$\frac{17,8}{17,4^*}$	Н. О.	Н. О.	Н. О.	"	[42]
Красноовсянинцевое <i>Festuca rubra</i> , <i>Equisetum arvense</i>	$\frac{3,8}{3,1}$	$\frac{12,0}{12,0^*}$	$\frac{15,8}{15,1^*}$	Н. О.	Н. О.	Н. О.	"	[42]
Разнотравно-хвощево-красноовсянинцевое <i>Equisetum arvense</i> , <i>Festuca rubra</i>	$\frac{3,7}{4,1^*}$	$\frac{12,9}{12,0^*}$	$\frac{16,6}{16,1}$	$0,18^{**}$	Н. О.	Н. О.	"	[43]
Прясно-осоково-злаково-разнотравное <i>Anthoxanthum odoratum</i> , <i>Ranunculus repens</i>	$\frac{3,8}{3,3^*}$	$\frac{10,8}{10,0^*}$	$\frac{14,6}{13,3^*}$	Н. О.	Н. О.	Н. О.	"	[43]
Осоково-разнотравно-болотномятликовое <i>Carex acuta</i> , <i>Poa palustris</i>	$\frac{3,7}{4,6^*}$	$\frac{12,9}{12,0^*}$	$\frac{16,6}{16,6^*}$	Н. О.	Н. О.	Н. О.	"	[43]
Гравилатово-щучково-красноовсянинцевое <i>Festuca rubra</i> , <i>Geum rivale</i>	$\frac{2,3}{3,3^*}$	$\frac{14,6}{14,0^*}$	$\frac{16,9}{17,3^*}$	Н. О.	Н. О.	Н. О.	"	[43]
Красноовсянинцево-душистоколосковое <i>Festuca rubra</i> , <i>Anthoxanthum odoratum</i>	$\frac{3,7}{4,5}$	$\frac{8,4^*}{8,0^*}$	$\frac{12,0}{12,5^*}$	$0,18$	$2,0^*$	$4,5^*$	$6,7^*$	[43]
То же	$\frac{4,0}{3,6^*}$	$\frac{6,3}{6,0^*}$	$\frac{10,3}{9,6^*}$	$0,14$	$2,0^*$	$3,4^*$	$5,54^*$	[43]
"	$\frac{3,3}{3,5}$	$\frac{9,5^*}{9,0^*}$	$\frac{12,8}{12,5^*}$	Н. О.	$1,0^*$	$5,1^*$	$6,1^*$	[43]
Разнотравно-осоково-злаковое <i>Ranunculus repens</i> , <i>Anthoxanthum odoratum</i> , <i>Carex pontica</i>	$\frac{3,8}{3,5^*}$	$\frac{6,5^*}{6,0^*}$	$\frac{10,3}{9,5^*}$	$0,11$	$1,0^*$	$4,3^*$	$5,41^*$	[43]
То же	$\frac{4,5}{6,1^*}$	$\frac{22,0}{22,0^*}$	$\frac{26,5}{28,1^*}$	$0,35$	$1,0^*$	$22,0^*$	$23,35^*$	"

Сообщество	Фитомасса, т/га			Мортмасса, т/га			Местоположение	Источник		
	Продукция т/(га·1/год)			Надземная		Полезная				
	Земная часть	Полезная часть	Всего	Ветошь	Подстилка					
Подзона хвойно-широколиственных лесов. Европейская часть. Центральные районы. Материковые луга										
Трехщетинниково <i>Trisetum flavescens</i>	3,8 5,6*	4,6* 4,6*	8,4 10,2*	Н. о.	2,0*	3,0*	5,0*	Московская область		
Душистоколосковое <i>Anthoxanthum odoratum</i>	2,5 3,8*	7,2* 7,2*	9,7 11,0*	Н. о.	2,0*	3,9*	5,9*	То же		
Разнотравно-злаковое <i>Centaurea jacea, Festuca rubra, Trisetum flavescens</i>	4,0 5,9	12,8 12,8	16,8 18,7		2,5** 6,4	8,9	"	[33]		
То же	4,5 5,9	12,6 12,6	17,1 18,5		3,0** 6,4	9,4	"	[33]		
Трехщетинниково-разнотравное <i>Trisetum flavescens</i>	5,7 8,0*	8,4 8,0*	14,1 16,0*	Н. о.	Н. о.	1,0	Н. о.	[34]		
То же	4,2 6,0*	7,1 7,0*	11,3 13,0*	Н. о.	Н. о.	0,77	Н. о.	[34]		
Подзона хвойно-широколиственных лесов. Европейская часть. Центральные районы. Пойменные луга										
Злаково-разнотравное <i>Alopecurus pratensis, Ranunculus acris</i>	4,3 8,6*	8,2* 8,2*	12,5 16,8*	Н. о.	Н. о.	8,2*	Н. о.	Московская область		
То же	2,1 4,2	8,1 8,1*	10,2 12,3*	Н. о.	Н. о.	8,1*	Н. о.	То же		
Осоково-разнотравное <i>Phleum pratense, Festuca pratensis</i>	5,0 10,0*	15,5* 15,5*	20,5 25,5*	Н. о.	Н. о.	30,9*	Н. о.	"		

4	Заказ № 451	Тимофеевко-овсянниковое <i>Phleum pratense</i> , <i>Festuca pratensis</i>	$\frac{5,0}{8,5^*}$	$\frac{10,0^*}{10,0^*}$	$\frac{15,0}{18,5^*}$	Н. О.	Н. О.	5,3*	Н. О.	"	[4]
		Щучковое <i>Deschampsia cespitosa</i>	$\frac{4,6}{6,9^*}$	$\frac{12,5^*}{12,5^*}$	$\frac{17,1}{19,4^*}$	Н. О.	Н. О.	12,5*	Н. О.	"	[4]
Мятликное	"	Тимофеевко-овсянниковое <i>Phleum pratense</i> , <i>Festuca pratensis</i>	$\frac{3,6}{5,4^*}$	$\frac{7,8^*}{7,8^*}$	$\frac{11,4}{13,2^*}$	Н. О.	Н. О.	7,7*	Н. О.	"	[4]
		Щучковое <i>Deschampsia cespitosa</i>	$\frac{5,7}{7,0^*}$	$\frac{8,2^*}{8,0^*}$	$\frac{13,9}{15,0^*}$	Н. О.	Н. О.	5,5*	Н. О.	"	[10]
То же	"	Тимофеевко-овсянниковое <i>Phleum pratense</i> , <i>Festuca pratensis</i>	$\frac{4,9}{7,0^*}$	$\frac{10,7^*}{10,0^*}$	$\frac{15,6}{17,0^*}$	Н. О.	Н. О.	7,1*	Н. О.	"	[10]
		Щучковое <i>Deschampsia cespitosa</i>	$\frac{4,5}{6,0^*}$	$\frac{9,0^*}{9,0^*}$	$\frac{13,5}{15,0^*}$	Н. О.	Н. О.	5,6*	Н. О.	"	[10]
Щучковое	"	Тимофеевко-овсянниковое <i>Phleum pratense</i> , <i>Festuca pratensis</i>	$\frac{5,1}{6,5^*}$	$\frac{10,6^*}{10,0^*}$	$\frac{15,7}{16,5^*}$	Н. О.	Н. О.	7,0*	Н. О.	"	[10]
		Щучковое <i>Deschampsia cespitosa</i>	$\frac{5,6}{6,5^*}$	$\frac{15,0^*}{15,0^*}$	$\frac{20,6}{21,5^*}$	Н. О.	Н. О.	11,2*	Н. О.	"	[10]
То же	"	Разнотравно-бобовое <i>Lathyrus pratensis</i> , <i>Vicia cracca</i> , <i>Festuca pratensis</i>	$\frac{3,2}{4,0^*}$	$\frac{18,0^*}{18,0^*}$	$\frac{21,2}{22,0^*}$	Н. О.	Н. О.	13,3*	Н. О.	"	[10]
		Разнотравно-злаковое <i>Elytrigia repens</i> , <i>Poa pratensis</i> , <i>Cirsium setosum</i>	$\frac{5,2}{7,8^*}$	$\frac{8,2}{8,0^*}$	$\frac{13,4}{16,8^*}$	Н. О.	2,0*	3,3	5,3*	"	[7]
Осоково-злаковое	"	Разнотравно-злаковое <i>Elytrigia repens</i> , <i>Poa pratensis</i> , <i>Cirsium setosum</i>	$\frac{7,13}{10,7^*}$	$\frac{8,8}{8,8^*}$	$\frac{15,9}{19,5^*}$	Н. О.	3,0*	5,1	8,1*	"	[7]
		Лугово-овсянниковое <i>Festuca pratensis</i>	$\frac{4,3}{6,0^*}$	$\frac{13,7^*}{13,7^*}$	$\frac{17,7}{19,7^*}$	Н. О.	10,0*	Н. О.	"	"	[10]
То же	"	Лугово-овсянниковое <i>Festuca pratensis</i>	$\frac{4,9}{7,4^*}$	$\frac{12,2^*}{12,0^*}$	$\frac{17,1}{19,4^*}$	Н. О.	2,0*	8,2*	10,2*	Калужская обл. пойма р. Жиздра	[28]
		Лугово-овсянниковое <i>Festuca pratensis</i>	$\frac{3,2}{4,8^*}$	$\frac{8,1^*}{8,0^*}$	$\frac{11,3}{12,8^*}$	Н. О.	1,0*	5,4*	6,4*	То же	[28]

Сообщество	Фитомасса, т/га			Мортмасса, т/га			Местоположение	Источник		
	Продукция т/(га/год)			Надземная		Полезм.- ная				
	Зеленая часть	Полезм.- ная часть	Всего	Ветошь	Подстилка					
Луговоовсянницевое <i>Festuca pratensis</i>	6,5 <u>9,5*</u>	9,0 * <u>9,0 *</u>	15,5 * <u>18,5 *</u>	Н. О.	2,0 *	6,0 *	8,0 *	[28]		
Пырейное <i>Elytrigia repens</i>	4,7 <u>7,1 *</u>	9,7 * <u>9,0 *</u>	14,4 <u>16,1 *</u>	Н. О.	2,0 *	6,4 *	8,4	[28]		
То же	3,2 <u>4,8 *</u>	6,5 * <u>6,0 *</u>	9,7 <u>10,8 *</u>	Н. О.	1,0 *	4,4 *	5,4 *	[28]		
Луговолисохвостное <i>Alopecurus pratensis</i>	3,1 <u>4,7 *</u>	25,1 * <u>25,0 *</u>	28,2 <u>29,7 *</u>	Н. О.	1,0 *	16,7 *	17,7 *	[28]		
То же	4,5 <u>6,8 *</u>	10,9 * <u>10,0 *</u>	15,4 <u>16,8 *</u>	Н. О.	2,0 *	7,3 *	9,3 *	[28]		
"	2,6 <u>3,9 *</u>	11,2 * <u>11,0 *</u>	13,8 <u>14,9 *</u>	Н. О.	1,0 *	7,5 *	8,5 *	[28]		
Острогосоковое <i>Carex acuta</i>	4,3 <u>6,5 *</u>	25,9 * <u>25,0 *</u>	30,2 <u>31,5 *</u>	Н. О.	2,0 *	17,2 *	19,2 *	[28]		
То же	6,6 <u>9,9 *</u>	19,0 * <u>19,0 *</u>	25,6 <u>28,9 *</u>	Н. О.	2,0 *	12,7 *	14,7 *	[28]		
"	5,8 <u>8,7 *</u>	16,3 * <u>16,0 *</u>	22,1 <u>24,7 *</u>	Н. О.	2,0 *	10,9 *	12,9 *	[28]		
Луговолисохвостное <i>Alopecurus pratensis</i>	2,6 <u>3,9 *</u>	24,2 * <u>24,0 *</u>	26,8 <u>27,9 *</u>	Н. О.	2,0 *	16,2 *	18,2 *	[28]		

Δ^*	To же	$\frac{2,6}{3,9^*}$	$\frac{18,0^*}{18,0^*}$	$\frac{20,6}{21,9^*}$	II. о.	1,0 *	12,0 *	13,0 *	Калужская обл., пойма р. Жиздра
	"	$\frac{2,3}{3,5^*}$	$\frac{9,8^*}{9,0^*}$	$\frac{12,1}{12,5^*}$	II. о.	1,0 *	6,6 *	7,6 *	To же
	Луговоовсянцевое <i>Festuca pratensis</i>	$\frac{5,4}{8,1^*}$	$\frac{12,5^*}{12,0^*}$	$\frac{17,9}{20,1^*}$	II. о.	2,0 *	8,4 *	10,4 *	[28]
	To же	$\frac{3,5}{5,3^*}$	$\frac{7,7^*}{7,0^*}$	$\frac{11,2}{12,3^*}$	II. о.	1,0 *	5,2 *	6,2 *	[28]
	"	$\frac{4,4}{6,6^*}$	$\frac{7,9^*}{7,0^*}$	$\frac{12,3}{13,6^*}$	II. о.	2,0 *	5,3 *	7,3 *	[28]
	Тимофеевковое <i>Phleum pratense</i>	$\frac{5,0}{7,5^*}$	$\frac{14,1^*}{14,0^*}$	$\frac{19,1}{21,5^*}$	II. о.	2,0 *	9,4 *	11,4 *	[28]
	To же	$\frac{3,7}{5,6^*}$	$\frac{9,9^*}{9,0^*}$	$\frac{13,6}{14,6^*}$	II. о.	2,0 *	6,6 *	8,6 *	[28]
	"	$\frac{4,2}{6,3^*}$	$\frac{9,2^*}{9,0^*}$	$\frac{13,4}{15,3^*}$	II. о.	2,0 *	6,1 *	8,1 *	[28]
	Бекматьевое <i>Beckmannia eruciformis</i>	$\frac{2,9}{4,4^*}$	$\frac{22,0^*}{22,0^*}$	$\frac{24,9}{26,4^*}$	II. о.	1,0 *	14,7 *	15,7 *	[28]
	To же	$\frac{3,2}{4,8^*}$	$\frac{29,6^*}{29,0^*}$	$\frac{32,8}{33,8^*}$	II. о.	1,0 *	19,7 *	20,7 *	[28]
	"	$\frac{4,0}{6,0^*}$	$\frac{16,2^*}{16,0^*}$	$\frac{20,2}{22,0^*}$	II. о.	2,0 *	10,8 *	12,8 *	[28]
	Костровое	$\frac{3,3}{5,0^*}$	$\frac{14,7^*}{14,0^*}$	$\frac{18,0}{19,0^*}$	II. о.	1,0 *	9,9 *	10,9 *	Калужская обл., пойма р. Оки
	To же	$\frac{4,3}{6,5^*}$	$\frac{13,7^*}{13,0^*}$	$\frac{18,0}{19,5^*}$	II. о.	2,0 *	9,2 *	11,2 *	To же
	Красноовсянцевое <i>Festuca rubra</i>	$\frac{3,5}{5,3^*}$	$\frac{9,3^*}{9,0^*}$	$\frac{12,8}{14,3^*}$	II. о.	1,0 *	6,2 *	7,2 *	[28]

Сообщество	Фитомасса, т/га			Мортмасса, т/га			Местоположение	Источник		
	Продукция т/(га·год)		Всего	Наземная		Подземная				
	Зеленая часть	Подземная часть		Бегонь	Полустника					
<i>Festuca rubra</i>	2,4 3,6*	12,7* 12,0*	15,1 15,6*	1,0*	8,4*	9,4*	Калужская обл., пойма р. Оки	[28]		
<i>Festuca pratensis</i>	4,1 6,2*	8,9* 8,0*	13,0 14,2*	2,0*	5,9*	7,9*	То же	[28]		
То же	3,2 4,8*	10,7* 10,0*	13,9 14,8*	1,0*	7,1*	8,1*	"	[28]		
"	3,7 5,6*	11,8* 11,0*	15,5 16,6*	2,0*	7,8*	9,8*	"	[28]		
<i>Phleum pratense</i>	7,0 10,5*	10,1* 10,0*	17,1 20,5*	2,0*	6,8*	8,8*	"	[28]		
То же	6,9 10,4*	13,0* 13,0*	19,9 23,4*	2,0*	8,7*	10,7*	"	[28]		
<i>Alopecurus pratensis</i>	4,5 6,8*	9,6* 9,0*	14,1 15,8*	2,0*	6,4*	8,4*	"	[28]		
<i>Deschampsia cespitosa</i>	2,1 3,2*	8,2* 8,0*	10,3 11,2*	1,0*	5,5*	6,5*	"	[28]		
Гордзона хвойно-широколистенных лесов. Приокеанический регион.	Материковые луга			Приамурье			[13]			
Осоково-злаковое	2,9 4,5*	8,6* 8,0*	11,5 12,5*	н. о.	н. о.	5,8*	н. о.	-		

То же	$\frac{3,7}{5,5^*}$	$\frac{8,1^*}{8,0^*}$	$\frac{11,8^*}{13,5^*}$	н. о.	н. о.	5,4 *	н. о.	То же	[13]
Бобово-разнотравное	$\frac{2,1}{3,0^*}$	$\frac{10,4^*}{10,0^*}$	$\frac{12,5^*}{13,0^*}$	н. о.	н. о.	6,9 *	н. о.	"	[13]
Вейниковое <i>Calamagrostis langsdorffii</i>	$\frac{7,0}{10,0^*}$	$\frac{4,8^*}{4,0^*}$	$\frac{11,8^*}{14,0^*}$	н. о.	н. о.	3,2 *	н. о.	Приморье	[26]
То же	$\frac{9,0}{13,0^*}$	$\frac{7,2^*}{7,0^*}$	$\frac{16,2^*}{20,0^*}$	н. о.	н. о.	4,8 *	н. о.	То же	[26]
Мискантусовое <i>Miscanthus purpurascens</i>	$\frac{6,0}{9,0^*}$	$\frac{3,6^*}{3,0^*}$	$\frac{9,6}{12,0^*}$	н. о.	н. о.	2,4 *	н. о.	"	[26]
То же	$\frac{8,0}{12,0^*}$	$\frac{7,8^*}{7,0^*}$	$\frac{15,8}{19,0^*}$	н. о.	н. о.	5,7 *	н. о.	"	[26]
Разнотравное	$\frac{2,0}{3,0^*}$	$\frac{8,4^*}{8,0^*}$	$\frac{10,4}{11,0^*}$	н. о.	н. о.	5,6 *	н. о.	"	[26]
То же	$\frac{5,0}{7,0^*}$	$\frac{11,4^*}{11,0^*}$	$\frac{16,4}{18,0^*}$	н. о.	н. о.	7,4 *	н. о.	"	[26]
Тростниковое	$\frac{9,0}{13,0^*}$	$\frac{9,0^*}{9,0^*}$	$\frac{18,0}{22,0^*}$	н. о.	и. о.	6,0 *	н. о.	"	[26]
Подзона хвойно-широколиственных лесов. Приокеанический регион. Пойменные луга									
Осоково-злаковое	$\frac{2,2}{3,3^*}$	$\frac{25,6^*}{25,0^*}$	$\frac{27,8}{28,3^*}$	н. о.	н. о.	17,1 *	н. о.	Приамурье	[13]
То же	$\frac{3,7}{5,5^*}$	$\frac{11,2^*}{11,0^*}$	$\frac{14,9}{16,5^*}$	н. о.	н. о.	7,5 *	н. о.	То же	[13]
Бобово-разнотравное	$\frac{4,5}{6,8^*}$	$\frac{6,2^*}{6,0^*}$	$\frac{10,7}{12,8^*}$	н. о.	н. о.	4,0 *	н. о.	"	[13]

Сообщество	Фитомасса, т/га			Мортмасса, т/га			Местоположение	Источник		
	Продукция т/га./год			Надземная						
	Зеленая часть	Подземная часть	Всего	Надземная	Подземная	Всего				
Бобово-разнотравное	2,0 3,0*	10,8* 10,0*	12,8 13,0*	Н. О. Н. О.	7,2* 10,2*	Н. О. Н. О.	Приамурье	[13]		
То же	3,2 4,9*	15,4* 15,0*	18,6 19,9*	Н. О. Н. О.	10,2* 8,4*	Н. О. Н. О.	То же	[13]		
"	3,7 5,0*	12,6* 12,0*	16,3 17,0*	Н. О. Н. О.	8,4* 11,7*	Н. О. Н. О.	"	[13]		
Подзона широколиственных лесов. Европейская часть. Пойменные луга										
Разнотравно-бобово-злаковое <i>Poa pratensis, Festuca pratensis</i>	4,6 7,0*	10,6* 10,0*	15,2 17,0*	Н. О. Н. О.	5,7* 5,2*	Н. О. Н. О.	Ровенская область	[16]		
То же	4,0 6,0*	9,6* 9,0*	13,6 15,0*	Н. О. Н. О.	5,2* 5,0*	Н. О. Н. О.	То же	[16]		
Ковыльно-разнотравное	3,7 5,0*	18,5* 18,0*	22,2 23,0*	Н. О. Н. О.	12,8* 11,8*	Н. О. Н. О.	Башкирская АССР	[10]		
Пестро-разнотравное	1,9 3,0*	17,0* 17,0*	18,9 20,0*	Н. О. Н. О.	11,8* 11,7*	Н. О. Н. О.	То же	[10]		
Мятликово-разнотравное	2,0 3,0*	18,0* 18,0*	20,0 21,0*	Н. О. Н. О.	11,7* 11,0*	Н. О. Н. О.	"	[10]		

Причина. Звездочкой отмечены результаты, полученные экстраполяцией других данных, двумя звездочками — суммарные показатели ветоши и подстилки; Н. О.— не определено.

Пойменные луга этого региона по показателям продуктивности близки материковым. Средние запасы фитомассы 31 т/га, доля подземных органов составляет 78 %. Запасы мортмассы 15 т/га. Значения продукции и скорости разложения растительных остатков те же, что и для материковых лугов.

Для среднетаежной зоны имеется более значительный материал для ряда регионов СССР. Луга ЕТС отличаются значительно меньшими запасами фитомассы, чем луга Притихоокеанского региона. В материковых лугах ЕТС они составляют в среднем 9,6 т/га, надземная часть — 2,8 т/га, живые подземные органы — 6,8 т/га. Запасы мортмассы очень близки запасам фитомассы и составляют 9 т/га. Значение продукции несколько выше запасов фитомассы (10,7 т/(га·год)), которая состоит из зеленой части (4,2 т/(га·год)) и подземных органов (6,5 т/(га·год)). Скорость разложения органических остатков ниже, чем в лугах Притихоокеанского региона ($M/P=0,9$).

Пойменные луга этой зоны отличаются более высокой продуктивностью. Средние запасы фитомассы 16,1 т/га, причем на долю подземных органов приходится 76 %. Запасы мортмассы несколько превышают запасы фитомассы и составляют 19,5 т/га. Основная часть мортмассы приходится на мертвые подземные органы (18,4 т/га). Значение продукции незначительно превышает запасы фитомассы (17,3 т/(га·год)). Скорость разложения органических остатков ниже, чем на материковых лугах ($M/P=1,1$).

Средние запасы фитомассы пойменных лугов Средней Сибири ниже, чем лугов среднетаежной зоны ЕТС (11,8 т/га). Надземная часть составляет в среднем 3,3 т/га. Запасы мортмассы здесь также несколько превышают запасы фитомассы (12,5 т/га). Значение продукции в среднем 12,6 т/(га·год), слагается она в основном подземными органами. Скорость разложения органических остатков такая же, как и в лугах Европейской части ($M/P=1,1$).

В южнотаежной зоне ЕТС запасы фитомассы материковых лугов повышаются по сравнению с лугами в зоне средней тайги и составляют в среднем 16 т/га (надземная часть 3,2 т/га, живые подземные органы 12,8 т/га). Мортмасса слагается в основном мертвыми подземными органами и составляет в среднем 9,0 т/га. Значение продукции близко запасам фитомассы. Скорость разложения растительных остатков повышается ($M/P=0,5$).

Показатели продуктивности материковых лугов южнотаежной зоны Западной Сибири близки к таковым для лугов ЕТС (средние запасы фитомассы 15,8 т/га). Близко и соотношение зеленой части и живых подземных органов (2,8 и 13 т/га соответственно). Мортмасса в среднем равна 14 т/га, основную ее часть составляют мертвые подземные органы. Значение продукции несколько выше запасов фитомассы (17,2 т/(га·год)). Скорость разложения растительных остатков ниже, чем в европейских лугах ($M/P=0,8$).

Для пойменных лугов южнотаежной зоны Западной Сибири имеются только единичные данные. На их характеристике мы не останавливаемся.

Материковые высокотравные луга Притихоокеанского региона южнотаежной зоны отличаются наибольшей продуктивностью. Запасы фитомассы здесь наибольшие и достигают в среднем 40 т/га, распределены примерно одинаково между надземной и подземной частями — 21 и 19 т/га соответственно. Мортмасса равна 23 т/га, значительную ее часть составляет подстилка (13 т/га). Значение продукции близко запасам фитомассы. Скорость разложения растительных остатков примерно такая же, как и в лугах Европейской части ($M/P=0,6$).

Продуктивность пойменных лугов Притихоокеанского региона близка к продуктивности материковых лугов этого региона. Запасы фитомассы в среднем 34 т/га, доли надземных и подземных органов примерно равны. Мортмасса 22 т/га, на долю подстилки приходится 60 %. Скорость разложения растительных остатков примерно такая же, как и на материковых лугах ($M/P=0,7$).

Наиболее значительный материал имеется для лугов *хвойно-широколистенной* зоны. Материковые луга этой зоны в западных районах ЕТС более продуктивны, чем в центральных. Средние запасы фитомассы здесь 24,4 т/га, на долю подземных органов приходится 78 %. Мортмасса составляет 15 т/га, основная ее часть сложена мертвыми подземными органами. Продукция по величине близка фитомассе. Скорость разложения растительных остатков здесь значительна ($M/P=0,6$). В центральных районах ЕТС средние запасы фитомассы заметно ниже — 13,6 т/га, надземная часть 4,8 т/га, подземная — 8,8 т/га. Значение продукции несколько выше запасов фитомассы — 15,6 т/(га·год), формируется она в основном за счет подземных органов (8,8 т/(га·год)). Скорость разложения растительных остатков примерно такая же, как и в западных районах ЕТС ($M/P=0,5$).

Пойменные луга отдельных районов ЕТС в зоне хвойно-широколистенных лесов меньше отличаются друг от друга по показателям продуктивности, чем материковые. Средние запасы фитомассы лугов в западных районах 15 т/га (на долю корней приходится 75 %), в центральных районах — 16 т/га (доля корней 76 %). Продукция лугов этих районов равна 15 и 18,5 т/(га·год) соответственно. Мортмасса составляет от 9 до 12 т/га, основная доля приходится на мертвые подземные органы. Скорость разложения растительных остатков несколько меньше, чем в материковых лугах.

Материковые и пойменные луга этой зоны в Приокеаническом регионе мало отличаются друг от друга по показателям продуктивности. Средние запасы фитомассы на материковых лугах составляют 14,4 т/га (надземная часть — 5,5 т/га, подземная — 7,9 т/га), на пойменных — 16,8 т/га (надземная часть — 3,2 т/га, подземная — 13,6 т/га). Значение продукции несколько больше запасов фитомассы — 15,5 и 18,0 т/(га·год) соответственно. Запасы мортмассы на материковых лугах в среднем равны 8 т/га, на пойменных — 12 т/га. Скорость разложения растительных остатков примерно такая же, как и на лугах ЕТС (M/P равно 0,5 и 0,7 соответственно).

Для зоны широколиственных лесов имеются данные только для пойменных лугов ЕТС. В восточных районах запасы фитомассы больше, чем в западных, за счет как абсолютного, так и относительного увеличения массы подземных органов. На западе средние запасы фитомассы составляют 14,5 т/га (зеленая часть — 4,3 т/га), на востоке — 20,4 т/га (зеленая часть — 2,6 т/га). Запасы мортмассы равны 8 и 16 т/га соответственно. Значение продукции практически равно запасам фитомассы 16 и 21 т/(га·год) соответственно. Скорость разложения растительных остатков в западных районах выше, чем в восточных (M/P равно 0,5 и 0,7 соответственно).

Таким образом, четко прослеживается тенденция к увеличению продуктивности как материковых, так и пойменных лугов от зоны северной тайги к зоне южной тайги (особенно резко это выражено для высокотравных лугов Притихоокеанского региона). От зоны южной тайги к зоне широколиственных лесов возрастание продуктивности происходит более постепенно. При этом отмечается, что показатели продуктивности пойменных лугов близки к показателям продуктивности материковых лугов или несколько их превышают, что обусловлено дополнительным притоком питательных веществ с полыми водами и более благоприятными условиями увлажнения.

Для структуры фитомассы как материковых, так и пойменных лугов всех зон и регионов СССР, за исключением Притихоокеанского, характерно преобладание подземных органов (70—80%). В лугах Притихоокеанского региона доля подземных органов составляет около 50 %. В более континентальных районах зоны широколиственных лесов ЕТС доля подземных органов на лугах может увеличиваться до 85 % и более.

Скорость разложения растительных остатков, оцениваемая отношением запасов мортмассы к значению продукции, увеличиваясь от высоких широт к более низким, выше на лугах Европейской части СССР и приморских районов Притихоокеанского региона по сравнению с внутриконтинентальными районами Западной и Средней Сибири. При этом в пойменных лугах эта скорость несколько ниже, чем в материковых.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андреев Н. Г. Луговодство. М.: Колос, 1974.— 400 с.
2. Андреева Д. М. Генезис и эволюция почв суходольных лугов некоторых природных районов Ленинградской области. Автореф. дисс. на соискание ученой степени канд. биол. наук. Л., 1958. 18 с.
3. Биологическая продуктивность луговых сообществ Дальнего Востока (приокеанические районы)/К. Д. Степанова, Г. А. Белая, Н. Н. Качура и др.— М.: Наука, 1981. 228 с.
4. Быкова Л. Н., Зырин Н. Г. Значение корней травянистой растительности в круговороте азота и зольных элементов.— Вестн. МГУ, сер. биол. и почв., 1960, № 3, с. 67—75.
5. Вагина Т. А., Шатохина Н. Г. Особенности накопления фитомассы в разных типах растительности Барабинской низменности.— В кн.: Геоботаниче-

ские исследования в Западной и Средней Сибири. Новосибирск: Наука, 1971, с. 163—190.

6. Выгодская И. Н., Зукерт Н. М., Солицева О. Н. Связь структуры и продуктивности луговых фитоценозов с радиационным режимом.—Бюлл. МОИП, отд. биол., 1970, т. 25, вып. 6, с. 86—98.

7. Демин А. П. Подземная фитомасса на лугах поймы Оки.—Бюлл. МОИП, отд. биол., 1977, т. 82(3), с. 103—113.

8. Дмитриев А. М. Луговодство с основами луговедения.—М.: Сельхозгиз, 1948.—407 с.

9. Евдокимова Т. И., Гришина Л. А., Кузьменко И. Т. Продуктивность естественных и агрофитоценозов на пойменных почвах Нечерноземья.—В сб.: Биологическая продуктивность почв и ее увеличение в интересах народного хозяйства. М.: Изд. МГУ, 1979, с. 53.

10. Евдокимова Т. И., Гришина Л. А. О характере биологического круговорота элементов питания растений в условиях пойменных территорий.—В кн.: Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. Л.: Наука, 1971, с. 267—273.

11. Задворнова Л. В. Луга.—В. кн.: Биогеографическая характеристика природных зон Советского Союза. М.: МГУ, 1969, ч. I, с. 103—115.

12. Закономерности развития и взаимосвязей луговых биогеоценозов/Под ред. В. Д. Лопатина.—Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1977. 167 с.

13. Зимовец Б. А. Почвенно-геохимические процессы мусонно-мерзлотных ландшафтов.—М.: Наука, 1967.—166 с.

14. Ивлев А. М. Особенности генезиса и биогеохимии почв Сахалина.—М.: Наука, 1977. 143 с.

15. Игнатенко И. В., Кириллова В. П. Изменение общих запасов растительной массы при различных режимах использования мелкозлаковоразнотравных сообществ.—В кн.: Геоботаника. М.—Л.: Наука, 1970, т. 18, с. 205—211.

16. Когут В. Ф. Продуктивность заливных лугов в зависимости от доз, соотношений и сроков внесения минеральных удобрений в условиях Волынского Полесья УССР. Автореф. дисс. на соискание ученой степени канд. с.-х. наук. Горки, 1974. 23 с.

17. Козлова Г. И. Влияние экологических условий на распределение луговых сообществ на пойме низовий р. Юг и на их кормовую ценность.—В кн.: Растительный покров и среда. Л.: ЛГУ, 1967, с. 180—211.

18. Козлова Г. И. Продукция надземных и подземных частей луговых фитоценозов в разных экологических условиях поймы.—В кн.: Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. Л.: Наука, 1971, с. 92—96.

19. Коноровский А. Д. Динамика производительности и химического состава травостоя заливных лугов Центральной Якутии.—В кн.: Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Материалы V Всесоюзного симпозиума «Биологические проблемы Севера». Магадан, ДВНЦ АН СССР, 1973, с. 327—334.

20. Лапинскене Н. А., Страздайте Ю. Ю. Биологическая продуктивность некоторых луговых сообществ Литовской ССР.—Труды АН ЛитССР, 1970, сер. В, 3(53), с. 3—12.

21. Лапинскене Н. А., Шалыт М. С. Фитомасса некоторых растительных сообществ на эродированных почвах Литвы.—В кн.: Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. Л.: Наука, 1971, с. 81—85.

22. Лопатин В. Д., Зайкова В. А. Анализ изменчивости лугов и прогноз эффективности удобрений на основе принципа эколого-фитоценотических рядов В. Н. Сукачева.—Бот. журнал, 1966, т. 51, № 3, с. 309—321.

23. Макаревич В. Н., Попятовская В. М. Круглогодичные фенологические наблюдения при изучении продуктивности луговых сообществ. Методика и предварительные результаты.—В кн.: Фенологические особенности растений в связи с их географией и продуктивностью. Л., 1972, с. 80—88.

24. Матвеева Е. П., Понятовская В. М., Сырокомская И. В. Биологическая продуктивность наиболее распространенных типов лугов Советской Прибалтики.— В кн.: Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. Л.: Наука, 1971, с. 78—81.
25. Морозов В. Л. Запасы надземной и подземной фитомассы крупнотравья и его доминантов на Сахалине.— Бот. журнал, 1978, т. 63, № 3, с. 381—387.
26. Морозов В. Л., Белая Г. А. Экофизиология высокопродуктивных естественных сообществ Северо-Восточной Азии.— В сб.: Тезисы докладов VII делегатского съезда Всесоюзного ботанического общества. Л.: Наука, 1983, с. 357—358.
27. Обмен веществ и энергии в основных микрогоеорах южнотаежного Прииртышья/А. М. Антоненко, Ю. В. Кустов, Н. Л. Линевич и др.— В кн.: Структура и функционирование южнотаежных геосистем Прииртышья. Новосибирск: Наука, 1982, с. 36—107.
28. Почвы и первичная биологическая продуктивность пойм рек Центральной России/И. Г. Кузьменко, М. П. Павлова, Р. Т. Богомолова и др.— М.: Наука, 1977, 149 с.
29. Продуктивность сообществ крупнотравья в Камчатской области/К. Д. Степанова, М. А. Щербова, В. Л. Морозов, Л. И. Рассохина.— В кн.: Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан, ДВНЦ АН СССР, 1973, с. 304—308.
30. Продуктивность луговых сообществ/В. М. Понятовской. Л.: Наука, 1978, 287 с.
31. Прозорова М. М. Влияние удобрений на общий запас органического вещества и соотношение надземных и подземных органов луговых фитоценозов.— Растительные ресурсы, 1967, т. 3, вып. 2, с. 212—217.
32. Прозорова М. М. Фитомасса некоторых луговых сообществ Ярославской области.— Бот. журнал, 1972, т. 57, № 3, с. 396—400.
33. Рыжова И. М. Изучение динамики процессов обмена азотом в луговой экосистеме.— Вестн. МГУ. Сер. Почвоведение, 1978, № 4, с. 12—20.
34. Суходольный луг как биогеоценоз.— М.: Наука, 1978, 82 с.
35. Сырокомская И. В. Сезонная и разногодичная динамика продуктивности надземной фитомассы злаково-разнотравно-манжеткового сообщества.— Бот. журнал, 1971, т. 56, № 8, с. 1200—1211.
36. Титлянова А. А. Изучение биологического круговорота в биогеоценозах (методическое руководство).— Новосибирск: Наука, 1971, 31 с.
37. Титлянова А. А. Минимальная оценка интенсивности процесса образования и разложения растительной органической массы.— В кн.: Методы изучения биологического круговорота в различных природных зонах. М.: Мысль, 1978, с. 150—156.
38. Шашко Д. И. Климатические ресурсы сельского хозяйства СССР.— В кн.: Почвенно-географическое районирование СССР.— М.: Изд. АН СССР, 1962, с. 336—401.
39. Шепников А. П. Луговая растительность СССР.— В кн.: Растительность СССР. М.—Л.: Изд. АН СССР, 1938, т. 1, с. 429—664.
40. Шмакова Е. И., Тран-Ти. Влияние рельефа на продукционно-деструкционный процесс степной растительности.— В сб.: Проблемы охраны генофонда и управления экосистемами в заповедниках степной и пустынной зон.— М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1984, с. 200—205.
41. Шраг В. И. Пойманные почвы и их сельскохозяйственное использование. М.: Изд. АН СССР, 1954, 112 с.
42. Юркевич И. Д., Щербач С. Р. Роль доминантов и других компонентов пойменных луговых фитоценозов в аккумуляции и круговороте элементов питания.— Бот. журнал, 1980, т. 65, № 3, с. 322—335.
43. Юркевич И. Д., Бусько С. Р. Запасы надземной и подземной фитомассы в луговых сообществах Березинского заповедника.— В кн.: Заповедники Белоруссии. Минск: Урожай, 1980, вып. 4, с. 54—66.

MEADOW PRODUCTIVITY IN THE USSR FOREST ZONE

N. I. Bazilevich, N. G. Tsarevskaya

Institute of Geography, USSR Academy of Sciences

The paper summarizes published data and involves original data on the indices of meadow productivity in the USSR forest zone; presents data on the above- and underground phytomass reserves, on mort-mass, and values of annual production of the above- and underground organs. Changes in meadow productivity indices have been analysed for various subzones of the forest belt and other regions in the USSR.

БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ КАК ИНДИКАТОРЫ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ФОНОВЫХ ПРЕСНОВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ ТЯЖЕЛЫМИ МЕТАЛЛАМИ

B. A. Ветров, B. B. Чугай

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

1. ВВЕДЕНИЕ

Тяжелые металлы (ТМ) представляют группу техногенных металлов, в которую обычно включают элементы самой разной степени «тяжести» — от ванадия до свинца,— но которых объединяют два отличительных признака: высокое содержание в промышленных отходах и высокая (по сравнению с другими металлами) токсичность. Группа ТМ занимает прочное место в списке приоритетных загрязнителей природной среды. В отличие от синтетических загрязняющих веществ (ЗВ), таких, например, как пестициды или бенз(а)пирен, которые можно классифицировать как специфические (т. е. чуждые природному геохимическому фону), ТМ наряду с некоторыми другими неорганическими ЗВ (озон, окислы серы и азота и т. п.) относятся к классу неспецифических веществ. Опасность антропогенного поступления этих веществ в экосистемы зависит прежде всего от степени превышения естественных фоновых уровней содержания этих веществ в различных компонентах экосистемы. Таким образом, неспецифичность, т. е. присутствие в «норме» практически во всех компонентах незагрязненных (фоновых) природных экосистем, является важной особенностью ТМ, которая решающим образом влияет на методологию мониторинга ТМ в биосфере вообще и в пресноводных экосистемах в частности.

Биомониторинг ТМ в фоновых пресноводных экосистемах должен рассматриваться как часть комплексного гидробиологического мониторинга водных экосистем, одной из задач которого является контроль состояния абиотических компонентов экосистемы, в том числе гидрохимических характеристик водного объекта. Удобным методическим приемом такого контроля является использование способности водных организмов к накоплению ЗВ (как специфических, так и неспецифических) — так называемый метод биоиндикации. Содержание различных химических элементов в тканях гидробионтов может оказаться параметром, более чувствительным к антропогенным воздействиям, нежели другие функциональные и структурные параметры водной экосистемы (биомасса, видовое разнообразие, численность и т. п.) [20]. Как отмечается в [22], имеются принципиальные трудности идентификации откликов структурных и функциональных параметров на

воздействия, близкие к фоновым, в относительно незагрязненных районах биосфера. В этой ситуации подход к фоновому мониторингу состояния водных экосистем, основанный на контроле содержания ТМ в гидробионтах, представляется перспективным и практически осуществимым [20].

В отношении пресноводных экосистем метод биоиндикации не получил должного развития из-за отсутствия достаточного научного обоснования, несмотря на появление в последние годы ряда обзоров, указывающих на его преимущества и перспективность [36, 37]. В числе нерешенных проблем биоиндикации следует выделить две: выбор индикаторных видов и интерпретация данных по содержанию исследуемых ЗВ в этих видах. В сущности, обе проблемы взаимосвязаны, однако для неспецифических ЗВ решение второй проблемы должно опираться на детальное знание базовых уровней их содержания в гидробионтах, т. е. тех уровней отсчета, относительно которых должен наблюдаться рост концентрации ЗВ при антропогенных изменениях гидрохимических условий. Таким образом, к указанным двум проблемам следует добавить третью — получение и обобщение данных о базовых уровнях ТМ и других приоритетных ЗВ в гидробионтах самых различных трофических уровней в широком спектре физико-географических условий фоновых пресноводных экосистем — от небольших озер и малых рек до таких уникальных водных гигантов, как Байкал и Сибирские реки. В настоящей работе делается попытка на примере беспозвоночных разработать методологическую основу биомониторинга содержания ТМ в пресноводных экосистемах и дать краткие рекомендации для соответствующих подпрограмм гидробиологического мониторинга.

По основным гидрологическим характеристикам все водные объекты можно разделить на две большие группы: не имеющие течения (озера, водохранилища, в дальнейшем для краткости будем называть их водоемами) и текущие (реки, каналы — водотоки). Ясно, что такое деление условно: например, в больших озерах имеют место значительные циркуляционные течения; с другой стороны, течением в сильно зарегулированных реках при оценке экологических условий часто можно пренебречь. В каждой группе следует выделить как минимум две подгруппы: относительно холодные, как правило, олиготрофные водоемы и водотоки в районах с холодным климатом и высокогорные; теплые, как правило, мезотрофные и эвтрофные, расположенные в зонах умеренного и теплого климата.

2. КРИТЕРИИ ВЫБОРА ИНДИКАТОРНЫХ ВИДОВ

При выборе индикаторных видов водных беспозвоночных можно руководствоваться набором критерии, предложенных в целом для любых видов животных, а именно: достаточная (для анализа) масса, широкий ареал распространения, относительно

высокая эвристичность, широкий охват всех классов (видов) и звеньев трофической сети, оседлость, стабильность численности, толерантность, лабильность и др. Признавая значимость всех перечисленных критериев, для наших задач на первом этапе следует ограничиться некоторыми, на наш взгляд, наиболее важными. К их числу мы относим следующие:

— при биомониторинге содержания ТМ в водной массе: достаточно высокая биомасса вида (выражаемая в $\text{г}/\text{м}^3$), доступность и простота добычи, широкий ареал и эврибионтность, способность к накоплению ТМ;

— при биомониторинге загрязнения донных отложений: достаточная масса отдельных особей и биомасса вида ($\text{г}/\text{м}^2$), представительность по источнику питания (предпочтительно монофаги, например, детритоеды, илоеды и т. п.), широкий ареал и эврибионтность, способность к накоплению ТМ.

Под способностью накопления ТМ мы понимаем прямую зависимость содержания ТМ в животных от их содержания в окружающей среде. Этот критерий является решающим при выборе вида-индикатора, поскольку, как будет показано ниже, такой способностью обладают далеко не все водные организмы.

Степень накопления элемента в живом веществе может выражаться самыми различными способами, и на этот счет в научной литературе нет единства ни в терминологии, ни в способах оценки собственно того, что называется накоплением (бионаккумуляцией, концентрированием, обогащением и т. п.). Все возможные варианты оценки накопления сводятся к двум способам [25]: 1) нахождение отношения концентрации элемента в живом веществе к его концентрации в среде, как это было предложено В. Б. Полыновым и А. И. Перельманом по [24]); в дальнейшем для краткости будем называть его коэффициентом накопления K_a ; 2) нахождение отношения K_{ai} изучаемого i -го элемента к K_{a0} некоторого опорного элемента — именуемого нами коэффициентом обогащения K_e ; в качестве опорного выбирается биологически нейтральный элемент, например скандий или хром [11, 23].

Ясно, что при одинаковом выражении концентрации в биологическом материале и среде (например, $\text{мкг}/\text{г}$ сухого вещества) K_a характеризует степень концентрирования элемента в живом веществе относительно среды (в наших исследованиях воды либо донных отложений). В тех случаях, когда гидробионты поглощают микроэлементы в основном через пищу, часто при расчете K_a используют концентрацию изучаемого элемента в пищевом рационе [5]. Для задач биомониторинга более показательным, на наш взгляд, является способ расчета K_a относительно среды обитания, так как в этом случае K_a отражает интегральную индикаторную способность организмов.

В свою очередь K_e характеризует степень перераспределения элементов в живом веществе относительно среды обитания (или пищевого рациона), другими словами — степень избирательного поглощения (накопления) элемента. По нашему мнению, наиболее

объективная оценка индикаторных способностей организма к тому или иному элементу возможна лишь на основе корректного расчета обоих коэффициентов K_a и K_e .

В числе важных условий выбора организмов-индикаторов загрязнения следует учитывать характерную для их вида среднюю продолжительность жизни, а также особенности временной организации их популяций [1].

3. МАССОВЫЕ ВИДЫ ПРЕСНОВОДНЫХ БЕСПЗВОНОЧНЫХ И ИХ ИНДИКАТОРНЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ

В пресных водоемах фауна массовых видов беспозвоночных представлена в основном зоопланктоном (водная масса) и организмами бентоса (донные отложения).

3.1. Зоопланкtonные ракообразные

Большинство видов зоопланктона являются активными фильтраторами, питающимися взвешенным в воде бактериопланктом, фитопланктом и детритом. Последние, как известно, хорошо адсорбируют ТМ из воды [27], так что пищевой рацион зоопланктона должен отражать увеличение природного фона ТМ в растворенных формах. Накопление ТМ через пищу есть, по-видимому, основной путь их поступления в зоопланктон. Об этом свидетельствует прежде всего динамика накопления в опытах с радиоактивными метками [27], а также высокие коэффициенты накопления C_s/C_Φ (C_s — концентрация элемента в зоопланктоне, C_Φ — концентрации в фитопланктоне) относительно пищевого рациона, на 1—2 порядка выше соответствующих коэффициентов для рыб, в то время как обычно используемые коэффициенты накопления относительно содержания элемента в воде для зоопланктона в 2—4 раза меньше, чем для рыб [5].

По критерию достаточной для анализа биомассы для целей биоиндикации из всех видов зоопланктона в пресных водоемах могут служить только ракообразные отряда веслоногих (*Coopoda*) и подотряда ветвистоусых (*Cladocera*). Наиболее распространенными видами копепод в олиготрофных водоемах (в основном северных и горных озерах) являются *Heterocope appendiculata*, *Limnocalanus macrurus*, среди кладоцер следует выделить виды *Limnosida frontosa*, *Daphnia longispina*, *Bosmina crassicornis* и *B. obtusirostris*. В мезотрофных озерах и водохранилищах (в основном умеренная климатическая зона) среди копепод преобладают виды *Eudiaptomus graciloides*, *Eu. gracilis*, *Cyclops vicinus*, *Mesocyclops oithonoides*; среди кладоцер — *Bosmina coregoni coregoni*, *Leptodora kindtii* и др. Наиболее характерными видами зоопланктона эвтрофных водоемов являются кладоцеры *Daphnia cucullata*, *Bosmina coregoni gibbera*, *B. crassicornis*, *B. longirostris* и *Chydorus sphaericus*.

Следует отметить, что видовой состав ракообразных зоопланктона каждого конкретного водоема зависит от многих факторов и входит в число основных гидробиологических характеристик водоема. По данным многолетних наблюдений, видовой состав доминирующих видов зоопланктона мало меняется из года в год [18] при отсутствии сильных климатических аномалий. Биомасса зоопланктона испытывает сезонные колебания и обычно достигает максимума в летние месяцы; например, в озерах Карелии в этот период численность и биомасса раков в поверхностном слое (0—2 м) в олиготрофных водоемах составляет 1,5—12 тыс. экз./м³ и 0,1—0,2 г/м³; в мезотрофных — 10—50 тыс. экз./м³ и 0,2—0,9 г/м³; в эвтрофных — более 50 тыс. экз./м³ и более 1 г/м³ [29, 30].

Пробы ракового зоопланктона отбираются качественной планктонной сетью из газа № 38—58. Основной проблемой отбора для задач биоиндикации является выбор периодов в годовом и многолетнем циклах развития зоопланктона, когда его основная биомасса представлена одним-двумя доминирующими видами. С учетом времени развития планктона (30—60 сут) элементный состав планктонной пробы отражает, по-видимому, гидрохимическую характеристику водоема за этот короткий период.

3.2. Макрозообентос

Достаточной для целей биомониторинга биомассой обладают организмы макрозообентоса, основным преимуществом которых перед мелкими видами зообентоса является относительная простота отбора и идентификации. К ним относятся прежде всего моллюски, малошетинковые черви (олигохеты) и личинки различных насекомых. Биотопами этих животных служат дно и водная растительность (макрофиты), поэтому данные беспозвоночные следует рассматривать в основном как индикаторов гидрогоеомического состояния придонного слоя воды и донных отложений, а также прибрежной зоны водоемов, в наибольшей степени подверженных воздействию загрязняющих стоков.

3.2.1. Моллюски

Моллюски обитают практически во всех пресных континентальных водоемах. Этот тип животных давно и широко используется для биомониторинга загрязнения прибрежных морских вод и эстуариев в силу общепризнанных достоинств как индикаторных организмов: это высокая биомасса, широкий ареал распространения, эврибионтность, оседлость, толерантность, простота добычи, хорошая изученность прямой зависимости загрязнение—накопление (индикационная способность) и т. д. К сожалению, индикационные свойства моллюсков — обитателей пресных водоемов — изучены в гораздо меньшей степени, хотя их систематика, биология и экология в достаточной степени исследованы и описаны [8, 10, 12].

В быстрых и холодных водах (горные и северные реки) моллюсков относительно мало, в равнинных реках видовое разнообразие значительно шире. Для рек СССР наибольшее разнообразие видов отмечается для рек умеренного и теплого климата (ЕТС и Средняя Азия), уменьшаясь по направлению к востоку. В стоячих водах фауна моллюсков более однообразна и в меньшей степени меняется в долготном направлении. Наиболее богато населены глубокие водоемы умеренного и теплого климата (мезотрофные и эвтрофные), в дистрофных озерах фауна моллюсков чрезвычайно бедна.

Моллюски делятся на два класса: брюхоногие (*Gastropoda*) и двустворчатые (*Bivalvia*).

Брюхоногие, как правило, обитают в зарослях высших растений. Основная их пища — водоросли и мелкие животные, мелкие растительные и животные остатки.

Типичными и широко распространенными видами брюхоногих являются прудовики (род *Limnaea*, размер раковины 6—60 мм), пузырчатые улитки (род *Physa*, 7—10 мм), катушки (род *Planorbis*, 2—15 мм), чашечки (*Ancylus*), живородки (*Viviparus*, 20—25 мм), затворки (*Valvata*, до 20 мм).

В отличие от брюхоногих, двустворчатые моллюски не передвигаются и прикрепляются обычно к крупным предметам на дне водоема (камни, коряги и т. п.). Основная их пища — взвешенные в воде органические вещества живой и неживой материи (планктон, детрит), привносимые в раскрытие створки моллюска токами воды. Типичными представителями *Bivalvia* являются крупные моллюски перловица (род *Unio*, длина раковины до 90 мм) и беззубка (род *Anodonta*, 160—200 мм), а также небольшие по размерам шаровка (род *Sphaerium*, 10—20 мм), горошишки (род *Pisidium*, до 11 мм), дрейссены (род *Dreissena*, до 50 мм). По месту обитания и типу питания *Bivalvia* могут служить хорошими индикаторами загрязнения придонного слоя воды и верхнего слоя ила, формирующегося за счет осаждения мицеральных частиц и детрита.

Опубликованные в литературе сведения об индикаторных способностях пресноводных моллюсков нуждаются в тщательном анализе и обобщении. Содержание того или иного элемента в органах моллюска, помимо внешних факторов (концентрация элемента в воде, детрите, пище и т. п., свойства самого элемента), зависит, по-видимому, от вида, возраста, стадии жизненного цикла, массы тела и т. п. биологических параметров. Тем не менее наблюдалась прямая зависимость содержания некоторых элементов в моллюске от степени загрязнения среды. Так, в работе [24] отмечаются значимые различия между содержанием свинца в теле и раковине двустворчатых моллюсков, отобранных на участках реки с убывающей антропогенной нагрузкой; при этом концентрации свинца в речной воде и донных отложениях не имеют четких различий. На большую изменчивость концентраций элементов (до одного-двух порядков) в особях, отобранных практически на одном

участке водоема, указывают многие авторы [3, 21, 38, 39]. Основной вывод, который следует из этого феномена, заключается в необходимости применения статистических методов при интерпретации результатов наблюдений, что в свою очередь требует набора достаточного массива данных [40]. Обойти эти трудности можно в принципе путем проведения серии анализов параллельных проб из одной объединенной биопробы, составленной из нескольких десятков особей моллюсков из одного биотопа [11, 19]. Такой методический подход упрощает и сокращает аналитическую процедуру и существенно облегчает интерпретацию данных мониторинга.

3.2.2. Малощетинковые черви

Этот класс беспозвоночных пресных водоемов занимает одно из ведущих мест среди обитателей донных отложений как по видовому разнообразию и биомассе, так и по той роли, которую он играет в экологическом равновесии донных сообществ. Эта роль состоит в преобразовании органического вещества донных отложений в минеральное, что лежит в основе всех процессов самоочищения водоема. Виды и комплексы олигохет занимают важное место в гидробиологической типизации водоемов [26, 28].

По типу пищи олигохеты можно разделить на две группы: детритоеды, заглатывающие грунт с поверхности отложений, и илоеды, поглощающие ил из толщи отложений с глубины до нескольких см.

Массовые виды детритоедов представлены семействами тубицид (Tubificidae) и люмбрикулид (Lumbriculidae), илоеды — семейством найдид (Naididae). На расселение семейств и видов олигохет влияют, в основном, три фактора — глубина, структура донных отложений и растительность. Например, в озерах Карелии подавляющее большинство найдид и люмбрициды (Lumbricidae) обитают на прибрежных мелководных участках с зарослями макрофитов, а тубициды и люмбрикулиды предпочитают открытые части водоемов [26]. Естественно, что олигохеты обитают лишь в стоячих либо слаботекущих водах, где имеются условия для осаждения на дно питательных веществ. Средняя продолжительность жизни олигохет в водоемах умеренного климата 1—3 года.

В олиготрофных и мезотрофных озерах численность олигохет составляет от 5 до 20 % общей численности макрозообентоса или в абсолютном выражении — до 200 экз/м², а доля в общей биомассе макрозообентоса — от 8 до 20 % или до 0,7 г/м² [26]. В эвтрофных озерах доля олигохет в численности и биомассе зообентоса увеличивается до 50—90 % и 65—75 % соответственно, а абсолютная биомасса — до 15 г/м² [26].

Способность к накоплению ТМ в олигохетах изучалась в работах [4, 21]. Фактор изменчивости концентраций для одного вида в условиях одного биотопа меняется от 2—3 (cobальт, медь, цинк) до 10—20 (селен, свинец) [21]. При этом коэффициент накопления K_a относительно содержания элементов в детрите и иле для

большинства элементов меньше единицы, за исключением меди, цинка, молибдена и ртути, для которых K_a составляет 2—6. Таким образом, индикационные способности олигохет с учетом их относительно небольшой биомассы, трудностей отбора и интерпретации результатов (в смысле отражения элементного состава верхнего слоя или либо толщи донных отложений) при современном уровне наших знаний трудно оценить однозначно, и они нуждаются в специальном изучении.

3.2.3. Насекомые

По количеству и разнообразию форм насекомые занимают ведущее место среди других классов водных беспозвоночных. Среди многочисленных отрядов насекомых к числу наиболее распространенных и массовых обитателей пресных водоемов СССР относятся поденки (*Ephemeroptera*), веснянки (*Plecoptera*), двукрылые (*Diptera*), ручейники (*Trichoptera*), стрекозы (*Odonata*), жуки (*Coleoptera*), клопы (*Hemiptera*) и большекрылые (*Megaloptera*) [9, 12].

Основная биомасса насекомых в незагрязненных водоемах и водотоках практически всех типов — от горных ручьев до глубоких озер — представлена личинками поденок, веснянок, двукрылых и ручейников. Взрослые стадии насекомых в виду малой продолжительности жизни обладают малой биомассой и по многим другим критериям вряд ли представляют интерес как объекты биоиндикации. Поэтому ниже при обсуждении индикационных способностей указанных четырех отрядов насекомых имеется в виду стадия личинок, входящих в состав макрообентоса. Численность и видовой состав этой группы донных организмов служат хорошими индикаторами качества воды и используются в различных системах биомониторинга (например, биотический индекс Трента) [25]. Личинки поденок (*Ephemeroptera*) обитают в самых различных типах водоемов (эврибионты), в иле и на открытом твердом грунте под камнями и в зарослях водной растительности [33]. Питаются личинки в основном детритом, мелкими водорослями, инфузориями, растительными остатками и мелкими личинками водных насекомых. В местах обитания личинки развиваются до взрослой стадии довольно длительное время — у некоторых видов до 3 лет — после чего покидают убежище и становятся легкой добычей рыб и птиц. Размер взрослых личинок около 10 мм, а их масса 0,2 г. Индикаторные способности поденок можно оценить по данным работы [21]. По отношению к концентрациям в детрите K_a практически всех определяемых элементов составляет примерно 0,1—0,2; K_a цинка, селена и ртути в ряде случаев достигает 8.

Личинки веснянок (*Plecoptera*) живут в основном под камнями и среди камней на дне водотоков, причем фауна веснянок равнинных рек намного беднее, чем горных. Постэмбриональное развитие личинок длится от одного до трех лет. Большинство видов веснянок всеядны: молодые личинки — детритофаги; в процессе развития

в их пищевой рацион к детриту добавляются мелкие водоросли, инфузории, коловратки и мелкие олигохеты, а также личинки поденок [14]. Масса взрослых личинок достигает 0,45—0,1 г. Судя по данным [21] индикационные способности веснянок сходны со способностями поденок; т. е. только для немногих элементов $K_a > 1$ (по отношению к детриту).

Двукрылые (*Diptera*) — самый широкораспространенный в водной среде отряд насекомых. Чрезвычайно важную роль в жизни практически всех типов водоемов и водотоков играют водные стадии семейства *Chironomidae*. Личинки хирономид являются доминирующими видами макрозообентоса; их численность обычно составляет более половины численности обитателей дна, а биомасса достигает 90 % биомассы всех донных беспозвоночных [13]. Продолжительность жизни хирономид 35—40 дней, размер поздних стадий личинок — 2—30 мм, масса 0,5 г. Большинство видов хирономид — детритофаги, питающиеся частицами детрита, оседающими на дно, на придонные части растений, или заглатывающие грунт с поверхности, а иногда с глубины несколько сантиметров [13, 34]. Миграция личинок хирономид на глубину ила до 10 см способствует физико-химическим процессам обмена между водой и донными отложениями. Хирономиды чрезвычайно эвритопны, они встречаются при самых различных условиях — от самых малых скоплений талой воды до литорали морских побережий, от горячих источников до горных ледниковых потоков. Способность хирономид к накоплению ТМ можно оценить из отрывочных данных работы [3]; по-видимому, в этом отношении личинки хирономид сходны с личинками поденок и веснянок.

Личинки ручейников (*Trichoptera*) обитают исключительно в водной среде, избегая донных отложений ввиду высокой потребности в кислороде, что является лимитирующим фактором их распространенности в биотопах пресных водоемов [15]. Оксифильность личинок ручейников делает их специфическими формами области малых глубин водоемов. Особенно благоприятные для них условия обитания — хорошо аэрированные водотоки, например холодные ключи и горные потоки. Личинки обитают обычно на дне водоемов на камнях, песке, среди растений, реже — на поверхности ила. Развитие личинок длится более года; размеры взрослых особей разных видов лежат в пределах 3—40 мм. В подотряде кольчатощупиковых (*Annulipalpia*) преобладает хищничество, в то время как большинство видов подотряда цельнощупиковых (*Integripalpia*) растительноядны. В целом для ручейников характерна всеядность; их пищевой рацион составляют растения, детрит, инфузории, мягкие личинки, органические остатки. Данные о накоплении нескольких элементов в личинках ручейников приведены в [4, 21]; значения $K_a > 1$ (по отношению к детриту) отмечаются для меди, цинка, молибдена и ртути [21].

По основным выбранным нами критериям (см. п. 2) в целом личинки насекомых могут рассматриваться в качестве перспективных объектов изучения их индикационных возможностей при

мониторинга загрязнения как донных отложений (поденки, хирономиды), так и собственно воды (веснянки, ручейники). Основная задача такого изучения — оценка отклика элементного состава личинок на антропогенный рост фонового содержания ТМ в водной среде.

3.3. Фауна беспозвоночных в озере Байкал

Байкал — одно из крупнейших пресных озер планеты, в котором содержится до 80 % запаса поверхностных пресных вод СССР. По этой причине, а также в связи с огромной научной и эстетической ценностью этого уникального объекта природы нашей страны актуальность и необходимость особого подхода к природоохранным исследованиям экосистемы Байкала не нуждаются в пространном обосновании.

Свообразие фауны водных организмов Байкала состоит в огромном разнообразии видов, из которых 82 % эндемики. Некоторые группы гидробионтов представлены исключительно эндемичными видами, например, все 239 видов бокоплавов (*Gammaridae*) эндемичны [16, 35]. В этой ситуации выбор индикаторных видов для биомониторинга антропогенных изменений химического состава байкальских вод должен основываться на результатах изучения индикационных свойств самих байкальских организмов.

Концентрации ТМ и других микроэлементов в водах Байкала лежат, как правило, на нижних границах диапазонов содержания этих элементов в незагрязненных пресных водах [6, 7] и по ряду других соображений могут рассматриваться как доиндустриальные фоновые уровни [7]. Это обстоятельство является еще одним важным аргументом в пользу расширения исследований по биомониторингу ТМ в байкальских гидробионтах.

Доминирующий вид среди беспозвоночных, населяющих водную массу озера — веслоногий ракоч эпишуря (*Epischura baicalensis* Sars), встречающийся в пелагиали круглый год. Биомасса эпишурьи в период максимального развития зоопланктона составляет от 40 до 97 % его общей биомассы. Другой массовый вид раков — циклоп (*Cyclops kolensis*); в отдельные годы в период наибольшего прогрева верхних слоев воды его биомасса составляет до 80 % всей биомассы зоопланктона; при этом среднегодовая биомасса зоопланктона оценивается в 15 г/м², увеличиваясь в несколько раз в периоды его максимального развития [2].

Разнообразная фауна бентали Байкала представлена многочисленными видами моллюсков, бокоплавов, олигохет, полихет и личинками насекомых (в основном хирономид) [32]. Полихеты и хирономиды являются грунтоедами и обитают преимущественно в мелководных заливах (сорах) и складках дна, имеющих значительные скопления ила. Поскольку осадкообразование в Байкале, как и в океане, характеризуется весьма низким темпом накопления натуральных осадков — несколько сотых мм/год [17], причем в лitorальной зоне озера эти осадки легко смываются прибоем и тече-

ниями, основная масса видов, населяющих бенталь открытых частей озера, питается почти исключительно детритом. Это обстоятельство делает водных беспозвоночных макрообентоса весьма привлекательными объектами изучения в качестве индикаторов загрязнения, связанного со взвешенными частицами.

Некоторые результаты изучения накопления 14 металлов в зоопланктоне (*Epischura baicalensis* S.), бокоплавах (*Macroheclopus branickii*), моллюсках (тела и раковины, *Benedictia baicalensis*) и губках отражены в [11, 19, 23]. Основные выводы, которые можно сделать на основе этих данных, заключаются в следующем:

1) содержание большинства из определяемых элементов в пробах одного вида колеблется в широком диапазоне (изменяется в десятки раз);

2) по критерию $K_a > 1$ (коэффициент накопления относительно содержания элемента в сухом остатке воды) наибольшей способностью к накоплению обладают зоопланктон и мягкие ткани (тела) моллюсков; в них накапливаются алюминий, марганец, железо, кобальт, медь, цинк, селен, свинец;

3) по критерию $K_e > 1$ (коэффициент обогащения относительно хрома) зоопланктон и тела моллюсков также проявляют наибольшую способность к избирательному накоплению алюминия, ванадия, марганца, железа, кобальта, никеля, меди, цинка, свинца.

Эти выводы в целом согласуются с результатами изучения индикационных способностей зоопланктона и моллюсков на других пресных водоемах [3, 4, 21, 38, 39] и могут, таким образом, служить основой для практических рекомендаций.

4. КРАТКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

Приведенный выше краткий аналитический обзор водных беспозвоночных — обитателей поверхностных пресных вод — с точки зрения их возможностей как организмов-индикаторов фонового загрязнения ТМ, несмотря на явный недостаток данных конкретных исследований, позволяет все же сформулировать ряд выводов и рекомендаций, полезных для начальных этапов работы по биомониторингу. Один из основных общих выводов состоит в том, что решение о выборе того или иного вида в качестве индикатора загрязнения какого-либо конкретного водного объекта должно выноситься на основе более или менее обстоятельного обследования фауны беспозвоночных этого объекта с целью выявления массовых, доминантных видов, выбора мест отбора проб, времени и частоты отбора и т. п.

В водоемах (озера, водохранилища, участки рек со слабым течением) основным индикатором загрязнения водной массы может служить зоопланктон. Необходимыми этапами и условиями проведения мониторинговых наблюдений являются: 1) выбор вида-индикатора (либо 2—3 доминантных видов с приблизительно постоянным отношением их численности и биомассы); 2) выбор

и закрепление постоянных мест (станций) отбора проб и периода времени отбора в годовом или многолетнем циклах развития вида-индикатора, когда обеспечивается достаточная для анализа биомасса без мешающего влияния других видов зоо- и фитопланктона; 3) регламентирование процедуры отбора (тип планктонной сетки, глубина отбора, время суток, погодные условия и т. п.); 4) регламентирование процедуры подготовки препаратов к анализу. Ясно, что эти условия являются в значительной степени общими для программ мониторинга загрязнения на любых других видах гидробионтов. Полученные данные о концентрациях элементов в зоопланктоне следует интерпретировать как отражение микроэлементного состава воды за относительно короткий период развития зоопланктона, т. е. за 30—60 дней до момента отбора.

Наиболее подходящими объектами при мониторинге загрязнения водоемов, связанного со взвешенными минеральными частицами и детритом, следует признать двустворчатые моллюски и личинки некоторых отрядов насекомых, обитающих на открытых незаселенных участках дна. Перечисленные выше условия отбора следует дополнить:

— для моллюсков: однородность пробы по возрасту и размеру (массе) особей одного вида; выявление формы статистического распределения (повторяемости) концентраций; анализ мягких тканей (мышцы либо все тело);

— для личинок: однородность пробы по виду, стадии развития (старшие), размеру особей, условиям обитания (например, только под камнями). При этом элементный состав этих организмов-индикаторов будет, по-видимому, отражать интегральное действие (либо его отсутствие) загрязнения ТМ в течение периода развития, предшествовавшего отбору, т. е. 1—3 года в зависимости от вида.

В водотоках (реки, каналы) удобными индикаторами загрязнения ТМ могут служить моллюски-детритоеды (в основном прикрепленные виды двустворчатых моллюсков) и личинки веснянок, хирономид, ручейников. Условия их отбора примерно те же, что и в водоемах; то же можно сказать и об интерпретации данных анализов. Следует заметить, что личинки хирономид и ручейников являются, по-видимому, единственными представителями беспозвоночных, которые можно использовать для биомониторинга содержания ТМ в водах горных рек, водный сток которых формируется в основном за счет атмосферных осадков, выпадающих в фоновых горных районах. По этой причине изучение свойств накопления ТМ указанными животными представляет большой интерес при осуществлении программ глобального фонового мониторинга.

Необходимо подчеркнуть, что надежная оценка тех или иных изменений содержания ТМ в подлежащем мониторингу водном объекте по результатам анализа содержания ТМ в водных беспозвоночных возможна лишь на основе анализа последовательных рядов наблюдений при относительно жестко регламентированных условиях отбора и анализа животных, обитающих в самом этом водном объекте. Использование данных наблюдений на других

водоемах и водотоках с целью сравнения (и последующей оценки) с данными наблюдений на изучаемом объекте не дает оснований для сколько-нибудь надежных выводов. Причина тому — фундаментальное свойство живой материи адаптироваться к самым широким изменениям абиотических условий. Относительно ТМ и других микроэлементов это проявляется в широком (до одного-двух порядков) диапазоне изменений концентраций интересующих нас элементов в «норме», т. е. базовых фоновых концентраций в организмах, обитающих в конкретном незагрязненном биотопе. Попытки применения изощренных методов математической статистики с привлечением дополнительных данных о содержании изучаемых элементов в воде и субстрате, времени отбора и т. п. с целью использовать результаты биомониторинга моллюсков на одном биотопе для оценки степени загрязнения другого биотопа не приводят к убедительному заключению о степени загрязнения изучаемого биотопа [40]. Тем не менее методы статистической обработки данных по биоиндикации загрязнения ТМ следует рассматривать как необходимый инструмент при агрегировании информации и интерпретации полученных результатов. В частности, одним из наиболее информативных способов представления результатов является расчет коэффициентов накопления K_a (относительно содержания элемента в воде либо в детрите) и обогащения K_e . Как отмечается в [19], необходимое условие для расчета этих коэффициентов — проведение комплексного изучения микроэлементного состава воды, донных отложений, взвешенных веществ и гидробионтов с применением многоэлементных (20—30 элементов) методов анализа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абакумов В. А. Закономерности изменения водных биоценозов под воздействием антропогенных факторов.— В кн.: Комплексный глобальный мониторинг Мирового океана. Труды I Международного симпозиума. Л.: Гидрометеоиздат, 1985, т. 2, с. 273—283.
2. Афанасьев Э. Л. Зоопланктон.— В кн.: Проблемы Байкала. Новосибирск: Наука, 1978, с. 193—199.
3. Балог К. В., Берта Э., Шалапки Я. Концентрация тяжелых металлов в тканях животных озера Балатон.— В кн.: Комплексный глобальный мониторинг загрязнения окружающей природной среды. Труды II Международного симпозиума. Л.: Гидрометеоиздат, 1982, с. 299—306.
4. Биогеохимическое поведение железа, кобальта и хрома в р. Дунай и оз. Джердан/Р. Радосавлевич, Т. Тасовец, М. Зарич, Р. Драшкович.— В кн.: Взаимодействие между водой и живым веществом. Труды международного симпозиума. М.: Наука, 1979, с. 204—212.
5. Буянов И. И., Лаптев М. Н., Осколкова Н. М. Извлечение Sr^{90} и Cs^{137} гидробионтами различных трофических уровней пресноводных слабоминерализованных водоемов.— В кн.: Взаимодействие между водой и живым веществом. Труды международного симпозиума. М.: Наука, 1979, т. 1, с. 248—251.
6. Встрогов В. А., Белова Н. И. Базовые уровни и миграционная способность микроэлементов в незагрязненных пресных и ультрапресных водах суши.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1979, т. 2, с. 74—86.

7. Ветров В. А., Кузнецова А. И. Базовые уровни содержания металлов в различных частях водной массы оз. Байкал.— География и природные ресурсы, 1983, № 3, с. 121—129.
8. Жадин В. И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. Определятели по фауне СССР.— М.—Л.: Изд. АН СССР, 1952, № 46. 246 с.
9. Жизнь пресных вод/Под ред. В. И. Жадина.— М.—Л.: Изд. АН СССР, 1940, т. 1; 1949, т. 2.
10. Зернов С. А. Общая гидробиология.— М.—Л.: Изд. АН СССР, 1949. 368 с.
11. Кузнецова А. И., Ветров В. А., Корнакова Э. Ф. Возможности эмиссионного спектрального анализа при изучении накопления тяжелых металлов в пресноводных гидробионтах.— В кн.: Методы спектрального анализа минерального сырья.— Новосибирск: Наука, 1984, с. 60—63.
12. Липин А. Н. Пресные воды и их жизнь.— М.: Изд. АН СССР, 1950, с. 183.
13. Липина Н. И., Черновский А. А. Семейство *Tendipedidae* (*Chironomidae*).— В кн.: Жизнь пресных вод СССР/Под ред. В. И. Жадина. М.—Л.: Изд. АН СССР, 1940, т. 1, с. 264—273.
14. Лепнева С. Г. Веснянки (*Ephemeroptera*).— В кн.: Жизнь пресных вод СССР/Под ред. В. И. Жадина. М.—Л.: Изд. АН СССР, 1940, т. 1, с. 264—273.
15. Лепнева С. Г. Ручейники (*Trichoptera*).— В кн.: Жизнь пресных вод СССР/Под ред. В. И. Жадина. М.—Л.: Изд. АН СССР, 1940, т. 1, с. 191—223.
16. Мазспова Г. Д. Fauna, ее особенности, происхождение и эволюция.— В кн.: Проблемы Байкала. Новосибирск: Наука, 1978, с. 181—193.
17. Мезандропцев И. Б. Осадкообразование. Fauna, ее особенности, происхождение и эволюция.— В кн.: Проблемы Байкала. Новосибирск: Наука, 1978, с. 33—46.
18. Многолетние показатели развития зоопланктона озер/Под ред. Н. Н. Смирнова.— М.: Наука, 1973, с. 7—123.
19. Нейтропо-активационный анализ воды, донных отложений и гидробионтов Байкала для мониторинга геохимических потоков в экосистеме озера/В. А. Бобров, В. А. Ветров, И. В. Казачевский, В. И. Резчиков.— В кн.: Ядерно-физические методы анализа в контроле окружающей среды. Труды III Всесоюзного совещания.— Л.: Гидрометеоиздат, 1987, с. 102—108.
20. Никаноров А. М., Жулидов А. В. Подходы к осуществлению биомониторинга исторического прошлого загрязнения природной среды тяжелыми металлами.— В кн.: Комплексный глобальный мониторинг загрязнения окружающей природной среды. Труды II Международного симпозиума. Л.: Гидрометеоиздат, 1982, с. 242—249.
21. Никаноров А. М., Жулидов А. В., Покаржевский А. Д. Биомониторинг тяжелых металлов в пресноводных экосистемах.— Л.: Гидрометеоиздат, 1985. 144 с.
22. О некоторых принципах экологического мониторинга в условиях фонового загрязнения окружающей природной среды/Ю. А. Израэль, Л. М. Филиппова, Ф. Н. Семенский, С. М. Семенов, Г. Э. Инсаров.— ДАН СССР, 1978, т. 241, № 1, с. 253—255.
23. О содержании микроэлементов в тканях байкальских гидробионтов /Э. Ф. Корнакова, В. А. Ветров, И. В. Казачевский, А. И. Кузнецова.— В кн.: Круговорот вещества и энергии в водоемах. Вып. III. Структура, продуктивность и функционирование сообществ водных организмов.— Материалы VI Все-союзного лимнологического совещания. Иркутск, 1985, с. 117—118.
24. Перельман А. И. Геохимия.— М.: Высшая школа, 1979, с. 423.
25. Поликарпов Г. Г. О роли живого вещества в гидросфере.— В кн.: Взаимодействие между водой и живым веществом. Труды международного симпозиума. М.: Наука, 1979, т. 1, с. 13—20.
26. Попченко В. И. Водные олигохеты Карелии. Автореф. дисс. на соискание ученой степени канд. биол. наук. Петрозаводск, 1972, с. 26.
27. Рожанская Л. И., Иванов В. Н., Егоров В. Н. Некоторые закономерности извлечения из воды металлов и их радионуклидов морскими организмами.— В кн.: Взаимодействие между водой и живым веществом. Труды международного симпозиума. М.: Наука, 1979, т. 1, с. 235—238.

28. Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений/Под ред. В. А. Абакумова.—Л.: Гидрометеиздат, 1983. 239 с.
29. Свирская Н. Л. Зоопланктон гумифицированных озер южной Карелии.—В кн.: Рыбохозяйственные результаты удобрения малых лесных озер Северо-Запада РСФСР. Петрозаводск, 1978, с. 40—64.
30. Филимонова З. И. Низшие ракообразные планктона озер Карелии.—В кн.: Фауна озер Карелии. М.—Л.: Наука, 1965, с. 111—147.
31. Чекановская О. В. Водные мелкощетинковые черви фауны СССР.—М.—Л.: Изд. АН СССР, 1962. 411 с.
32. Черепанов В. В. Структура и продуктивность донного населения.—В кн.: Проблемы Байкала. Новосибирск: Наука, 1978, с. 199—218.
33. Чернова О. А. Поденки (*Ephemeroptera*). В кн.: Жизнь пресных вод СССР. М.—Л.: Изд. АН СССР, 1940, т. 1, с. 127—137.
34. Черновский Л. А. Определитель личинок комаров семейства *Tendipedidae*. Определители по фауне СССР.—М.—Л.: Изд. АН СССР, 1949, № 31, с. 160—178.
35. Яшнов В. А. Практикум по гидробиологии.—М.: Высшая школа, 1969. 428 с.
36. Leland H. V., Luoma S. N., Fielden J. M. Bioaccumulation and toxicity of heavy metals and related trace elements.—J. Water Pollut. Contr. Fed., 1979, v. 51, N 6, p. 1592—1616.
37. Murphy C. B., Spiegel S. J. Bioaccumulation and toxicity of heavy metals and related trace elements.—J. Water Pollut. Contr. Fed., 1983, v. 55, N 6, p. 816—822.
38. Friant S. L. Trace metal concentrations in selected biological, sediment and water column samples in a northern New England river.—Water, Air and Soil Pollution, 1979, v. 11, N 3, p. 455—465.
39. Heit M., Kiusek C. S., Miller K. M. Trace element, radionuclide and polynuclear aromatic hydrocarbon concentrations in *Unionidae* mussels from Northern Lake George.—Environ. Sci. Technol., 1980, v. 14, N 4, p. 465—468.
40. Popham J. D., D'Auria J. M. Statistical approach for deciding if mussels (*Mytilus edulis*) have been collected from a water body polluted with trace metals.—Environ. Sci. Technol., 1980, v. 17, N 10, p. 576—582.

INVERTEBRATES AS INDICATORS OF BACKGROUND FRESH-WATER ECOSYSTEM POLLUTION WITH HEAVY METALS

V. A. Vetrov, V. V. Chugai

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

The authors make an attempt to develop methodological basis for biomonitoring of heavy metal content in fresh-water ecosystems, taking invertebrates as an example. Criteria of indicator species choice are discussed. The characteristics of abundant fresh-water species of zooplankton and benthos invertebrates are discussed along with their indicator features. The Lake Baikal fauna is specially outlined. Recommendations for implementing relevant activities within hydrobiological monitoring are given.

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА СОДЕРЖАНИЯ И ПОВЕДЕНИЕ РТУТИ В ПОЧВЕ БИОПОЛИГОНА «ЛЕДНИК АБРАМОВА»

Г. Н. Воронская, И. Я. Николишин, Б. Н. Фомин

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

B. B. Ноздрюхин

*Среднеазиатский региональный научно-исследовательский
гидрометеорологический институт Госкомгидромета*

Накопление приоритетных тяжелых металлов почвой и растительностью изучалось многими авторами, однако предметом исследований главным образом являлись техногенные аномалии. Как показано в ряде работ [1, 3, 4], закономерности распределения тяжелых металлов в экосистемах, подверженных техногенному загрязнению, не могут быть распространены на фоновые экосистемы. Как правило, прямой зависимости между концентрациями ртути в почве и растениях установить не удается, но наблюдения показали [4], что максимальные концентрации ртути в растениях отмечаются к концу периода роста.

Для выяснения вопросов, связанных с процессами распределения ртути в экосистеме, были проведены наблюдения за сезонными изменениями содержания подвижных форм ртути в почве полигона, расположенного в районе станции фонового мониторинга «Ледник Абрамова», а также поставлены модельные эксперименты, задачей которых являлось изучение поведения ртути в системе почва—растения.

В качестве объекта моделирования были взяты фрагменты луговой системы площадью 300 см² с толщиной почвенного слоя 6 см, изъятые на экологической площадке. Выделенные фрагменты дерна были снабжены дренажной системой, позволяющей вводить растворы в почву, не загрязняя ее поверхности, помещены в сосуды с плотно прилегающими к дерну стенками и изолированы от атмосферных осадков.

Использованы четыре варианта проведения эксперимента. Первый вариант — внесение ртути в виде раствора нитрата путем капельной обработки поверхности дерна с последующим поливом модельной системы чистой водой с поверхности; 2-й вариант — поверхностное внесение ртути с последующим поливом водой через дренажную систему; 3-й и 4-й варианты — введение ртути через дренажную систему в почву и с поверхностным и дренажным (соответственно) поливом чистой водой. Первые два варианта

режима эксперимента моделируют аэральное поступление ртути, характерное для антропогенного загрязнения растительного покрова, два последующих соответствуют чисто внутрипочвенной миграции ртути в экосистеме.

В каждый сосуд было внесено 0,5 л раствора цинката ртути, меченной ^{203}Hg , концентрацией 3 мкг/л, полив проводили одинаковыми объемами воды (0,5 л) три раза за время проведения эксперимента, продолжавшегося 10 дней.

Через 10 дней после внесения ртути фрагменты дерна были извлечены из сосудов, живые растения и ветошь были отделены и разобраны по видам, дерновина разрезана на слои толщиной 1 см, активность каждого из выделенных компонентов системы измерена на радиометре. Результаты измерений показали, что наиболее активно ртуть накапливается в тех слоях почвы, где происходит непосредственный контакт раствора цинката ртути с материалом почвы. При поверхностном внесении это верхний 2-см слой, при дренажном — слои, в которых находились трубки для подачи растворов (90—92 %). Растительным покровом фиксируются незначительные количества ртути — даже при поверхностном внесении количество ртути составляет не более 0,03 % общего количества ртути в системе.

Для выяснения распределения ртути в материале верхних слоев почвы было проведено измерение активности почвы, отделенной от корней, корнях и корневых волосках. Результаты показали, что около половины ртути, введенной в систему, связывается с материалом корней. Остальное количество (~50 %) приходится на гумусо-минеральную часть почвы, причем ртуть, как следует из измерения почвенных экстрактов различного состава (в качестве экстрагентов применяли воду, буферный раствор с pH=4,5, гексан, хлороформ, растворы тиооксигенатов в хлороформе), находится главным образом в форме ртутьорганических соединений. Анализ распределения ртути в корнях различных размеров показал, что основное количество ртути, связанной с корневой системой растений, фиксируется корневыми волосками (до 80 %).

Известно, что растения могут усваивать металлы, в частности ртуть, находящуюся в ионной форме. В почве постоянно существует некоторое количество подвижной ртути, находящейся в динамическом равновесии с соединениями ртути, сорбированной на почвенных частицах. Изучение внутрисезонной динамики содержания подвижных форм ртути в почве альпийского луга проводилось в период с 20 июня по 6 сентября 1986 г., охватывающий все фазы развития растительного покрова, на высокогорном альпийском лугу (3800 м над ур. м.) экологической площадки «Морена» в окрестностях станции фонового мониторинга «Ледник Абрамова».

Исследуемая экосистема представляет собой небольшой разнотравно-осоковый альпийский луг, пересекаемый времененным водотоком. Луг расположен изолированно от других луговых экосистем данного района, среди нагромождения камней на склоне

остаточной морены у правого борта ледникового языка. Склон западной экспозиции, крутизна склона в месте расположения луга около 10°.

За период полевых работ продолжительность 78 сут, фенологически соответствующий в районе исследований концу весны, лету и началу осени, сезонная динамика внутрипочвенного запаса подвижных форм ртути отслежена по восьми срокам отбора со средним временным интервалом между сроками 11 сут. Параллельно с отбором почвы в месте отбора проб производилась оценка запаса надземной фитомассы. Динамика запаса надземной фитомассы отражена на рис. 1б. Сезонная динамика среднесуточной температуры воздуха приводится по показаниям метеостанции «Ледник Абрамова» (рис. 1а). Начальный период наблюдений характеризовался интенсивным стаиванием временных снежников, образовавшихся в зимний период, лето и начало осени характеризовались редким выпадением и малой интенсивностью атмосферных осадков в виде дождя и снега. Довольно интенсивное выпадение снега наблюдалось только в начальный период, перед окончанием стаивания временных снежников.

В каждый срок наблюдений отбор почвы производился параллельно в трех пунктах исследуемой луговой экосистемы из шурfov с площадью сечения 10×10 см, трехсанитметровыми слоями до глубины 15 см, что соответствует границе основного распространения корневых систем представленной луговой растительности. Всякий раз пункты пробоотбора размещались на трех участках луга, выделенных на основе наибольшего контраста в характере растительного покрова. Для анализа содержания подвижных форм ртути использовалась навеска 10 г сухой почвы, которую двукратно в течение 15 мин обрабатывали 100 мл ацетатууглекислотного буферного раствора с $\text{pH}=4,5$. Концентрацию ртути в суммарном экстракте определяли методом изотопного разбавления [2].

Результаты определений концентрации ртути в почве представлены в табл. 1. По данным табл. 1 и данным о массе органоминерального мелкозема, извлеченного из пробоотборных шурfov, была рассчитана величина запаса подвижных форм ртути в 15-м слое почвы. Результаты расчетов приведены на рис. 1в и г.

Анализ результатов показывает, что изменения внутрипочвенного запаса подвижных форм ртути во времени по трем пунктам пробоотбора происходят практически параллельно (см. рис. 1в). Следовательно, на внешние воздействия, вызывающие изменение внутрипочвенного запаса подвижной ртути, исследуемая система реагирует как единое целое. Общий временной ход внутрипочвенного запаса подвижной ртути показан на рис. 1г. На рис. 1г видно, что в начальный период наблюдений (с начала последней декады июня и до конца первой декады июля) в исследуемой экосистеме внутрипочвенный запас подвижной ртути поддерживается на довольно высоком уровне и характеризуется значительными

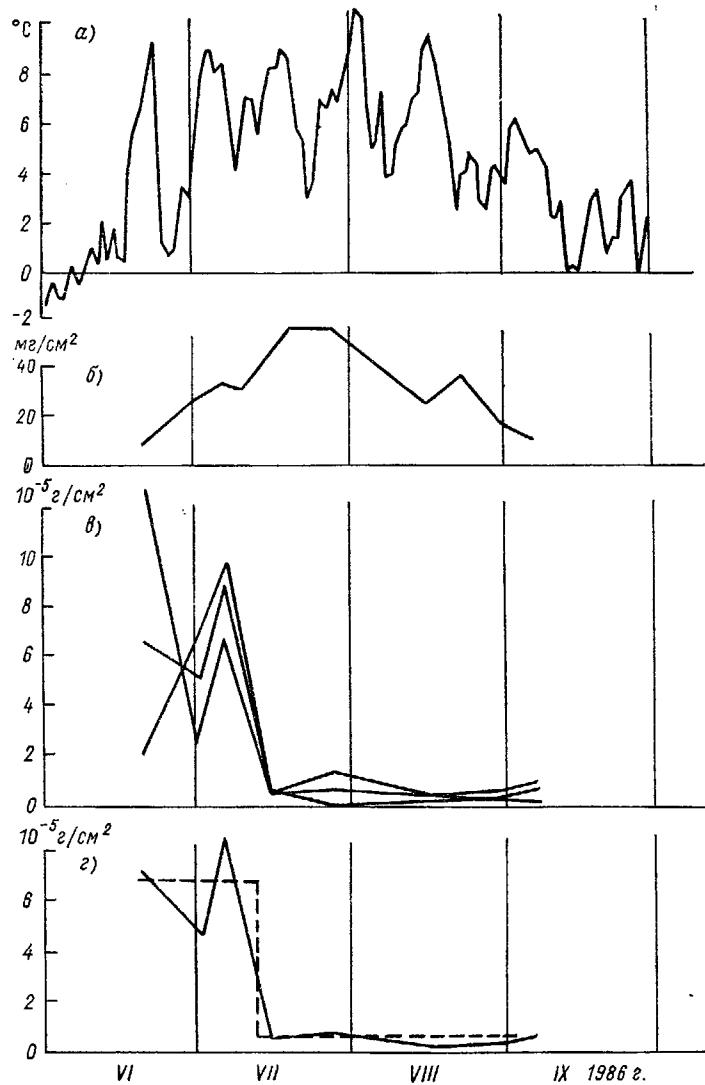


Рис. 1. Сезонная динамика среднесуточной температуры воздуха (а), запаса надземной фитобиомассы (б) и запаса (в) и среднего запаса (г) подвижной ртути в верхнем 15-ом слое почвы альпийского луга на фоновом биополигоне «Ледник Абрамова».

Таблица 1

Концентрация подвижных форм ртути (мкг/г) в почве экоплощадки «Морена»

Горизонт, см	20 VI	1 VII	6 VII	15 VII	-27 VII	16 VIII	30 VIII	6 IX
Пункт 1								
0—3	1,40	0,40	1,60	0,18	0,47	0,86	0,92	0,97
3—6	1,38	0,68	3,90	0,03	0,74	0,07	1,00	1,06
6—9	8,30	3,90	23,4	0,03	0,49	1,00	0,05	0,50
9—12	—	8,20	3,20	0,90	1,90	0,10	0,60	0,90
12—15	0,17	5,40	2,60	0,05	1,00	0,10	0,43	1,30
Пункт 2								
0—3	1,79	5,05	2,08	0,08	0,13	0,59	0,05	0,05
3—6	23,80	1,30	7,60	0,03	2,60	0,60	1,70	0,60
6—9	0,50	3,37	9,80	0,59	0,57	0,47	0,23	0,10
9—12	5,42	5,91	7,60	0,74	0,52	0,17	0,06	0,50
12—15	0,24	0,87	5,50	0,38	0,05	0,17	0,06	3,10
Пункт 3								
0—3	5,40	1,12	1,60	7,40	0,12	0,06	1,80	0,05
3—6	0,73	1,30	4,30	0,03	0,10	0,005	0,59	0,47
6—9	0,97	1,34	11,4	0,03	0,02	0,05	0,16	0,31
9—12	0,10	1,53	1,50	0,20	0,05	0,05	0,05	0,43
12—15	0,63	2,54	7,75	0,39	0,06	0,05	0,48	0,03

колебаниями около среднего значения $6,81 \cdot 10^{-5}$ г/см². К 15 июля величина внутрипочвенного запаса подвижной ртути резко упала (в 14 раз) до значения $0,49 \cdot 10^{-5}$ г/см² и в течение остального периода наблюдений до 9 сентября оставалась практически без изменений.

Сопоставление сезонной динамики запаса подвижной ртути в 15-см слое почвы исследуемой экосистемы с сезонным ходом фенологических и гидротермических явлений показывает следующее:

— изменение запаса подвижной ртути в почве в наблюдаемые интервалы времени не коррелирует с изменениями запаса надземной фитомассы, что указывает на очень слабое взаимодействие (или на его отсутствие) между этими процессами в рассматриваемом диапазоне временных интервалов (~ 11 сут);

— сезонная динамика внутрипочвенного запаса подвижной ртути в рассматриваемой экосистеме непосредственно не связана с сезонным ходом среднесуточной температуры воздуха.

Единственная и довольно жесткая корреляция динамики внутрипочвенного запаса подвижной ртути наблюдается только с ходом во времени количества талой воды, поступавшей в луговую экосистему из тающих снежников. К середине июля снежники, расположенные относительно исследуемого луга выше по склону, расстаяли, временный водоток перестал существовать и поступление в экосистему талой воды в форме приповерхностного стока прекратилось. После этого запас подвижной ртути в почве исследуемого луга резко уменьшился и оставался практически без изменений до конца наблюдений. Еще одним аргументом в пользу предположения о зависимости запаса подвижной ртути в почве рассматриваемой экосистемы от интенсивности поступления талой воды служит наличие корреляции между изменением уровня внутрипочвенного запаса подвижной ртути и временным ходом среднесуточной температуры воздуха в период стаивания снежников, так как в этот период повышение температуры воздуха вызывало увеличение интенсивности таяния снежников, а понижение температуры приводило соответственно к противоположному эффекту (см. рис. 1 а и г).

По данным наших измерений, концентрация ртути в сезонном снеге региона составляет 1—3 мкг/л. Большая часть ртути, содержащейся в талой воде, сорбирована на взвешенных частицах. Содержание растворимых соединений ртути в сезонном снеге обычно находится в пределах 0,01—0,05 мкг/л. Поэтому мы полагаем, что большой запас подвижной ртути в почве исследуемой системы, существовавший в начальный период наблюдений, определяется высокой интенсивностью промывания почвы приповерхностным стоком талых вод, содержащих значительное количество ртути, выпадающей из атмосферы.

В пользу зависимости динамики внутрипочвенного запаса подвижной ртути от фактора увлажненности свидетельствует также анализ сезонной динамики профильного распределения концентраций подвижной ртути в почвенном мелкоземе. Анализ показывает, что концентрация подвижной ртути достигает максимальных значений в горизонте максимума влагонасыщения. Когда основным фактором промачивания почвы становятся не талые воды, а дождевые осадки, область максимума концентраций подвижной ртути сдвигается вверх по профилю вслед за подъемом горизонта максимального влагонасыщения почвы (рис. 2).

После прекращения воздействия талых вод запас подвижной ртути в почве устанавливается, по-видимому, на уровне равновесной концентрации и незначительно колеблется около этого уровня в результате привноса ртути с дождевыми осадками. Если это так, то по данным исследований, проведенных в этом же районе в начале августа 1985 г., равновесная концентрация подвижной ртути в верхних слоях почвы следующим образом зависит от степени ее гумусированности и механического состава: песчаные слабогумусированные — 50 мкг/г сухой почвы, глинистые слабо-

гумусированные — 4,5 мкг/г, глинистые среднегумусированные — 3,2 мкг/г, дерновые луговые — 3,6 мкг/г.

Таким образом, исходя из анализа результатов проведенного исследования можно сделать вывод о том, что сезонная динамика запаса подвижной ртути в почвах альпийских луговых экосистем практически полностью определяется динамикой их промачивания атмосферными осадками. Это обстоятельство, в частности, следует учитывать при осуществлении сравнительных географических

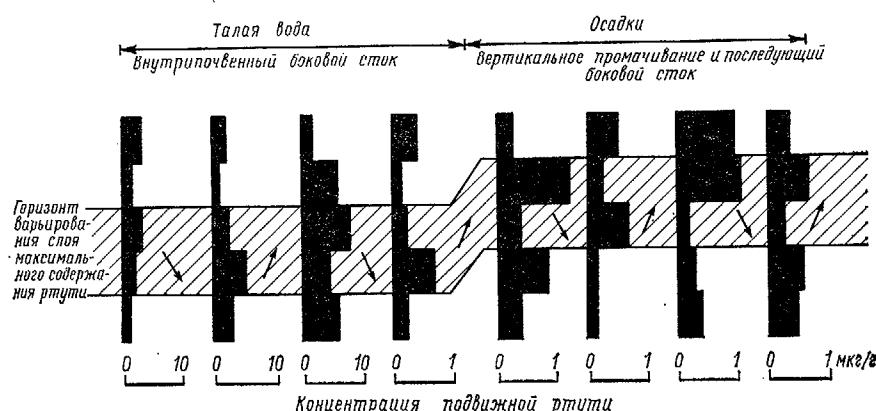


Рис. 2. Влияние источника промачивания почвы альпийского луга на глубину образования слоя максимума концентраций подвижной ртути в почве.

и продолжительных исследований изменчивости внутрипочвенного запаса подвижных форм ртути и отбирать образцы почвы в те моменты времени, когда содержание в них воды становится по крайней мере не выше полевой влагоемкости.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Блинов Б. К. Переход ртути в системе почва—атмосфера.— В сб. Миграция загрязняющих веществ в почвах и сопредельных средах. Труды III Всесоюзного совещания. Л.: Гидрометсоиздат, 1985, с. 31—36.
- Грошева Е. И., Банковский Ю. А., Веверис О. Э. Применение суб- и суперэквивалентного метода изотопного разбавления для определения следов тяжелых металлов в природных средах.— В сб.: Ядерно-физические методы анализа в контроле окружающей среды. Труды I Всесоюзного совещания. Л.: Гидрометеоиздат, 1980, с. 118—123.
- Елпатьевский П. В., Арташова В. С., Власов А. В. Взаимодействие растительности с потоком металлоносных аэрозолей.— В сб.: Миграция загрязняющих веществ в почвах и сопредельных средах. Труды III Всесоюзного совещания.— Л.: Гидрометеоиздат, 1985, с. 97—102.
- Зимаков Е. И. Трансформация в почве труднорастворимых форм ртути и их доступность растениям.— В сб.: Миграция загрязняющих веществ в почвах и сопредельных средах. Труды III Всесоюзного совещания. Л.: Гидрометеоиздат, 1985, с. 156—160.

**SEASONAL DYNAMICS OF MERCURY CONTENT
AND BEHAVIOUR IN THE SOIL IN THE ABRAMOV GLACIER
BIOTEST SITE**

G. N. Voronskaya, I. Ya. Nikolishin, B. N. Fomin

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

V. V. Nozdriukhin

*Central Asia Regional Research Institute,
USSR State Committee for Hydrometeorology*

The paper deals with the results of observations of mobile mercury content in soils in the biotest site, and discusses data obtained in model study of mercury behaviour in the soil—plant system. Seasonal dynamics of mobile mercury supplies in the soils in alpine meadow ecosystems is entirely determined by the dynamics of soil saturation with precipitation.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ БИОЦЕНОЗОВ ПЕРИФИТОНА В УСЛОВИЯХ ФОНОВОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Т. П. Горицченко, О. А. Бродельщикова, Л. М. Будаева

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

Перифитон — один из важнейших компонентов водных экосистем — благодаря своей приуроченности к субстрату допускает широкую возможность экспериментальных исследований не только в лабораторных, но и в естественных условиях. Показатели перифитона входят в качестве основных элементов в программу гидробиологических наблюдений Общегосударственной службы наблюдений и контроля за уровнем загрязнения водных объектов внешней среды [1].

Метод искусственных субстратов был впервые применен А. Гентшелем [8] при исследованиях перифитона в Гамбургской гавани. В качестве искусственных субстратов использовались предметные стекла. Этот метод позволяет произвести количественный учет перифитона, что практически невозможно на естественных субстратах из-за чрезвычайной гетерогенности распространения обрастаний. Искусственные субстраты использовались очень многими исследователями перифитона, особенно при выяснении таких вопросов, как влияние отдельных физико-химических факторов, лимитирующих развитие обрастаний; выяснение скорости развития обрастаний; установление нижней границы распространения перифитона; определение продуктивности группировок перифитона и многих других [3, 4, 7, 9, 10]. Путем применения эксперимента в природных условиях, основываясь на результатах наблюдений за перифитоном, Г. С. Карзинкин [5] осуществил попытку практического обоснования понятия «биоценоз».

Задачей настоящего исследования являлось изучение процесса обрастания искусственных субстратов в условиях фонового загрязнения.

Исследования проводили в верхнем течении р. Москвы. Максимальная глубина в районе наблюдений не превышала 2,0 м. Скорость течения составляла 0,3—0,5 м/с. Преобладающими являлись песчано-каменистые грунты. По берегам отмечены заросли макрофитов: *Potamogeton lucens* L., *P. perfoliatus* L.; *Phragmites communis* Trin., *Ceratophyllum demersum* L., *Ranunculus conservoides* Fries.

Материалом для данной работы послужили сборы перифитона, осуществленные в летне-осенний период 1986 г. В качестве искусственных субстратов применяли предметные стекла из некоррозионного стекла размером 24×76 мм. Стекла помещали в пластмассовые микробиологические рамки, прикрепленные к шестам,

вбитым в грунт. Рамки укрепляли так, чтобы стекла были расположены вертикально и перпендикулярно течению. Глубина погружения стекол составляла 0,5 м от поверхности воды, расстояние от берега — 1,0 м. Первая установка со стеклами была помещена в воду в июле и экспонировалась в течение месяца. Вторая — с августа до конца ноября (до ледостава). При снятии опытов стекла из установки помещали в чашки Петри и переносили в лабораторию. В свежей нефиксированной пробе определяли и подсчитывали организмы, требующие прижизненного наблюдения (т. е. простейших, коловраток, нежные формы водорослей). Фиксацию проб для дальнейшего определения водорослей производили раствором фиксатора Утермёля [11] в модификации Г. В. Кузьмина [6]. Количественную и качественную обработку проб перифитона осуществляли в соответствии с методикой, рекомендованной в «Руководстве по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений» [2]. Одновременно с экспериментальным изучением перифитона на искусственных субстратах исследовали также обрастания на камнях.

За период исследований в составе биоценозов перифитона было обнаружено 327 видов, разновидностей и форм организмов.

Цианобактерии насчитывали 12 таксонов рангом ниже рода из трех порядков: *Chroococcales*, *Nostocales*, *Oscillatoriales*.

Преобладающую роль в перифитонных сообществах как в качественном, так и в количественном отношении играли водоросли, включавшие 178 видов, разновидностей и форм из пяти отделов: *Chrysophyta*, *Bacillariophyta*, *Pyrrophyta*, *Euglenophyta*, *Chlorophyta*.

Флористически наиболее разнообразными были диатомовые водоросли (104 таксона рангом ниже рода). К классу *Centricae* относилось восемь видов из трех родов: *Melosira*, *Cyclotella*, *Stephanodiscus*. Значительно большее видовое разнообразие наблюдалось среди диатомей кл. *Pennatae* (96 видов), из которых 15 таксонов рангом ниже рода принадлежало порядку *Araphinales*, 81 — порядку *Raphinales*. Из представителей пор. *Araphinales* наибольшее число видов отмечалось для рода *Synedra* (5 видов). В пор. *Raphinales* самым многовидовым был род *Navicula* (15 видов), второе место занимал род *Nitzschia* (11 видов), третье — представители родов *Cymbella*, *Gomphonema*, *Surirella* (по 7 видов).

Зеленые водоросли — второй по таксономическому разнообразию отдел (69 видов, разновидностей и форм). Среди них выделялись порядки *Chlorococcales* (42 вида) и *Desmidiales* (18 видов). Из первого порядка, представленного 13 родами, богаты видами роды *Scenedesmus* (14), *Ankistrodesmus* (7), *Tetraedron* (4) и *Pediastrum* (4). Из десмидиевых наиболее многовидовым являлся род *Cosmarium* (11 видов), к роду *Closterium* относилось 6 видов.

Остальные три отдела водорослей — золотистые, пирофитовые и эвгленовые — не отличались систематическим разнообразием, насчитывая от одного до трех видов.

Простейшие перифитона были представлены 69 таксонами рангом ниже рода, которые относились к двум классам: *Sarcodina* (10 видов) и *Ciliata* (59 видов). Класс саркодовых насчитывал пять родов — *Difflugia* (4 вида), *Amoeba* (3 вида), *Arcella* (1 вид), *Actinophrys* (1 вид), *Acinosphaerium* (1 вид).

Подавляющее большинство простейших относилось к кл. *Ciliata*, распределяясь по четырем подклассам: *Holotricha* (26 видов), *Spirotricha* (19 видов), *Reritricha* (13 видов), *Suctoria* (1 вид). Наибольшее таксономическое разнообразие обнаруживалось среди равноресничных инфузорий, представленных 17 родами. Второе место по видовому разнообразию занимали спиральнересничные инфузории, насчитывавшие 11 родов. Кругоресничные инфузории были представлены 10 родами, из которых наиболее многовидовым являлся род *Vorticella* (5 видов). Из сосущих инфузорий обнаружен лишь один вид — *Acineta* sp.

В составе коловраток обнаружено 68 таксонов рангом ниже рода. Подавляющее большинство видов (56) относилось к отр. *Ploimida* из надотр. *Pseudoltrocha*. Наиболее богаты видами роды *Cephalodella* (10 видов) и *Brachionus* (6 видов). К надоряду *Gnesiotrocha* относилось 12 видов. Отряд *Monimotrochida* насчитывал 4 вида из четырех родов: *Floscularia*, *Ptygura*, *Conochilus*, *Testudinella*. Отряд *Paedoltrocha* включал два вида — *Collotheca ornata* Ehr. и *Stephanoceros simbriatus* (Golfuss). К отряду *Bdelloidea* относилось 6 видов из двух родов: *Rotaria* (3 вида) и *Philodina* (3 вида).

Наблюдения за процессом формирования оброста начинали через сутки после погружения установки. Суточный оброст представлял собой уже довольно разнообразное сообщество, включавшее более 40 таксонов водорослей, 10 таксонов простейших и коловраток. Общая численность водорослей составляла 1,26 млн. кл./м². Диатомовые и зеленые водоросли играли в формировании пионерного сообщества одинаковую роль, их доля в общей численности была равна соответственно 48 и 45 %. К руководящим видам перифитона относился как типичный обрастатель — представитель диатомовых водорослей *Coccconeis periculus* Ehr., составлявший 15 % общей численности водорослей, так и планктонный вид — представитель зеленых протококковых водорослей *Scenedesmus quadricauda* (Тигр.) Breb., на долю которого приходилось 14 % общей численности водорослей. Заметный вклад в общую численность вносили также *Diatoma vulgare* Богу и *Scenedesmus acutinatus* var. *biserialis* Reinh., составлявшие соответственно 10 и 9 %. Роль простейших и коловраток в суточном обросте была невелика. Численность первых составляла 6,4 тыс. экз./м², вторых — 14,3 тыс. экз./м²; 60 % общей численности коловраток приходилось на долю *Brachionus quadridentatus brevispinus* Ehr.

Через неделю произошли существенные изменения как в соотношении основных групп перифитона, так и в составе руководящих видов. Доминирующее положение в биоценозах на стеклах заняли простейшие, численность которых возросла до 3,54 млн. экз./м².

Основу численности (88 %) составлял один вид — представитель кругоресничных инфузорий *Opercularia nutans* Ehr. Из других видов можно отметить как представителей кругоресничных *Vorticella campanula* Ehr., *Cothurnia imberbis* Ehr., так и спиральноресничных инфузорий *Oxytricha pelionella* (O. F. Mull.), *Stylonychia mytilus* Ehr. Видовое разнообразие простейших возросло до 25 таксонов. Общая численность водорослей составляла 0,84 млн. кл./м², 66 % приходилось на долю заростков зеленых нитчатых водорослей. Заметный вклад в общую численность вносили также *Nitzschia sigmoides* (Ehr.) W. Sm. (13 %), *Amphora ovalis* Kutz. (7 %). Численность коловраток составляла 40,1 тыс. экз./м²; 38 % общей численности коловраток приходилось на долю *Lecane closterocerca* (Schm.), 23 % — на долю *Cephalodella auriculata* (Mull.). Из других групп обнаруживались в единичных экземплярах гастротрихи, личинки хирономид, мшанки.

В двухнедельном обросте господствовали водоросли, численность которых увеличилась до 1130 млн. кл./м². Мощным доминантом, составлявшим 99 % общей численности водорослей, являлся *Coccconeis pediculus*. Зеленые водоросли встречались в основном единично. Можно отметить лишь *Cladophora glomerata* (L.) Kutz., ее численность составляла 0,47 тыс. кл./м². Роль простейших снизилась: их численность равнялась 0,51 млн. экз./м². Основной доминант недельного оброста — *Opercularia nutans* — встречался единично, вместо него обильно развивалась *Vorticella campanula*, составлявшая 85 % общей численности простейших. Численность коловраток составляла 24,3 тыс. экз./м², на долю *Brachionus quadridentatus aencylognathus* Schm. приходилось 28 %; на долю *Colurella colurus* Ehr. — 21 %. Видовое разнообразие во всех группах организмов было довольно высоким — более 40 таксонов водорослей, более 20 таксонов простейших и более 10 таксонов коловраток.

Через три недели после постановки опыта качественных изменений по сравнению с двухнедельным обростом не произошло. Отмечались только изменения в количественном отношении между руководящими видами. Так, в составе водорослей, численность которых уменьшилась до 544,2 млн. кл./м², снизилась доля *Coccconeis pediculus* (до 58 %). Заметный вклад в общую численность вносили *Navicula cryptocephala* var. *intermedia* Grun. (12 %), *Achnanthes lanceolata* (Breb.) Grun. (9 %). В составе простейших, численность которых равнялась 0,91 млн. экз./м², также уменьшилась роль основного доминанта двухнедельного оброста — *Vorticella campanula* (до 47 %). В то же время возросла доля других видов простейших: *Cothurnia imberbis* (18 %), *Arcella discooides* Ehr. (11 %), *Zoothamnium arbuscula* Ehr. (9 %). Среди коловраток, численность которых составляла 34,2 тыс. экз./м², преобладали *Euchlanis dilatata* Ehr. (20 %), *Notommatia aurita* (Mull.) (12 %), *Philodina citrina* Ehr. (10 %), *Colurella colurus* (8 %).

Последний отбор проб с первой установки был произведен через месяц со времени начала опыта. Основными доминантами в составе водорослей являлись *Coccconeis pediculus* (29 %),

Achnanthes lanceolata (37 %). Общая численность водорослей практически не изменилась по сравнению с трехнедельным обростом — 788,4 млн. кл/м². Видовое разнообразие водорослей было очень высоким — более 60 видов в одной пробе. Основу его составляли диатомовые водоросли, среди которых можно отметить *Cymbella ventricosa* Kutz., *Gomphonema parvulum* (Kutz.) Grun., *Navicula cryptocephala* var. *intermedia*, *N. gracilis* Ehr. В составе простейших преобладали те же виды, что и в трехнедельном обросте. Основным доминантом по-прежнему являлась *Vorticella campanula*, составлявшая 52 % общей численности простейших (0,28 млн. экз/м²). Численность коловраток составляла 20,7 тыс. экз/м². Преобладали *Euchlanis dilatata* (28 %), *Philodina citrina* (20 %).

Сравнение перифитонных биоценозов на естественных субстратах с обростом на искусственных субстратах показало, что в целом видовой состав их идентичен, однако на камнях одним из основных доминантов являлась *Cladophora glomerata*, встречавшаяся на стеклах единично. Виды *Cocconeis pediculus* и *Achnanthes lanceolata* развивались в массе как на стеклах, так и на камнях. Различной была роль простейших на том и другом субстрате: на камнях они встречались в основном единично, а такие виды, как *Vorticella campanula*, *Colturnia imberbis*, доминировавшие на стеклах, обнаруживались на камнях редко.

При наблюдениях на второй установке существенных отличий от вышеописанных процессов формирования перифитона не обнаружено. Следует отметить, что длительная экспозиция (2—3 месяца) приводит к накоплению большого количества детрита, что затрудняет подсчет организмов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абакумов В. А. Гидробиологический контроль пресноводных экосистем.— М.: Гидрометеоиздат, 1983, 15 с.
2. Горидченко Т. П. Методы изучения перифитона.— В кн.: Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. Л.: Гидрометеоиздат, 1983, с. 40—49.
3. Девяткин В. Г. Динамика развития альгофлоры обрастаний в Рыбинском водохранилище.— Труды Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1979, № 42/45, с. 78—108.
4. Дуилаков С. Н. Материалы к изучению перифитона.— Труды лимнологической станции в Косине, 1933, вып. 16, с. 160.
5. Каразинкин Г. С. Попытка практического разрешения понятия «биоценоз».— Русск. зоол. журн., 1935, т. 4, № 2, с. 205—223.
6. Кузьмин Г. В. Фитопланктон.— В кн.: Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975, с. 73—87.
7. Скадовский С. И., Мессинева М. А., Успенская В. И. Сезонные качественные изменения в биоценозах обрастаний.— В кн.: Биоценозы обрастаний в качестве биогеографителя. М.: Изд-во МГУ, 1961, с. 143—180.
8. Henischel A. Biologische Untersuchungen über den tierischen und pflanzlichen Bewuchs im Hamburger Hafen, Milt. aus dem Zoologischen Museum, Hamburg, 1916, Bd XXX. 111 S.
9. Lowe R., Gale W. Monitoring river periphyton with artificial benthic substrates.— Hydrobiologie, 1980, v. 69, N 3, p. 235—244.

10. Pudo J. Seasonal changes in the periphyton of the River Raba lower course.—Acta hydrobiol., 1979, v. 21, N 1, p. 91—101.

11. Uttermöhl H. Zur Vervollkommung der quantitativen Phytoplankton. Methodik.—Internat. Verein. Limnol. Mitteilungen, 1958, Bd 9, S. 1—38.

EXPERIMENTAL STUDIES OF PERIPHYTON BIOCENOSES EXPOSED TO BACKGROUND POLLUTION

T. P. Goridchenko, O. A. Brodelschikova, L. M. Budayeva

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

The process of growth on artificial substrates under background pollution has been studied in the upper Moscow River. Floristic and faunistic composition of periphyton on artificial and natural substrates have been studied. The pattern of successional changes in periphyton in summer period is established.

АККУМУЛЯЦИЯ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ В ПЛОДОВЫХ ТЕЛАХ ВЫСШИХ ГРИБОВ

Н. М. Жлоба, Т. И. Пантелеймонова

Лаборатория мониторинга природной среды и климата Госкомгидромета и АН СССР

Хорошо известна способность высших грибов поглощать и накапливать тяжелые металлы из окружающей среды в количествах, намного превышающих их содержание в почве и высших растениях [3, 4, 8, 29]. Интенсивный контакт с субстратом, который обеспечивает хорошо развитый мицелий, осмотрофный способ питания (грибы получают все необходимые питательные вещества в виде растворов), способность продуцировать в большом количестве специфические ферменты позволяют грибам интенсивно разрушать подстилку, почвенное органическое вещество и другие субстраты, обладающие высоким сродством к тяжелым металлам.

Интерес к накоплению тяжелых металлов высшими грибами вызван тем фактом, что съедобные грибы, собранные в городских местообитаниях и вблизи источников промышленного загрязнения, были причиной серьезных отравлений населения, так как содержали токсичные количества тяжелых металлов [6—8, 14, 29].

У высших грибов наблюдается определенная избирательность в накоплении металлов из почвы, хотя строгой корреляции между концентрацией металла в почве и плодовых телах не обнаружено. Элементы, найденные в образцах по их содержанию в грибах, можно представить в виде следующего ряда: $\text{Fe} > \text{Zn} > \text{Cu} > \text{Mn} > \text{B} > \text{Pb} > \text{Ti} > \text{Cr} > \text{Ni} > \text{Co}$, а в почвах, отобранных в районе сбора грибов (0—9 см), определены следующие металлы: $\text{Ti} > \text{Zn} > \text{Mn} > \text{Cr} > \text{V} > \text{Sr} > \text{Cu} > \text{Ni} > \text{Ba} > \text{Co}$. В наибольшем количестве в плодовых телах присутствуют Fe, Zn, Cu, Mn, важность которых в метаболизме грибов неоднократно подчеркивалась в литературе, а наличие их в питательных средах является необходимым условием хорошего роста грибов в культуре [4]. Экспериментальные данные говорят в пользу определенной видовой специфики, обусловливающей перенос и избирательное накопление тех или иных химических элементов. Показано, что скорость переноса ртути в плодовые тела в 7 раз выше, чем кадмия. Перемещение металлов из мицелия в плодовые тела происходит быстрее при их меньших концентрациях в субстрате [10, 11]. Поглощение тяжелых металлов грибами достигает максимума во время наиболее интенсивного роста мицелия и в период плодообразования [11, 26]. Коэффициенты поглощения между грибами и субстратами могут колебаться от 1 до 70, а в отдельных случаях достигают 600 [9, 29].

Механизм накопления тяжелых металлов грибами практически не выяснен. Существует гипотеза, что акцепторами металлов

в грибных клетках являются сульфидильные и сульфидные группы белковых молекул, которыми особенно богаты плодовые тела высших грибов [12]. Как правило, для устойчивых к тяжелым металлам грибов характерно их повышенное содержание в клетке, что, по-видимому, связано с увеличением проницаемости клеточной оболочки для металла. Кроме того, в результате изменения метаболизма у устойчивого организма в клетках накапливается больше продуктов, которые связывают металл, и результат реакции не является летальным [16]. Например, образование хелатов свинца с α -DL-цистеином, аспарагиновой и лимонной кислотами на 50 % снижает токсичность ионов свинца [1].

Содержание тяжелых металлов в тканях грибов возрастает в направлении почка < шляпка < гимениальный слой [7], возраст на накопление тяжелых металлов не влияет, хотя отмечено, что в молодых карпофорах их содержание немного выше, чем в старых [24].

Содержание тяжелых металлов в плодовых телях грибов варьирует в широких пределах. Тилер [28], исследуя способность 130 видов базидиомицетов накапливать различные металлы (10 элементов), показал, что распределение видов по концентрациям металлов в их плодовых телях подчиняется логнормальному закону. Отношение максимальной концентрации к минимальной, например, для кадмия было 3000, для ванадия — 950, для магния — 9,5. Низкие концентрации металлов чаще встречаются у представителей родов *Russula*, *Polyporus*, реже у *Clitocybe*, а высокие — у видов родов *Agaricus* > *Boletus* > *Lactarius* > *Russula*. Накопление одного металла чаще, хотя и не всегда, сопровождается более высоким уровнем его концентрации. Высокая концентрация сразу нескольких элементов встречается в 2 раза реже, чем одного. Только три вида грибов характеризовались достаточно высоким уровнем концентрации одновременно 4 металлов.

Максимальная вариабельность концентраций в плодовых телях отмечена для кадмия — от 0,1 до 229 мкг/г сухой массы. Такой широкий диапазон концентраций кадмия достигался за счет его высокого содержания в спорофорах представителей рода *Agaricus* (23 — 229 мкг/г), а также видов *Amanita muscaria* (46 — 101 мкг/г), *Lacrymaria ventulina* (36 мкг/г). В среднем у 80 % обследованных видов содержание кадмия не превышало 5 мкг/г сухой массы [17, 25, 27, 29].

Колебания в концентрациях ртути в плодовых телях грибов также значительны — 0,12 — 72 мкг/г. Высокие концентрации этого металла характерны для представителей рода *Agaricus* (33,6 — 72 мкг/г), *Boletus edulis* (20 мкг/г), *Lyophyllum connatum* (19,0 мкг/г), *Lycoperdon perlatum* (11,6 мкг/г). Низким содержанием ртути (<1 мкг/г) характеризуются грибы родов *Morchella*, *Helvella*, а также представители семейств *Hydnaceae*, *Clavariaceae*, *Cantharellaceae*, *Boletaceae* и др., многие дереворазрушающие грибы и культивируемые шампиньоны [9, 18, 21, 22, 29].

Концентрация свинца в образцах из незагрязненных районов была относительно низкой и только у представителей семейства

Lycoperdaceae достигала в среднем 10,6 мкг/г. Концентрации немного выше средних измерены у образцов из родов *Agaricus*, *Lepiota* [23, 27]. Видовая и родовая специфичность в накоплении свинца в плодовых телах грибов статистически достоверно не обнаружена.

Содержание тяжелых металлов в плодовых телах съедобных и ядовитых грибов, собранных в городах и вблизи источников промышленного загрязнения, возрастает в десятки раз (табл. 1).

Таблица 1

Концентрация тяжелых металлов (мкг/г сухой массы) в плодовых телях грибов, собранных в зонах, различающихся по степени загрязнения [20]

Металл	Место сбора		
	Центр Хельсинки	Окрестности Хельсинки	Контрольная зона (800 км от города)
Кадмий	0,2—101	0,2—17,3	0,2—16,8
Свинец	0,5—178	0,5—78	0,5—13
Ртуть	0,1—95	0,02—14,1	0,02—4,2

В качестве примера рассмотрим отдельно некоторые аспекты загрязнения грибов ртутью, кадмием и свинцом, так как, с одной стороны, эти элементы являются одними из самых токсичных, а с другой — информация о накоплении этих металлов в плодовых телях высших грибов хорошо представлена в литературе.

Ртуть. Незагрязненная почва содержит примерно от 0,05 до 0,09 мкг/г сухой массы ртути, в загрязненных районах содержание ртути в почвах варьирует от 0,12 до 0,75 мг/кг, т. е. возрастает в 3—8 раз. Грибы обладают двумя опасными свойствами: во-первых, это способность накапливать в мицелии и карпофорах ртуть из почвы, причем содержание в них ртути почти в 100 раз превышает ее содержание в почве. На организм человека металлическая ртуть в принципе не оказывает существенного влияния, поскольку в такой форме она не усваивается слизистыми оболочками кишечника. Кроме того, 98 % металлической ртути выводится из организма. Вторая особенность грибов гораздо опаснее первой: это способность практически всех грибов синтезировать метилртуть и ее соли. Концентрация этих соединений в грибах варьирует от 10 до 280 мкг/г [7, 9]. Метилртуть является жирорастворимым соединением и практически полностью усваивается организмом человека. Она накапливается главным образом в мозге, в почках, печени, селезенке, мускулах и костях. Метилртуть выводится из организма очень медленно — за 70—90 дней. Из мозга, в котором накапливается 10 % общего содержания ртути, это соединение

выводится еще медленнее. Содержание в организме человека 20 мг ртути может вызвать болезнь Минамата, невропатию.

В зависимости от местонахождения грибов содержание в них ртути в значительной степени колебалось. Из сравнения содержания ртути в плодовых телях грибов, выросших в различных районах Швейцарии и Франции, были установлены места с разной степенью загрязнения почвы этим элементом. Меньше загрязнение почв в горных районах и в сельскохозяйственных. Более богаты ртутью были грибы из лесных районов. В окрестностях Лозанны собраны образцы с максимальным содержанием ртути 33,6 мкг/г сухой массы, что связано с деятельностью промышленных предприятий. Высокий уровень концентрации ртути обнаружен в грибах, произрастающих в местах сжигания нечистот и различных горючих материалов [21, 22]. В грибах, собранных вблизи горнорудных и сталеплавильных заводов, содержание ртути возрастало до 112 мкг/г сухой массы. Интересно отметить, что в сильно загрязненных местах, где грибы имеют самый высокий уровень ртути, коэффициент поглощения (отношение между содержанием ртути в грибах к содержанию в почве) обычно меньше 1. При удалении от источника загрязнения содержание ртути в грибах падает, а коэффициент поглощения всегда больше 1 и может возрастать до 70 [9].

Поскольку выведение метилртути из организма — процесс чрезвычайно медленный и это соединение усваивается организмом человека, ВОЗ считает, что еженедельное попадание ртути в организм человека не должно превышать 300 мкг для металлической и 200 мкг для метилртути. Это означает, что можно потреблять не более 250—300 г свежих грибов в неделю.

Кадмий. Кадмий является вторичным продуктом металлургии свинца, меди, цинка. Если кадмий потребляется перорально, то вызывает острый гастроэнтерит, а если через дыхательные пути, то поражает легкие. Кадмий считается канцерогенным металлом, вызывает синдром итай-итай, болезнь, связанную с деформацией скелета.

Грибы накапливают кадмий в количествах, варьирующих от 0,1 до 230 мкг/г сырой массы. Анализ грибов, собранных в незагрязненных районах Европы, показал, что максимальное содержание кадмия в 1977—1980 гг. в Югославии составляло 0,40 мкг/г [12], в Швейцарии — 0,24—0,38 мкг/г [27], в ФРГ — 0,27—0,38 мкг/г [6, 7], в Швеции — 30 мкг/г. Изучение 402 видов грибов Европы показало, что способностью накапливать кадмий в количествах более 10 мг/кг обладают представители почти 10 семейств. Если некоторые виды *Polyporus* и *Boletus* способны выделять кадмий, избавляясь от него, то такие, как псалиотовые, этой способностью не обладают и могут накапливать до 5 мкг/г сырой массы, что в 10 раз превышает допустимые нормы. Установлено, что кадмий в основном фиксируется в пластинках, поэтому шляпки грибов содержат этот элемент в количестве, в 5 раз превышающем его содержание во всем грибе [23].

ВОЗ рекомендует потреблять не больше 400—500 мкг кадмия в неделю. Если масса человека составляет примерно 70 кг, то недельная допустимая доза кадмия — 530 мкг. Это означает, что в незагрязненных районах можно потреблять 200—250 г сырых грибов в неделю [13].

Свинец. Соли свинца ядовиты. Загрязнение окружающей среды свинцом происходит в основном за счет тетраэтила выхлопных газов. Пероральное отравление солями свинца вызывает интенсивную жажду, колики, холодный пот, параличи, конвульсии. Хроническая интоксикация свинцом приводит к сильному психозу [8].

Мицелий и плодовые тела грибов поглощают из загрязненной почвы свинец, но не концентрируют его, поэтому концентрация свинца в грибе такая же, как в почве, на которой он растет. Было установлено, что в зависимости от расстояния от автострады *Boletus edulis* накапливает следующие количества свинца: 10 м — от 1,4 до 72 мкг/г, 30—80 м — от 0,02 до 1,0 мкг/г, 80—120 м — от 0,01 до 0,03 мкг/г, более 250 м — незначительные количества [17].

Высокое содержание свинца отмечено в грибах, произрастающих вблизи оловодобывающих заводов. При расстоянии меньше 300 м от завода среднее содержание свинца в 10 образцах было 89 мкг/г сухой массы. Средние значения в местах разработок в 6—10 раз выше, чем в городе, что является также достаточно высокой концентрацией [14]. В Финляндии предельно допустимое содержание свинца в продуктах питания, включая грибы, — 1 мкг/г сухой массы. Это значение достигается при удалении от источника загрязнения на 900—1450 м.

Таблица 2

Сравнительная таблица допустимых доз для человека и максимальное содержание в грибах тяжелых металлов в незагрязненных зонах Европы [8]

Металл	Допустимая доза по ВОЗ, мкг/г		Максимальное содержание в грибах, мкг/г сырой массы	Страна
	в день	в неделю		
Ртуть	0,35	0,30	21,7 4,51 2,28 2,16	Швейцария Югославия ФРГ Австрия
Кадмий	0,40—0,5	0,53	30,00 20,00 5,0 0,4 0,38	Швейцария ФРГ Австрия Югославия Швейцария
Свинец	2,1	30	4,6 4,1 4,0 3,6	Швейцария Финляндия ФРГ Швеция

Полоса в 30 м от шоссейных дорог остается особенно опасной для сбора грибов. Чтобы избежать отравления свинцом, можно собирать грибы не ближе чем на расстоянии 300—400 м от дороги. Данные о предельно допустимых количествах свинца, кадмия и ртути, потребляемых вместе с грибами, приведены в табл. 2.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Согласно приведенным литературным данным, высшие грибы различаются по особенностям накопления и поглощения тяжелых металлов из окружающей среды. Тот факт, что плодовые тела грибов эфемерны, т. е. существуют короткий период времени (20—30 дней) и за этот срок способны накапливать значительные количества тяжелых металлов из почвы и других субстратов, с одной стороны, свидетельствует о высокой скорости поглощения, а с другой — позволяет судить о химизме и содержании загрязняющих веществ в почве.

Все сказанное выше дает возможность рекомендовать некоторые виды высших грибов для биоиндикации загрязнения окружающей среды тяжелыми металлами.

Еще раз особое внимание необходимо обратить на недопустимость сбора грибов, растущих вблизи автомагистралей, промышленных предприятий, рудников.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Злочевская И. В., Работникова И. Л. О токсичности свинца для *Aspergillus niger*.—Микробиология, 1968, т. 38, вып. 4, с. 691—696.
2. Карелина Л. В. Химический состав плодовых тел шляпочных грибов, произрастающих на различных расстояниях от источника кальций содержащей пыли.—В кн.: Загрязнение природной среды кальций содержащей пылью.—Рига, 1985, с. 49—56.
3. Клан Я. Грибы.—Прага: Атрия, 1984. 223 с.
4. Минеральный состав некоторых видов культивируемых грибов класса *Basidiomycetes* Э. Ф. Соломко, А. А. Гродзинская, А. А. Пашенко и др.—Микол. и фитопатол., 1986, т. 20, № 6, с. 474—477.
5. Юнина Г. А., Калимуллина С. Н., Ольшевская Е. Е. К использованию дереворазрушающих грибов в качестве биоиндикаторов тяжелых металлов.—Микол. и фитопатол., 1986, т. 20, № 6, с. 478—480.
6. Aichberger K. Untersuchungen über den Quecksilbergehalt österreichischer speisepilze und sein Beziehungen zum Rohproteingehalt der Pilze.—L. Lebensmittel. Untersuch. und Forsch., 1977, Bd 163, N 1, S. 35—38.
7. Alsen C., Braatz G., Kruse M. Schwermetallgehalt in e Bären Pilzen, Link, Cadmium, Querksilber und Blei.—Öff Gesundheitsw., 1977, Bd 39, N 12, S. 780—789.
8. Azema R. C. La pollution des champignons par des métaux lourds.—Doc. Mycol., 1985, v. 15, N. 59, p. 1—10.
9. Bargagli R., Baldi F. Mercury and methyl mercury in higher fungi and their relation with substrata in a cinnabar mining area.—Chemosphere, 1984, v. 13, N 9, p. 1059—1071.
10. Brunnert H., Zadražil F. Translocation of cadmium and mercury in straw columns colonized by fungus *Pleurotus cornucopiae* Paul. ex Fr.—Europ. J. Appl. Microbiol. Bioltechnol., 1980, v. 10, N. 1—2, p. 145—154.
11. Brunnert H., Zadražil F. Translocation of cadmium and mercury into the fruiting bodies of *Agrocybe aegerita* in a modes system using agar

- platelets as substrate.— *Europ. J. Appl. Microbiol. and Biotechnol.*, 1981, v. 12, N 3, p. 179—182.
12. Byrde A., Ravnik V., Kosta L. Trace element concentrations in higher fungi.— *Science of the Total Environ.*, 1976, v. 6, N 1, p. 65—78.
 13. Donadini J. C. Intoxications par les champignons superieurs contenant des metaux lourds.— *Doc. mycol.*, 1984, v. 14, N 56, p. 49—55.
 14. The effect of lead processing works on the lead, cadmium and mercury contents in fungi/Liukkonen-Lilja H., Kuusi J., Laaksovirta K. et al.— *Z. Lebensm. Unters. Forsh.*, 1983, v. 176, p. 120—123.
 15. Enke M., Matschiner M., Ashtehn M.-K. Schwermetallanreicherungen in Pilzen.— *Mykol. Mitteilungsbl.*, 1977, v. 21, N 1, p. 7—12.
 16. Fungi in metal-contaminated soil near the Gusum Brass mill, Sweden/Ruehing H., Baath E., Nordgen N. et al.— *Ambio*, 1984, v. 13, N 1, p. 34—36.
 17. Gudrin D. Wildpilze speichern schwermetalle.— *Umwelt*, 1987, N 1—2, p. 24—26.
 18. Laaksovirta K., Lodenius M. Mercury content of fungi in Helsinki.— *Ann. bot. fenn.*, 1979, v. 16, N 3, p. 202—212.
 19. Lead, cadmium and mercury contents of fungi in Mikkeli/Lodenius M., Kuusi T., Laaksovirta K. et al.— *Ann. bot. fenn.*, 1981, v. 18, N 2, p. 183—186.
 20. Lead, cadmium and mercury contents of fungi in Helsinki, area unpolluted control areas/Kuusi T., Laaksovirta K., Liukkonen-Jilia H. et al.— *Z. Lebensm. unters. forsch.*, 1981, Bd 173, N 4, S. 261—267.
 21. Quinche J.-P. La pollution mercurielle de diverses especes de champignons.— *Rev. suisse agr.*, 1976, v. 8, N 5, p. 143—148.
 22. Quinche J.-P. La pollution mercurielle de diverses especes de champignons.— *Bull. ARPZA*, 1977, v. 13, N 82, p. 55—58.
 23. Seeger R., Meyer E., Schön hüt S. Blei in Pilzen.— *L. Lebensmit.*—Untersuch. und Forsch., 1976, v. 162, N 1, p. 7—10.
 24. Seeger R., Nützel R. Quecksilber injurigen unt alten Pilzen und in Pilzsporen.— *Dtsch. Lebensmittel.*— *Rdsch.*, 1977, Bd. 73, N 5, S. 160—162.
 25. Seeger R. Cadmium in Pilzen.— *Lebcnsm. Unters.*— *Frosch.*, 1978, Bd 66, N 1, S. 23—24.
 26. Stegnar P., Gogala N., Pohleven F. The uptake of cadmium, zinc, phosphorus, and plant hormone kinectin by ectomycorrhizal fungi.— *Acta Bot. Croat.*, 1978, v. 37, p. 67—73.
 27. Stijve T., Besson R. Mercury, cadmium, lead and selenium contents of mushroom species belonging to the genus *Agaricus*.— *Chemosphere*, 1976, v. 51, N 2, p. 151—158.
 28. Tyler P. Metals in sporophores of Basidiomycetes.— *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 1980, v. 74, N 1, p. 41—49.
 29. Wetzel M. Toxikologisch bedutsanme Schwermetalle in Pilzen.— *Mykol. Mitteilungsbl.*, 1979, Bd 23, N 1—3, p. 1—14.

HEAVY METAL ACCUMULATION IN FRUIT BODIES OF HIGHER FUNGI

N. M. Zhloba, T. J. Panteleimonova

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

The data presented in the paper show heavy metal accumulation in fruit bodies of higher fungi. The species related process of accumulation is considered in terms of its use in bioindication of environmental pollution with heavy metals.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЭПИФИТНОЙ ЛИХЕНОФЛОРЫ ТРЕХ ЗАПОВЕДНИКОВ СРЕДНЕЙ АЗИИ

И. Д. Инсарова, А. В. Пчелкин

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

Изучение характеристик эталонных природных систем и их антропогенных модификаций, а также контроль за состоянием биоты является одной из задач фонового экологического мониторинга. Для решения этой задачи в заповедниках СССР проводятся исследования распределения в пространстве лишайников-эпифитов — признанных тест-объектов экологического мониторинга. Анализ результатов обследования Сары-Челекского, Копетдагского и Гиссарского заповедников приводится в настоящей статье.

Во всех заповедниках исследования проведены по единой методике, названной нами методом линейных пересечений [3].

Работа велась как на территории заповедников, так и на прилегающих территориях, как правило, охраняемых. Описание конкретных участков территории, на которых проводились наши исследования, содержится в [4—6]. В дальнейшем все эти участки будем называть заповедником.

ЭПИФИТНАЯ ЛИХЕНОФЛORA САРЫ-ЧЕЛЕКСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Сары-Челекский заповедник расположен в северо-восточной части Чаткальского хребта. Климат заповедника умеренный, отличается мягкой, многоснежной зимой и влажным летом. Средняя температура января -7°C , июля 21°C . Среднегодовое количество осадков 928 мм.

Исследования эпифитной лихенофлоры заповедника проводились нами трижды в 1980—1982 гг. Во время работы обследовано пять основных лесообразующих пород: ель Шренка, пихта Семенова, арча зеравшанская, орех грецкий и яблоня. При работе методом линейных пересечений (т. е. при количественных сборах) выявлено 83 вида эпифитных лишайников [4].

Лихенофлора заповедника характеризуется преобладанием в видовом составе представителей семейства *Physciaceae* (15 видов).

Степень покрытия лишайниками стволов лиственных пород значительно выше, чем хвойных. Так, среднее покрытие яблони и ореха равно 20,74 и 16,42 % соответственно, тогда как эта величина для пихты, арчи и ели — 11,90, 7,11 и 6,10 %. Наиболее обильно ствол среднего дерева (без учета деления на породы) покрывают следующие виды лишайников: *Lecidella euphorea* (Flörke) Hertel (2,45 %), *Phaeophyscia orbicularis* (Neck.) Hoberg (1,16 %) и *Caloplaca juniperina* Tomm (1,07 %).

Богат лишайниками грецкий орех: на нем встречено 40 видов. Доминируют: *Lecidella euphorea* (среднее покрытие 5,41 %), *Phaeophyscia orbicularis* (2,48 %) и *Caloplaca pyracea* (Ach.) Th. Fr. (1,51 %). Разнообразие видов, растущих на яблоне, невелико — всего 22, однако они обильно (на 20,74 %) покрывают ствол дерева-форофита. Преобладают (по степени покрытия) виды сем. *Physciaceae*: *Phaeophyscia orbicularis* и *Physcia tenella* (Scop.) DC, покрытие которых одинаково (по 3,50 %), *Ph. aipolia* (Ehrh.) Hampe (2,24 %), *Ph. stellaris* (L.) Nyl. (1,12 %). *Lecidella euphorea* тоже отмечена на яблоне в значительном количестве (1,37 %). Из хвойных пород ель имеет минимальное среднее покрытие (6,10 %) при максимальном числе видов (36). Здесь преобладают виды с накипным типом слоевища: *L. euphorea* (1,56 %) и *Lecanora hagenii* Ach. (1,29 %). На пихте и арче встречено 24 и 19 видов соответственно, при этом среднее покрытие ими стволов равно 11,39 и 7,11 % соответственно. На арче доминирует *Caloplaca juniperina* (2,83 %), каждый из остальных 18 видов занимает менее 1 % длины окружности ствала. На пихте преобладают: *Lecidella euphorea* (2,95 %), *Caloplaca juniperina* (2,05 %) и *Lecanora hagenii* (1,92 %), т. е. виды, характерные и для ели Шренка, и для арчи зеравшанской в исследуемом регионе.

Совершенно очевидно, что на хвойных породах в Сары-Челекском заповеднике преобладают виды лишайников, имеющие накипный тип строения слоевища, а на лиственных широко представлены еще и виды сем. *Physciaceae*, имеющие листоватый тип строения слоевища. В заповеднике обнаружено всего 3 кустистых вида, причем совсем не встречено представителей семейства *Usneaceae*. Таким образом, эпифитная лихенофлора Сары-Челекского заповедника характеризуется преобладанием плагиотропных накипных и листоватых жизненных форм лишайников.

ЭПИФИТНАЯ ЛИХЕНОФЛОРЫ КОПЕТДАГСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Копетдагский заповедник расположен в центральной части Копетдага. Климат заповедника сухой, континентальный, находится под влиянием Каракумов. Средняя температура января 0,5 °C, июля около 29 °C. Годовое количество осадков от 230 до 350 мм.

Основная лесообразующая порода — эндемик Туркмении — арча туркменская; есть и две небольшие рощи ореха грецкого, расположенные в ущельях с повышенной влажностью. Наши исследования 1984 г. были проведены на этих двух древесных породах. При количественных сборах в заповеднике выявлено 48 видов эпифитных лишайников [6].

Степень покрытия лишайниками ствала арчи туркменской в 2,8 раза меньше, чем ореха грецкого (6,40 и 17,79 % соответственно), хотя при этом на арче наблюдается гораздо большее разнообразие видов (43), чем на орехе (19), что может быть связано с более широким распространением арчи по территории за-

поведника, а также с большим числом обследованных деревьев этой породы.

На обеих древесных породах доминирует листоватый лишайник *Anaptychia ulotrichoides* (L.) Körb. В заповеднике стволы арчи и ореха он покрывает в среднем на 1,05 и 6,51 % соответственно. На орехе сравнительно большое покрытие образуют также *Phaeophyscia orbicularis* (2,19 %) и *Physcia stellaris* (2,13 %). Остальные виды лишайников, отмеченные на арче и орехе, покрывают менее 1 % длины окружности ствола, а некоторые, например *Lecidella euphorea* или *Xanthoria candelaria* Arn. вообще встречаются единично.

ЭПИФИТНАЯ ЛИХЕНОФЛОРЫ ГИССАРСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Гиссарский горно-арчевый заповедник расположен на отрогах Гиссарского хребта Памиро-Алайской горной системы. Климат заповедника континентальный. Средняя температура января —14 °C, июля 22 °C. Среднегодовое количество осадков около 200 мм.

Основной лесообразующей породой заповедника является арча, что следует уже из названия — горно-арчевый. Эпифитная лихенофлора этого заповедника исследовалась нами в 1983 и 1985 гг. на двух видах арчи — арче зеравшанской и арче полушировидной. Количественные сборы проводились также на иве — древесной породе, встречающейся в заповеднике вдоль рек.

В 1983 г. нами выявлено в заповеднике 25 видов эпифитных лишайников [5]. В результате работы, проведенной в 1985 г., этот список увеличился до 37 видов. На данной территории обнаружены только накипные и листоватые жизненные формы лишайников. Наиболее обширно по числу видов представлены лишайники семейств *Physciaceae* (10 видов) и *Lecanoraceae* (7 видов).

Арча полушировидная более обильно заселена лишайниками, чем арча зеравшанская: в первом случае среднее процентное покрытие составляет 2,59 %, во втором — 1,47 %. Однако по числу обнаруженных видов лишайников арча зеравшанская значительно превосходит арчу полушировидную (34 и 19 видов соответственно). Максимальное среднее покрытие ствола арчи дает *Caloplaca subcerata* (Stzbg.) A. Zahlbr. В Гиссарском заповеднике этот вид более или менее одинаково покрывает стволы арчи полушировидной и зеравшанской (0,47 и 0,68 % соответственно). На втором месте по степени покрытия стволов деревьев в заповеднике стоят два вида: *Lecanora hagenii* и *Xanthoria candelaria*. Эти виды лучше растут на арче полушировидной, чем на арче зеравшанской. Виды семейства *Physciaceae*, напротив, несколько лучше растут на арче зеравшанской.

На иве выявлено всего два вида эпифитных лишайников, причем степень покрытия ими ствола дерева крайне мала — 0,34 %.

В целом в эпифитной лихенофлоре Гиссарского заповедника наибольшее покрытие образуют виды семейств *Caloplacaceae*

и *Lecanoraceae*, т. е. виды, имеющие плагиотропный накипный тип строения слоевища.

Приведенные выше данные являются средними по всему заповеднику для дерева определенного вида. Они получены в результате исследований обоих лет. Кроме того, по данным 1983 г. проведен статистический анализ степени покрытия лишайниками стволов арчи зеравшанской и арчи полушиаровидной как в арчевниках смешанного типа, так и в арчевниках только из одного вида арчи. В каждом случае рассчитывалась оценка среднего проективного покрытия лишайниками стволов одной древесной породы (\bar{M}), а также по стандартной методике [2] вычислялась ошибка (m_σ) величины \bar{M} и строились границы доверительных интервалов для уровня значимости $P=95\%: \bar{M}-tm_\sigma < M < \bar{M}+tm_\sigma$, где t — нормированное отклонение от среднего арифметического, M — истинное значение среднего.

В арчевниках из арчи зеравшанской $\bar{M}=0,82\%$, а $m_\sigma=0,19\%$, тогда доверительный интервал: $0,63\% < M < 1,01\%$, а в арчевниках из арчи полушиаровидной: $1,14\% < M < 1,90\%$. Это свидетельствует о достоверности различий в среднем проективном покрытии стволов арчи зеравшанской и арчи полушиаровидной в арчевниках несмешанного типа. Мы считали распределение проективного покрытия на отдельных деревьях близким к нормальному.

Различное покрытие на арче зеравшанской и арче полушиаровидной можно объяснить либо особенностями коры указанных древесных пород, либо климатическими условиями, поскольку ассоциации арчи полушиаровидной и арчи зеравшанской принадлежат к различным высотным поясам. Для выяснения этого вопроса имеет смысл рассмотреть арчевники смешанного типа, в которых эти два вида арчи произрастают совместно и даже образуют гибриды. Арчевники смешанного типа в заповеднике имеются и нами встречены в пределах от 2050 до 2770 м над ур. м. В арчевниках смешанного типа для арчи зеравшанской $\bar{M}=1,82\%$, $m_\sigma=0,53\%$, а для арчи полушиаровидной $\bar{M}=3,51\%$, $m_\sigma=0,85\%$. Вычисление доверительных интервалов показывает, что в первом случае $0,76\% < M < 2,88\%$, а во втором — $1,76\% < M < 5,26\%$. Приведенные данные указывают на недостоверность различий в степени проективного покрытия стволов арчи зеравшанской и арчи полушиаровидной в арчевниках смешанного типа.

Сказанное выше позволяет предположить, что особенности распределения лишайников на ствалах арчи зеравшанской и арчи полушиаровидной в несмешанных арчевниках могут быть обусловлены не различиями в свойствах этих родственных древесных пород, по-видимому, большую роль в данном случае играют разные условия их обитания. Так, арча зеравшанская обычно растет на высоте 1800—2400 м над ур. м., а выше, хотя и встречается, но редко. Арча полушиаровидная, напротив, обычно растет на высоте 2400—2800 м над ур. м. и довольно редко спускается ниже.

СРАВНЕНИЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЭПИФИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ САРЫ-ЧЕЛЕКСКОГО, КОПЕТДАГСКОГО И ГИССАРСКОГО ЗАПОВЕДНИКОВ

Выше изложены результаты обследования эпифитной лихенофлоры трех заповедников Средней Азии. Самое большое разнообразие видов отмечено для Сары-Челекского заповедника — 83. Отчасти это связано с тем, что этот заповедник находится в наименее засушливом районе, отчасти и с большим разнообразием растений-форофитов.

Представляется интересным сравнить заселение лишайниками одинаковых (или близких) пород деревьев-форофитов, растущих в разных районах. Например, орех грецкий обследован нами в двух заповедниках — Сары-Челекском и Копетдагском. В табл. 1 приводятся данные, характеризующие заселение лишайниками стволов ореха в обоих заповедниках: это — число видов, растущих на орехе, а также степень покрытия стволов как доминирующими видами лишайников, так и суммарно всеми видами. К рассматриваемым здесь доминирующим видам лишайников отнесены виды, занимающие по степени покрытия первое и второе места в каждом из заповедников. Таковыми являются *Lecidella euphorea* и *Phaeophyscia orbicularis* в Сары-Челекском заповеднике и *Anaptychia ulotrichoides* и *Phaeophyscia orbicularis* в Копетдагском.

Из табл. 1 видно, что, несмотря на большее разнообразие видов, растущих на стволе грецкого ореха в Сары-Челекском заповеднике, чем в Копетдагском, среднее проективное покрытие стволов в этих двух заповедниках практически одинаково. Совпадает и один из доминирующих видов: *Phaeophyscia orbicularis*, причем даже по степени покрытия (2,48 % в Сары-Челекском заповеднике и 2,19 % в Копетдагском). *Lecidella euphorea*, преобладающая на грецком орехе в Сары-Челекском заповеднике (5,41 % покрытия), в Копетдагском на этой древесной породе присутствует в незначительном количестве (0,35 %). Обратная картина наблюдается для *Anaptychia ulotrichoides* — вида, лидирующего по степени покрытия в Копетдагском заповеднике (6,51 %). В Сары-Челекском заповеднике это один из самых немассовых видов: он покрывает в среднем лишь 0,22 % длины окружности стволов ореха грецкого. В обоих заповедниках на орехе по видовому обилию преобладают

Таблица 1

Обилие видов эпифитных лишайников и среднее покрытие ими стволов ореха грецкого в Сары-Челекском и Копетдагском заповедниках

Заповедник	Число видов	Среднее покрытие (% длины окружности)			
		Все виды лишайников	<i>Lecidella euphorea</i>	<i>Phaeophyscia orbicularis</i>	<i>Anaptychia ulotrichoides</i>
Сары-Челек	40	16,42	5,41	2,48	0,22
Копетдаг	19	17,79	0,35	2,19	6,51

представители семейства *Physciaceae*. Из 19 видов лишайников, растущих на стволе грецкого ореха в Копетдагском заповеднике, 17 растет на орехе и в Сары-Челекском заповеднике, где не обнаружено лишь два вида рода *Lecania*: *L. bullata* Oxp. и *L. Koerberiana* Lahm.

Грецкий орех в Копетдагском заповеднике растет в узких ущельях с повышенной влажностью воздуха. Такие условия благоприятствуют росту эпифитных лишайников. Этим, по-видимому, и объясняется примерное равенство проективных покрытий лишайниками стволов грецкого ореха в Копетдагском и Сары-Челекском заповедниках. В то же время крайняя изолированность и ограниченность мест произрастания грецкого ореха в Копетдагском заповеднике оказывают влияние на формирование структуры эпифитной лихенофлоры, поэтому было бы наивно ожидать полного тождества лихенофлор ореха грецкого из столь удаленных местообитаний.

В связи с этим было бы также интересно сравнить лихенофлоры всех обследованных нами видов арчи (табл. 2). Эта таблица построена аналогично табл. 1 с одним лишь исключением: в ней представлено по одному виду лишайника, занимающего первое место по степени покрытия стволов арчи в каждом из трех заповедников. Так, *Caloplaca subcerata* доминирует на арче каждого вида в Гиссарском заповеднике, *C. juniperina* — в Сары-Челекском и *Anaptychia ulotrichoides* в Копетдагском.

Из табл. 2 видно, что на арче зеравшанской и полушировидной в Сары-Челекском и Гиссарском заповедниках преобладают виды рода *Caloplaca*; в Сары-Челеке это *C. juniperina*, а в Гиссаре — *C. subcerata*, причем в каждом из заповедников наличие одного из этих двух видов практически исключает существование другого. При анализе лихенофлоры арчи туркменской обнаруживается совсем иная закономерность: оба вида рода *Caloplaca*

Таблица 2

Обилие видов эпифитных лишайников и среднее покрытие ими стволов арчи в Сары-Челекском, Гиссарском и Копетдагском заповедниках

Древесная порода	Число видов	Среднее покрытие стволов лишайниками (% длины окружности)			
		Все виды	<i>Caloplaca subcerata</i>	<i>Caloplaca juniperina</i>	<i>Anaptychia ulotrichoides</i>
Арча зеравшанская, Сары-Челек	19	7,11	0	2,83	0,04
Арча зеравшанская, Гиссар	34	1,47	0,47	0,02	0,05
Арча полушировидная, Гиссар	19	2,59	0,68	0,02	0,05
Арча туркменская, Копетдаг	43	6,40	0,27	0,37	1,05

присутствуют примерно в равных количествах, не входя в число лидирующих по степени покрытия видов, а доминирует здесь листоватый лишайник *Anaptychia ulotrichoides*.

Таким образом, хотя арча зеравшанская (а также родственная ей арча полушаровидная), растущая в Гиссарском заповеднике, и отличается по среднему покрытию ствola лишайниками от арчи зеравшанской из Сары-Челека, однако в обоих случаях на стволах этой породы преобладают виды р. *Caloplaca* (см. выше). Второе место по этому показателю в обоих заповедниках занимает один и тот же вид лишайника — *Lecanora hagenii*. Совершенно другая картина наблюдается при рассмотрении лихенофлоры арчи туркменской: по степени покрытия здесь доминирует *Anaptychia ulotrichoides* (как и на орехе грецком в том же регионе — см. табл. 1). Этот вид абсолютно не характерен для арчи из двух других заповедников, на стволах которых он встречается в следовых количествах. Второе место по покрытию в данном случае тоже занимает вид, который в двух других местах присутствует на арче в крайне малых количествах — *Candelariella aurella* (Hoffm.) Zahlbr.

Изложенное выше указывает на существование общих видов-доминант, растущих на орехе грецком в разных местах обитания последнего (Копетдаг и Сары-Челек) и на арче зеравшанской (полушаровидной) в Гиссарском и Сары-Челекском заповедниках. Совершенно отлична по этим показателям арча туркменская. Возможно, это связано со свойствами вида дерева-форофита, а может быть, — с сочетанием свойств вида и ряда других, в частности, климатических особенностей. Однако не следует забывать, что тонкая структура лихенофлоры региона, несомненно, определяется еще и некоторыми другими факторами, например историко-флористическими.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наши исследования эпифитной лихенофлоры трех заповедников СССР, выполненные методом линейных пересечений, содержат количественную информацию о распределении лишайников на стволах ряда древесных пород. Они дополняют имеющиеся сведения о лихенофлоре заповедников и прилегающих к ним районов [1, 7—11].

Поскольку учет эпифитных лишайников во всех регионах проводится нами по единой методике, мы можем сравнить не только видовой состав лишайников-эпифитов или приуроченность вида к определенной древесной породе, но и степень покрытия тем или иным видом (а также совокупностью видов) ствола дерева-форофита в различных регионах.

В настоящей работе содержится характеристика распределения основных (доминирующих) видов эпифитных лишайников Сары-Челекского, Копетдагского и Гиссарского заповедников на 7 древесных породах: ели Шренка, пихте Семенова, арче зеравшанской, арче полушаровидной и арче туркменской, орехе

грецком и яблоне. Проведен также анализ эпифитной лихенофлоры одинаковых или родственных пород деревьев-форофитов из разных мест обитания: ореха грецкого из Сары-Челекского и Копетдагского заповедников и трех видов арчи из всех трех обследованных заповедников.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Джурاء З. Лихенофлора Центрального Копетдага (Туркменистан).—Ашхабад: Балым, 1978. 256 с.
2. Зайцев Г. Н. Методика биометрических расчетов.—М.: Наука, 1973. 256 с.
3. 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.
4. Инсаров Г. Э., Пчелкин А. В. Количественные характеристики состояния эпифитной лихенофлоры заповедников. Сары-Челекский заповедник. Вып. 2.—М., 1983. 86 с.
5. Инсаров Г. Э., Пчелкин А. В. Количественные характеристики состояния эпифитной лихенофлоры заповедников. Гиссарский заповедник.—М., 1985. 38 с.
6. Инсаров Г. Э., Пчелкин А. В. Количественные характеристики состояния эпифитной лихенофлоры Копетдагского и Сюнг-Хасардагского заповедников.—Обнинск, ВНИИГМИ-МЦД, 1986. 92 с.
7. Кудратов И. Лишайники хребта Петра Первого.—В кн.: Материалы VII конференции по споровым растениям Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата: АН КазССР, 1984, с. 333—334.
8. Кудратов И. Лишайники горного Зеравшана.—Душанбе: Дониш, 1985. 111 с.
9. Пчелкин А. В. Лихенологические исследования в Сары-Челекском и Беш-Аральском заповедниках.—В кн.: Материалы VII конференции по споровым растениям Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата, Ин-т ботаники, 1984, с. 336—337.
10. Хабибулина Г. Г. К экологии эпифитных лишайников сложных биогеоценозов из ели Шренка.—В кн.: Структура и динамика биотических компонентов горных экосистем. Фрунзе, ИЛИМ, 1985, с. 84—94.
11. Шкараба Е. М. Эпифитные лишайники в арчевниках Киргизии.—В кн.: Материалы VI конференции по споровым растениям Средней Азии и Казахстана. Душанбе: АН ТаджССР, 1978, с. 298.

COMPARATIVE CHARACTERISTIC OF EPIPHYTIC LICHENOFLORA IN THREE CENTRAL ASIA RESERVES

I. D. Insarova, A. V. Pchiolkin

Moscow State University

The paper presents the results of lichen survey in the Sary-Chelek, Kopetdag and Ghissar Biosphere Reserves along with the characteristic of distribution of dominating epiphytic lichens on the trunks of seven tree species; it analyzes epiphytic lichenoflora of the same or related phorophyte tree species from different habitats.

О ВОЗМОЖНОСТИ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ОЦЕНКИ ВЛИЯНИЯ АТМОСФЕРНЫХ ВЫПАДЕНИЙ ЗАГРЯЗНЯЮЩИХ ВЕЩЕСТВ НА СОСТОЯНИЕ ПОДСТИЛКИ В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

A. E. Кухта

Лаборатория мониторинга природной среды и климата Госкомгидромета и АН СССР

Современные исследования в области оценки влияния антропогенных факторов на лесные экосистемы в основном направлены на изучение состояния биоиндикаторов — лишайников и на процессы первичного продуцирования. Это подчеркивается во внедряемой сейчас в СССР программе мониторинга экосистем суши по биологическим показателям [14]. На это направлены и соответствующие методические усилия [3, 10].

При этом уделяется явно недостаточное внимание другому важнейшему элементу локального биотического круговорота массы и энергии — процессу деструкции мертвого органического вещества. А ведь нарушение этого звена круговорота может иметь не менее серьезные последствия, что и нарушения продукционного процесса.

Можно указать достаточно много антропогенных нагрузок регионального и глобального масштабов, прямо сказывающихся на ходе деструкционных процессов:

- загрязнение почв, связанное с переносом загрязняющих веществ на большие расстояния и осаждением их на почву; особенно существенны в связи с этим осаждающиеся сульфаты и нитраты;
- закисление почв, связанное с выпадением кислотных дождей и таянием подкисленного снега;
- изменение верхнего горизонта подстилки в результате повышенных рекреационных нагрузок и многих факторов механического повреждения лесных почв.

Можно было бы назвать и другие типы нагрузок, но уже связанного достаточно для того, чтобы обратить серьезное внимание на научное обоснование и методическое обеспечение мониторинга деструкционных процессов.

При решении этой задачи можно пойти двумя путями:

- 1) исследовать структуру и систематически измерять параметры основных компонентов процесса деструкции;
- 2) обосновать и систематически изучать состояние какого-либо биологического показателя — индикатора благополучного функционирования всей детритной сети лесной экосистемы.

Проанализируем кратко эти возможности в указанной выше последовательности, а затем более подробно остановимся на методических аспектах второго направления.

СТРУКТУРА ОСНОВНЫХ ДЕСТРУКЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ

Ключевая роль в процессе разложения опада принадлежит ярусу подстилки. Именно здесь происходит очень сложный, многоступенчатый процесс высвобождения элементов минерального питания растений из тех связанных, недоступных

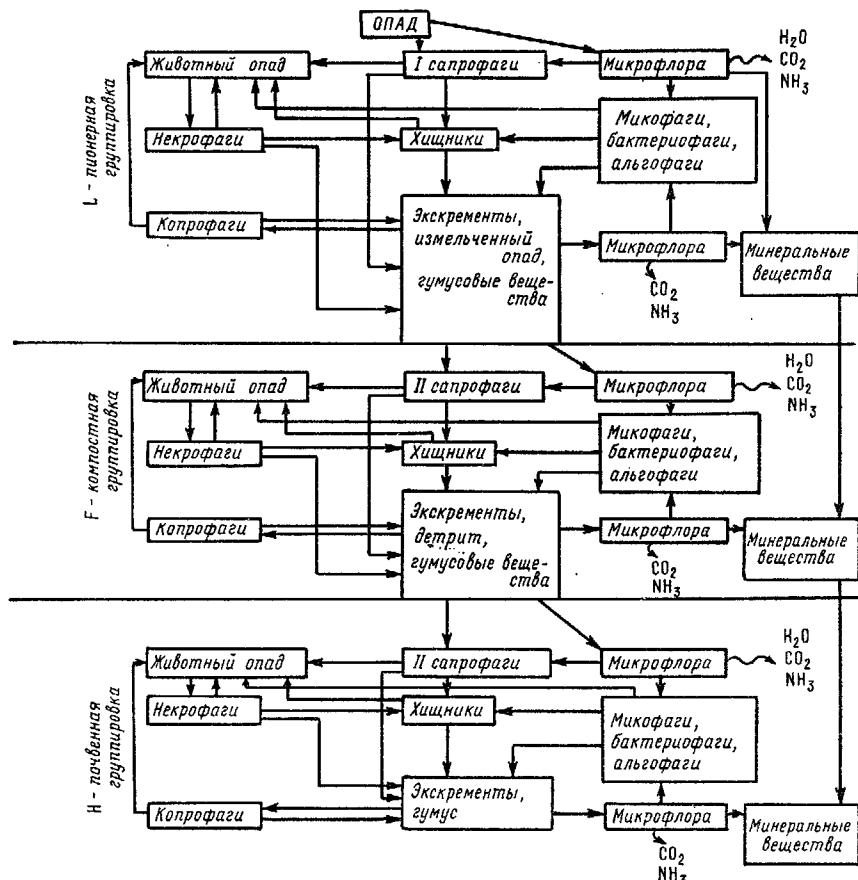


Рис. 1. Схема потоков массы в биоценозе подстилки.

для флоры форм, в которых они присутствуют в опаде. Происходит это главным образом благодаря деятельности подстилочных фауны и микрофлоры [1, 6].

Не претендую на полное отражение реальной картины хода процессов деструкции, которое, по-видимому, сейчас невозможно из-за сложности и недостаточно детальной изученности подстилочного биоценоза, попытаемся все же схематично описать ход процесса деструкции в лесных экосистемах. Такая схема приведена нами на рис 1.

Прокомментируем кратко роль гетеротрофов, которых в процессе деструкции обычно разделяют на две группы. Сначала субстрат — растительный опад заселяют первичные редуценты. Это поверхностные формы слоя *L*, достаточно крупные организмы, склеротизованные, подвижные, пигментированные, с хорошо развитыми глазами. Они изменяют качество детрита, размельчая опад, расщепляя некоторые соединения до промежуточных продуктов, насыщая детрит своими выделениями. Таким образом, они подготавливают субстрат для заселения его организмами, принадлежащими к последующим звеньям детритной цепи.

Следующие стадии процесса протекают в более глубоких слоях подстилки *F* и *H*. Осуществляют их вторичные редуценты — более мелкие, мягкие, непигментированные, зачастую лишенные глаз скважинные формы. Они заселяют субстрат, преобразованный первичными редуцентами, и экскременты последних. Детрит, проходя через кишечник каждого звена редукционной цепи, обогащается микрофлорой и становится более питательным для представителей последующих стадий деструкционного процесса. Выделения животных — активные центры биохимического превращения мертвого органического вещества вследствие деятельности обильной и активной микрофлоры, развитие которой стимулируется в кишечниках гетеротрофов [9].

Таким образом, стратификация, представленная на рис. 1, позволяет разделить беспозвоночных на три экологические группировки:

- пионерный комплекс — первичные редуценты, обитатели слоя *L*;
- компостный комплекс — вторичные редуценты, обитатели слоя *F*;
- почвенный комплекс — вторичные редуценты, обитатели слоя *H* [1, 5].

Естественный процесс сукцессии — последовательного заселения все более деструктурированных форм детрита — идет от пионерного комплекса через компостный к почвенному, от верхних слоев подстилки к глубинным [8].

С точки зрения автора, современные знания не позволяют выделить наиболее важное и чувствительное к антропогенным нагрузкам звено деструкционной цепи, схема которой приведена на рис. 1. Все компоненты системы одинаково существенны, нарушение любого из них может привести к необратимым изменениям в ходе деструкции, к катастрофическому дисбалансу процессов деструкции и продукции [2, 11, 12].

Процесс редукции во всех своих подробностях не может по практическим причинам быть объектом режимных наблюдений в ходе мониторинга. Таким образом, в данном случае возможность практического осуществления мониторинга (возможность 1) следует признать нереализуемой.

ВОЗМОЖНОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ИНДИКАЦИИ

Рассмотрим теперь возможность 2, связанную с биоиндикационным подходом. Для конкретности будем говорить не о лесной экосистеме вообще, а о сосновых-зеленомошниках, где ярус подстилки представлен различными видами эпигейных мхов. Такие признанные индикаторы атмосферного загрязнения, как эпифитные лишайники, прямо подвержены действию загрязняющих атмосферу веществ, которые сорбируются талломом или приходят с ним в контакт, будучи компонентами подкронового стока. Обитатели мохового покрова являются первыми мишениями сухих и влажных выпадений загрязняющих веществ на подстилающую поверхность. Поэтому поиск биологических показателей, по которым можно наиболее эффективно судить об экологической значимости этих потоков из атмосферы на почву, нужно, безусловно, начинать среди обитателей капелек воды между побегами мха. Именно эта среда прежде всего меняет свой химический состав при изменении потоков загрязнения из атмосферы на почву и в наименьшей степени стабилизируется за счет буферных свойств более глубоких горизонтов подстилки.

При выборе индикаторных организмов надо учесть распространность вида, чтобы иметь возможность осуществлять географические сравнения, а также простоту сбора и обработки биологического материала.

Высказанным выше требованиям хорошо отвечают различные виды подстилочных коловраток. Это весьма распространенные, сравнительно просто определяемые организмы-альгофаги, обитающие в моховом покрове. Кроме того, они являются представителями трофического уровня, следующего за уровнем бактерий и водорослей. Как известно, эта группа по численности и биомассе превосходит всех остальных обитателей подстилки и почвы [9], представляя для нас большой интерес. Наблюдение за коловратками дает возможность косвенно оценивать состояние этого трофического уровня. По нашему мнению, они должны служить эффективными индикаторами воздействия осаждающихся на подстилающую поверхность загрязняющих веществ на условия функционирования «деструкционной фабрики», по крайней мере на состояние пионерного комплекса.

Разумеется, однозначность такого рода связей должна быть доказана специальными исследованиями, но для их проведения нужны тестовые методические и научные съемки. К их описанию мы сейчас и переходим.

МЕТОДИКА СБОРА И ОБРАБОТКИ ПОЛЕВОГО МАТЕРИАЛА

Для отбора образца используется металлическая рамка 5×5 см. Мх, покрываемый этой рамкой, собирается и упаковывается в полиэтиленовые мешки с указанием номеров квартала,

выдела, пробной площадки и номера образца в пределах данной площадки. При транспортировке образцы хранятся при возможно более низких температурах; в стационарных условиях материал содержится в морозильных камерах (не только коловратки, но и другие подстилочные беспозвоночные хорошо сохраняются при низких температурах).

Камеральная обработка образцов состояла в подсчете имеющихся в них организмов.

Существует много методик извлечения микрофлоры из субстрата (например, метод водных воронок [7]). Как правило, они обеспечивают высокую точность учета абсолютной численности беспозвоночных. Однако эти методики довольно трудоемки и требуют значительного количества лабораторного оборудования — посуды, штативов, воронок, ламп, а также стабильного освещения. Все это обременительно и не всегда возможно в полевых условиях.

Поскольку экологический мониторинг направлен на учет изменений состояния подстилки, на оценку антропогенных трендов, мы решили определять не абсолютную, а относительную численность коловраток.

Объем мха промывается 100 мл воды при энергичном перемешивании; вода сливаются в специальную посуду. В полученной водной вытяжке под бинокуляром счетным методом в камере Богурова определяется количество коловраток, извлеченных таким образом из субстрата.

Эта операция повторяется дважды, поскольку по соотношению обилия организмов в первой и второй вытяжках можно ориентировочно оценить абсолютную численность организмов в пробе при помощи специальной математической процедуры.

Камеральная обработка одного образца, включающая промывку пробы мха и подсчет коловраток, требует затрат времени порядка 0,5—1,5 ч.

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ПРОБНОГО ПОЛЕВОГО ОБСЛЕДОВАНИЯ

В специальной литературе практически отсутствуют данные о численности и пространственно-временном распределении подстилочных коловраток, не говоря уже о корреляции этих показателей со значением pH среды их обитания и показателями загрязнения. Нами была предпринята попытка определить эти параметры на основе предложенного выше методического подхода.

В сентябре 1987 г. было проведено полевое обследование обилия коловраток в сосняках-зеленомошниках на территории Литовской ССР. Исследовались только сосняки с *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. в моховом покрове.

В качестве первого биополигона был использован Национальный парк Литовской ССР, расположенный на территориях Игналинского и Утенского районов республики, а точнее — его

резерватная зона, имеющая специальный природоохранный режим. В настоящее время эта территория — один из фоновых биополигонов Госкомгидромета СССР в северо-западном регионе страны: она находится в условиях, соответствующих фоновому уровню загрязнения для этого региона.

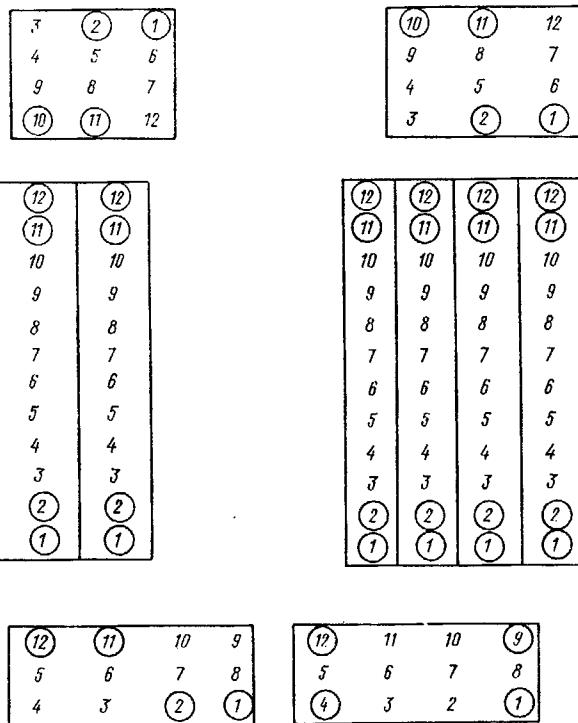


Рис. 2. Схема расположения лесоэкологических пробных площадок на первом биополигоне в Национальном парке Литовской ССР.

Кружками отмечены площадки, на которых отбирались образцы мха.

В качестве второго биополигона был использован комплекс пробных площадей в сосняках-зеленомошниках вблизи завода по производству азотных удобрений (г. Йонава), в выбросах которого в повышенных по сравнению с фоном количествах присутствуют, в частности, SO_2 , NO_3 , NH_3 — весьма широко распространенные загрязняющие вещества.

Схема расположения пробных площадок в Национальном парке ЛитССР приведена на рис. 2, а в окрестностях г. Йонавы — на рис. 3.

На обоих биополигонах ранее работала лесоэкологическая экспедиция кафедры лесоустройства Литовской сельскохозяйственной

академии, которая заложила и произвела таксацию пробных площадок в сосняках-зеленомошниках. Номера пробных площадок на рис. 2, 3 и в табл. 1 даны по материалам работ этой экспедиции.

Общий объем материала — 98 образцов, причем на каждой из пробных площадок отбиралось 2 образца, чтобы обеспечить при последующей статистической обработке возможность проведения дисперсионного анализа. Для промывания образцов использовалась вода с $\text{pH}=6,9$.

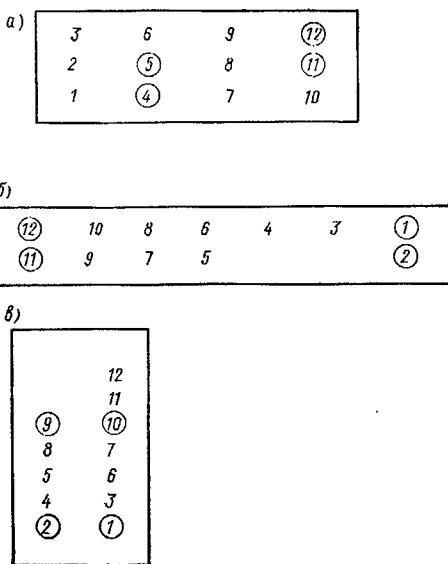


Рис. 3. Схема расположения лесоэкологических пробных площадок на втором биополигоне в окрестностях г. Йонава.

В пробах обнаружено два близких по экологии вида — *Philodina cristata* Donner, 1949 и *Adineta vaga* (Davis, 1873). Нами определялась численность смеси обоих видов.

Результаты определения численности коловраток в двух последовательных вытяжках, а также результаты измерения pH приведены в табл. 1.

В табл. 1 образцы 1—78 были взяты на территории Национального парка ЛитССР (биополигон 1) (см. рис. 2), остальные — на втором биополигоне в окрестностях завода по производству азотных удобрений (г. Йонава). Из них 7 образцов с номерами 78—84 взяты в лесничестве Вяпрай, квартал 90, выдел 11, расстояние до комбината 20 км (рис. 3 а); 7 образцов с номерами 85—91 взяты в лесничестве Ажуолинес, квартал 111, выдел 14, расстояние до комбината 10 км (рис. 3 б); 7 образцов с номерами 92—98 взяты в лесничестве Ажуолинес, квартал 24, выдел 7, расстояние до комбината 6 км (рис. 3 в).

Таблица 1

Количественные показатели пространственного распределения смеси видов коловраток *P. cristata* и *A. vaga* на пробных площадях и характеристика кислотности среды

№ п/п	Квартал	Выдел	Пробная площадка	Образец	Количество коловраток		рН 1-й вытяжки
					1-я вытяжка	2-я вытяжка	
1	52	19	1	1	24	33	6,2
2	52	19	1	2	141	43	6,2
3	52	19	2	1	11	3	6,8
4	52	19	2	2	31	18	6,6
5	52	19	11	1	42	14	6,2
6	52	19	11	2	141	43	6,2
7	52	19	12	1	19	6	6,9
8	52	19	12	2	56	21	6,8
9	52	20	12	1	113	35	6,8
10	52	20	12	2	35	30	6,8
11	52	20	11	1	18	11	6,9
12 *	52	20	11	2	45	—	6,2
13	52	20	2	2	55	29	6,5
14	52	20	2	2	35	9	6,4
15	52	20	1	1	2	4	6,7
16	52	20	1	2	49	29	6,5
17 *	53	17	1	1	45	8	—
18	53	17	1	2	67	28	6,7
19	53	17	2	2	113	53	6,7
20	53	17	2	2	57	23	6,6
21	53	17	11	1	39	30	6,6
22	53	17	11	2	28	14	6,7
23	53	17	12	1	32	12	6,3
24	53	17	12	2	91	49	6,4
25	53	18	12	1	33	9	6,6
26	53	18	12	2	23	23	6,6
27	53	18	11	1	46	41	7,0
28	53	18	11	2	46	29	6,9
29	53	18	2	1	47	26	6,7
30	53	18	2	2	17	12	7,0
31	53	18	1	1	76	26	7,1
32	53	18	1	2	86	82	6,8
33	53	19	1	1	47	48	6,7
34	53	19	1	2	141	48	6,8
35	53	19	2	1	44	21	6,5
36	53	19	2	2	29	6	6,5
37	53	19	11	1	39	11	6,9
38	53	19	11	2	41	31	6,8
39	53	19	12	1	21	6	6,7
40	53	19	12	2	21	26	7,6
41	53	20	12	1	12	5	6,6
42	53	20	12	2	1	0	6,9
43	53	20	11	1	3	3	6,9
44	53	20	11	2	6	10	6,6
45	53	20	2	1	63	41	6,4
46	53	20	2	2	73	9	6,4
47	53	20	1	1	43	28	6,8
48	53	20	1	2	0	0	6,8
49	29	32	1	1	0	2	6,9

№ п/п	Квартал	Выдел	Пробная площадка	Образец	Количество коловраток		рН 1-й вытяжки
					1-я вытяжка	2-я вытяжка	
50	29	32	1	2	0	0	6,6
51	29	32	11	1	184	54	6,6
52	29	32	11	2	87	19	6,95
53	29	32	12	1	68	54	6,4
54	29	32	12	2	70	33	6,5
55	29	33	1	1	2	5	6,6
56	29	33	1	2	10	0	6,7
57	29	33	4	1	3	0	6,6
58	29	33	4	2	3	2	6,4
59	29	33	12	2	0	0	6,9
60	29	33	9	1	0	0	7,1
61	29	33	9	2	0	0	6,5
62	54	16	1	1	127	13	6,6
63	54	16	1	2	25	3	6,5
64	54	16	2	1	53	39	6,6
65	54	16	2	2	46	8	6,7
66	54	16	10	1	41	21	6,7
67	54	16	10	2	31	29	6,9
68	54	16	11	1	78	26	6,7
69	54	16	11	2	52	19	6,5
70	54	13	1	1	71	13	7,0
71	54	13	1	2	35	17	6,4
72	54	13	2	1	71	48	7,0
73	54	13	2	2	55	14	6,8
74	54	13	10	1	14	0	6,7
75	54	13	10	2	33	24	6,9
76	54	13	11	1	62	29	6,5
77	54	13	11	2	49	9	7,1
78	90	11	4	1	22	6	7,0
79	90	11	4	2	34	16	6,7
80	90	11	5	1	44	43	6,9
81	90	11	5	2	27	14	6,9
82	90	11	11	1	2	0	6,9
83	90	11	11	2	2	0	6,7
84	90	11	12	2	2	3	6,9
85	111	14	1	2	28	10	7,0
86	111	14	2	1	56	29	6,9
87	111	14	2	2	27	20	6,9
88	111	14	11	1	73	11	6,9
89	111	14	11	2	0	0	6,8
90	111	14	12	1	82	9	7,2
91	111	14	12	2	46	23	6,9
92	24	7	1	1	52	35	6,9
93 *	24	7	1	2	33	24	—
94	24	7	2	2	1	0	7,1
95	24	7	9	1	27	7	6,8
96	24	7	9	2	39	11	7,1
97	24	7	10	1	13	12	7,0
98	24	7	10	2	24	29	6,9

* Вследствие сбоев в процессе обработки для образца 12 измерено лишь общее количество особей в двух последовательных вытяжках (приведено в шестой графе); а для образцов 17 и 93 не проведено измерение рН вытяжки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Баланс продукции и деструкционных процессов в экосистемах суши — один из важнейших показателей их устойчивости — подвергается антропогенному воздействию регионального и глобального масштабов, в том числе атмосферных выпадений загрязняющих веществ.

В биотическую подпрограмму фонового мониторинга состояния природной среды желательно наряду с показателями, характеризующими продуктивность, включить и изучение параметров процессов деструкции опада. В лесных экосистемах наиболее существенные деструкционные процессы происходят в ярусе подстилки, что делает актуальным систематические измерения параметров ее состояния.

Сложность, многозначность и многоступенчатость процессов деструкции мертвого органического вещества, недостаточность знаний о количественных характеристиках потоков и их взаимосвязях на данном этапе не позволяет выделить их главное звено для осуществления систематических измерений по программе мониторинга.

В настоящее время перспективным является выбор биотического показателя — индикатора благополучия тех условий, в которых работает «деструкционная фабрика» в ярусе подстилки. В качестве такого показателя, вероятно, можно использовать коловраток *A. vaga* и *P. cristata*, широко распространенные виды подстилочных беспозвоночных. Методика сбора и камеральной обработки полевого материала опробована при обследовании сосняков — зеленомошников в ЛитССР с мхом *Pleurozium schreberi* в ярусе подстилки. По нашему мнению, предложенная методика эффективна и легко применима на практике, а собранный материал обладает структурой, достаточной для проведения статистического анализа, обилия и пространственного распределения исследуемого вида. Автор приносит благодарность канд. сель.-хоз. наук Р. А. Юкнису за предоставленную возможность использовать в работе пробные площадки Литовской сельскохозяйственной академии, внимание и помощь в работе и д-ру биол. наук Л. А. Кутиковской за определение организмов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гиляров М. С. Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше.— М.: Наука, 1970.
2. Гиляров М. С. Почвенные беспозвоночные и промышленные загрязнения.— Минск: Наука, 1982.
3. Инсаров Г. И., Инсарова И. Д. Лишайники в условиях фонового загрязнения атмосферы двуокисью серы.— В сб.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1986, т. 9, с. 242—259.
4. Методологические аспекты осуществления фонового мониторинга состояния биоты суши/Ю. А. Израэль, Л. М. Филиппова, Г. Э. Инсаров, Ф. Н. Семевский, С. М. Семенов.— В сб.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.; Гидрометеоиздат, 1986, т. 9, с. 8—22.

5. Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР.—Л.: Гидрометеоиздат, 1977.
6. Стригanova B. P. Питание почвенных сапрофагов.—М.: Наука, 1980.
7. Стригanova B. P., Гиляров M. C. Количественные методы в почвенной зоологии.—М.: Наука, 1987.
8. Чернова Н. М. Экологические сукцессии при разложении растительных остатков.—М.: Наука, 1977.
9. Штина Э. А. Взаимодействие водорослей и беспозвоночных в почве.—В сб.: Разложение растительных остатков в почве. М.: Наука, 1985, с. 90—105.
10. Юкис Р. А. Унификация лесозоологических исследований в биосферных заповедниках.—В сб.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, т. 7, с. 138—152.
11. Bengtsson G., Rundgrass S. Ground-living invertebrates in metal-polluted forest soils.—Ambio, 1983, v. 13, N 1, p. 29—33.
12. Hagvar S. Effects of liming and artificial acid rain on *Collembola* and *Protura* in coniferous forests.—Pedobiologia, 1984, v. 27, N 5, p. 341—354.

ON THE POSSIBILITY OF BIOLOGICAL ASSESSMENT OF THE EFFECT OF ATMOSPHERIC POLLUTANT DEPOSITION ON THE STATE OF LITTER IN FOREST ECOSYSTEMS

A. E. Kukhta

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

The paper considers the possibility of a biological indication of the state of detrital litter.

Choice of indicator-organisms *A. vaga* and *P. cristata* is substantiated and method for data collection and processing is suggested. Green moss-pine forests have been examined in two biotest sites: in the Lithuanian National Park, and near "Azot" mill (Jonava). Data on relative numbers of the chosen species and pH of the moss litter environment in trial sites of the examined biotest sites are presented.

РЕГУЛИРОВАНИЕ ЭКОСИСТЕМАМИ СУШИ ВОДООБМЕНА С АТМОСФЕРОЙ

A. A. Минин

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

ПОСТАНОВКА ЗАДАЧИ

Поверхность суши в теплое время года представляет собой активно функционирующий почвенно-растительный покров, обладающий как инерционными свойствами интегрирования влаги за счет ее связывания в почво-грунтах, так и специфическими биологическими способами регулирования водообмена с атмосферой, обусловленными жизнедеятельностью отдельных растений и растительных сообществ. Известно, что отдельные растения, растительные сообщества, в целом экосистемы имеют в природе определенные гидрологические функции, влияя на характер стока, испарения и в некоторой степени осадков [2, 5, 16, 19], а вся поступающая в атмосферу влага (через транспирацию, испарение с почвы под пологом растений, испарение задержанных пологом осадков) является в конечном итоге функцией их состояния. Поэтому можно полагать, что растительный покров суши, как наиболее активная и деятельная ее часть в теплое время года, состоящий из отдельных особей, сообществ и экосистем, будет обладать не только суммой количественных признаков и свойств, но и, как единая целостная система, приобретет новое качество в своей способности регулировать водообмен.

Цель данной работы — на основе статистического анализа многолетних распределений сумм осадков и испарения выявить различия в проявлении гидрологических, водорегулирующих свойств лесных, естественных травяных и агрокосистем на локальном и региональном уровнях, рассмотреть их связь с характером вегетационного развития сообществ.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Использовались данные многолетних режимных наблюдений за осадками и испарением с суши 6 воднобалансовых станций: Валдайской, расположенной в средней тайге, Подмосковной (южная тайга), Болховской (лесостепь), Нижнедевицкой (лесостепь), обсерватории Каменная Степь (степная зона), Приморской (широколиственные леса и редколесья) [8—13, 18, 19]. Проводился анализ водообмена между лесом и атмосферой, под пологом леса,

между травянистыми сообществами (естественными и культурными) и атмосферой.

Водорегулирующие свойства экосистем оценивались по значению показателя регулирования водообмена (ПРВ) [6], представляющего собой соотношение изменчивостей осадков и испарения при определенной обеспеченности (вероятности превышения):

$$\text{ПРВ}_p = \frac{\delta X_p}{\delta E_p} = \frac{X_p - X_{100-p}}{E_p - E_{100-p}},$$

где p — обеспеченность (%), δ — изменчивость, X — количество осадков за месяц (мм), E — суммарное испарение за месяц (мм).

Для получения значений изменчивостей необходимо выяснить характер распределений рядов осадков и испарения, определить их принадлежность к определенному теоретическому распределению и рассчитать основные статистические параметры и вероятностные значения признаков. Приняв гипотезу о принадлежности эмпирических распределений месячных сумм осадков и испарения к теоретическому распределению Пирсона III типа, мы провели анализ рядов по методу выпрямляющих координатных сеток [4], позволяющему получать достоверные результаты при обработке относительно коротких, порядка 15 лет, рядов. Расчеты проводились следующим образом. Значения признаков располагались в порядке убывания. Для каждого члена ряда рассчитывалась его обеспеченность по формуле

$$p = \frac{n}{m+1} \cdot 100,$$

где n — номер члена в ряду, m — количество членов в ряду.

Обработка ранжированных временных рядов заключалась в подборе вероятностных сеток распределения Пирсона III типа с фиксированным значением коэффициента асимметрии (C_s), на которых выпрямлялась кривая эмпирических значений, и уже с нее снимались значения признаков (квантили) при стандартных обеспеченостях 99, 95, 80, 20, 5 и 1 %. Разность соответствующих квантилей ($X_p - X_{100-p}$) представляет собой статистическую изменчивость (δX_p), т. е. средний размах колебаний значений признаков (осадков или испарения) за интервал времени, определяемый обеспеченностью p .

Для расчета ПРВ на равнинную территорию СССР, включающую ЕТС, Западную Сибирь и Казахстан между 70 и 46° с. ш. и 20 и 96° в. д., использовались материалы по распределению месячных полей осадков, испарения и коэффициентов вариации их многолетних распределений из [2, 20]. Данные об осадках и испарении снимались с карт среднемесячных значений (за период с мая по сентябрь) на 2-градусную сетку и приводились на середину квадрата (т. е. в узлах сетки с нечетными градусами). Ошибка снятия составила ± 2 мм. Аналогичная операция проводилась с коэффициентом вариации (C_v), ошибка снятия которого с карт и графиков составила $\pm 0,1$.

Используя установленную при анализе на локальном уровне и известную в литературе принадлежность эмпирических распределений месячных сумм осадков [20] и испарения к теоретическому распределению Пирсона III типа и полученное соотношение $C_s = 2C_v$, авторы рассчитывали квантили осадков и испарения в 2-градусных квадратах при обеспеченностях 20 и 80 % по таблицам из [3]. Выбор обеспеченности 20 % обусловлен тем, что при этом минимизируется возможная ошибка в вычислении квантилей от недоучета точных значений соотношения C_s/C_v в каждом квадрате.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В табл. 1 приведены обобщенные за вегетационный период значения основных статистических параметров и рассчитанных для разных обеспеченностей значений осадков и испарения. Для рядов осадков среднемесячное значение C_s равно 1,0; $C_v = 0,61$; $C_s/C_v = 1,7$, а для рядов месячных сумм испарения — соответственно 0,6; 0,32 и 1,9. Таким образом, для распределений месячных сумм осадков и суммарного испарения в целом выполняется соотношение

$$C_s = 2C_v.$$

Обращает на себя внимание тот факт, что значения C_s и C_v для испарения примерно в два раза меньше значений соответствующих параметров для осадков (особенно на открытых местах, не под пологом леса). Экосистема как бы «стремится нормализовать» процесс водообмена, приближая его по характеру к нормальному распределению Гаусса и снижает изменчивость выходного потока.

Различаются эти параметры и во внутригодовом ходе (табл. 2).

Если распределение осадков наиболее асимметрично в августе, причем разница в C_s с минимальным значением в мае составляет 0,9, то распределение испарения наиболее асимметрично в сентябре, а разница с минимальным значением в мае составляет 0,5. Еще нагляднее перепады в сезонном ходе C_v : для рядов осадков наибольшая разница равна 0,20, для испарения — 0,09.

Анализ табл. 1 показывает, что в среднем за теплый сезон лес получает осадков больше, чем соседний луг: в условиях Валдая на 13 мм, Болхова — на 35 мм. Испарение леса на Валдае за сезон на 21 мм больше испарения луга, причем в мае испарение леса на 8 мм меньше (наши расчеты подтвердили выводы С. Ф. Федорова [19] и высказанное им предположение о влиянии на испарение различий в характере вегетационного развития между лесом и лугом).

Но анализ распределений осадков и испарения позволяет глубже понять механизм водообмена в экосистемах. Так, лес на

Валдае получает больше осадков при больших обеспеченностях (20—99 %), т. е. в относительно засушливые и близкие к нормальным по условиям увлажнения годы. В сильно переувлажненные годы (при 1 %-ной обеспеченности, когда осадков может выпасть больше только 1 раз за 100 лет), лес получает на 38 мм меньше осадков, чем луг. В данном случае это связано скорее с особенностями рельефа и экспозиции склонов, чем с различиями в растительном покрове. Так, лог Усадьевский размером $0,8 \times 0,45$ км вытянут с севера на юг и склоны его имеют преимущественно западную и юго-западную ориентацию (средний уклон 76 %). Лог Таежный размером $0,9 \times 0,5$ км² с уклоном 85 % имеет преимущественно северо-восточную экспозицию [9, 19]. И именно в годы с большим количеством осадков, обусловленных, как правило, активным западным переносом, и сказываются различия в экспозиции склонов. В Болхове при всех обеспеченностях лес получает осадков больше, чем степь, а минимальная разница наблюдается в относительно нормальные по увлажненности годы (20 и 80 %).

Особенно ярко водорегулирующая роль леса проявляется при анализе испарения. Так, если при обеспеченности 1 % (переувлажнение) на Валдае испарение леса и луга практически одинаково, то по мере увеличения обеспеченности разница в суммах испарения возрастает и в засушливые годы (99 %) испарение леса за сезон на 39 мм больше испарения луга.

Характерно, что значения испарения E_1 и E_{99} в целом находятся в пределах значений осадков X_5 и X_{95} , т. е. значения испарения, которые отмечаются один раз в 100 лет (как максимальные, так и минимальные) не превышают сумм осадков, отмечающихся один раз в 20 лет. Выход за X_5 наблюдается в Нижнедевицке (E_1 и E_5) и в Каменной Степи (E_1), но здесь минимальные суммы испарения за весь 100-летний период всегда превышают, как и на Валдае, значения X_{80} , что свидетельствует о хорошей приспособленности данных экосистем к засушливым условиям. Изменчивость испарения всегда ниже соответствующей изменчивости осадков.

На Приморской станции на фоне очень высокой изменчивости осадков изменчивость испарения относительно невысока. Минимальна она при всех обеспеченностях в целинной экосистеме, близка к ней по значениям изменчивость испарения с яровой пшеницей. В засушливые годы испарение с различных угодий примерно одинаково, а во влажные экосистемы четко разделяются по степени его активности: меньше испаряют целина и яровая пшеница, больше — клевер и соя.

На рис. 1 показан внутригодовой ход ПРВ₂₀ в разных экосистемах. При его анализе важно учитывать, что ПРВ имеет критериальное значение. Так, если экосистема не оказывает влияния на прохождение потока влаги, то изменчивость адекватного выходного параметра (испарение) не изменится и ПРВ=1. При ПРВ≠1 экосистема либо сужает размах колебаний входного сигнала при «пропускании» его через себя, проявляя регулирующие свойства,

Таблица 1

Параметры многолетних распределений месячных сумм осадков и испарения, обобщенные за вегетационный период

Ряд, число лет	\bar{C}_s	$\sum_{\text{мм}}$	\bar{C}_v	Значения признаков (сумма (мм) за 5 месяцев) при различной обеспеченности					Разность квантилей, мм			ПРВ (среднее за сезон)				
				1 %	5 %	20 %	80 %	95 %	99 %	1 %	5 %	20 %	1 %	5 %	20 %	
Валдай, еловый лес																
22	0,7	365	0,47	892	647	498	229	132	73	749	542	269	100	2,83	2,89	2,79
19	0,5	408	0,15	562	509	455	355	316	287	275	193	100	2,83	2,89	2,79	
Валдай, под пологом елового леса																
19	1,2	268	0,50	701	528	357	138	88	61	640	440	219	42	5,52	5,44	5,35
19	0,9	129	0,21	198	174	147	105	91	89	109	83	42	5,52	5,44	5,35	
Валдай, луг, поле																
22	0,8	352	0,50	860	675	489	204	118	62	798	557	285	115	2,56	2,57	2,52
19	0,4	387	0,20	563	503	445	330	283	248	315	220	115	2,56	2,57	2,52	
Подмосковная станция, под пологом бересклетового леса																
27	1,3	252	0,71	768	620	404	110	48	29	739	572	294	91	3,38	3,22	3,42
27	1,2	124	0,46	290	238	166	75	48	34	256	190	91	3,38	3,22	3,42	
Подмосковная станция, многолетние травы																
18	1,0	354	0,67	1083	794	521	166	65	28	1055	729	355	136	2,89	2,85	2,67
18	0,4	313	0,26	498	443	382	246	182	128	370	261	136	2,89	2,85	2,67	
Болховская станция, под пологом смешанного леса																
16	1,2	285	0,70	865	643	424	127	55	20	845	588	297	241	1,35	1,30	1,24
16	0,6	289	0,52	654	531	408	167	75	27	627	456	241	241	1,35	1,30	1,24

17	0,9	333	0,67	1030	749	499	151	54	24	1006	695	348	231	1,61	1,57	1,55
16	0,6	361	0,42	687	587	477	246	138	62	625	449	231	1,61	1,57	1,55	
Болховская станция, поляна в лесу																
21	0,9	298	0,64	835	636	442	142	38	11	824	598	300	2,10	2,16	2,23	
20	0,6	316	0,33	495	453	402	245	145	74	421	308	157	2,10	2,16	2,23	
24	1,0	268	0,63	750	576	388	126	47	7	743	529	262	1,42	1,42	1,39	
24	0,6	370	0,33	706	587	465	267	198	152	554	389	198	1,42	1,42	1,39	
Каменная степь, целина																
25	1,4	224	0,67	721	515	327	106	47	21	700	468	221	1,72	1,64	1,40	
25	0,6	311	0,33	579	485	392	222	157	109	470	328	170	1,72	1,64	1,40	
Приморская станция, осадки																
16	1,0	504	0,58	1421	1062	717	249	125	44	1377	937	468	—	—	—	
15	0,5	403	0,28	733	584	493	309	236	178	555	348	184	2,90	2,89	2,72	
Приморская станция, яровая пшеница																
16	0,3	399	0,30	691	599	498	302	209	136	555	390	196	2,61	2,53	2,42	
Приморская станция, клевер																
15	0,8	469	0,38	951	772	606	331	228	145	806	544	275	1,66	1,67	1,68	
Приморская станция, соя (июнь—сентябрь)																
14	0,7	387	0,25	740	605	480	285	219	168	572	386	195	2,25	2,27	2,24	

При меч аи е. Σ — сумма среднемесячных значений осадков и испарения за период май—сентябрь; данные в первой строке — распределение осадков, во второй — испарения.

и тогда $\text{ПРВ} > 1$, либо усиливает размах колебаний ($\text{ПРВ} < 1$), дисбалансируя водообмен в системе осадки—испарение.

Первое, что характерно для ПРВ исходя из анализа данных табл. 1 и рис. 1, это колебание его значений около 2 с некоторым понижением с севера на юг и с повышением в течение вегетационного периода. Средние за сезон значения показателя в лесных и

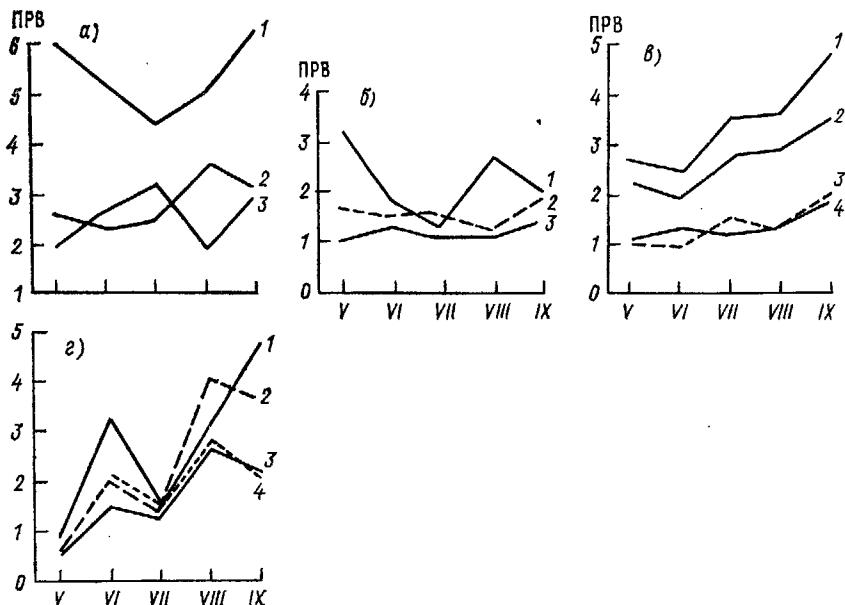


Рис. 1. Внутригодовой ход ПРВ_{20} в различных экосистемах.

а — Валдай: 1 — под пологом леса, 2 — лес, 3 — луг; б — Болхов: 1 — целина, 2 — поляна в лесу, 3 — под пологом леса; в — Подмосковная станция: 1 — под пологом леса, 2 — луг, 3 — Каменная Степь, целина, 4 — Нижнедевицкий, целина; г — Приморская станция: 1 — целина, 2 — яровая пшеница, 3 — клевер, 4 — соя.

травянистых экосистемах составляют: $\text{ПРВ}_{20} = 2,15$; $\text{ПРВ}_5 = 2,22$; $\text{ПРВ}_1 = 2,23$. Это свидетельствует о том, что если в периоды с относительно невысокими перепадами условий увлажнения экоси-

Таблица 2

Внутригодовая динамика C_s и C_v

Месяц	Осадки			Испарение		
	C_s	C_v	C_s/C_v	C_s	C_v	C_s/C_v
V	0,7	0,56	1,3	0,4	0,27	1,5
VI	0,9	0,62	1,5	0,6	0,30	2,0
VII	1,1	0,52	2,1	0,5	0,31	1,6
VIII	1,6	0,72	2,2	0,6	0,36	1,7
IX	0,9	0,64	1,4	0,9	0,36	2,5

стемы, особенно лесные, еще не в полной мере активизируют свои регулирующие функции, то в экстремальных ситуациях, отмечающихся один раз в 20 или 100 лет (по увлажнению), они в максимальной степени «концентрируют» свои возможности, направленные на ослабление неблагоприятных воздействий, повышение сопротивляемости и в конечном итоге на выживание.

На Валдае средние за сезон значения ПРВ леса при всехобеспеченностях несколько выше, чем у луга, но во внутригодовых ходах наблюдаются некоторые особенности: если максимум значений ПРВ луга приходится на период июнь—июль, когда формируется полноценное травянистое сообщество, то пик ПРВ леса сдвинут на июль—август, когда заканчивается в основном прирост листвы, ствола и корней деревьев, развивается подрост и напочвенный ярус. Таким образом, прослеживается явная связь между степенью проявления водорегулирующих свойств и стадией вегетационного развития экосистемы.

ПРВ сообществ под пологом елового леса (Валдай), березового (Подмосковье) и смешанного (Болхов) различаются как по абсолютным значениям, так и по характеру внутригодовых изменений. Еловый лес формирует влажный, довольно стабильный микроклимат у земли, что и обуславливает высокие значения ПРВ, особенно в крайние месяцы (май и сентябрь), когда испарение под пологом очень мало. Внутригодовой ход ПРВ под пологом березового леса практически параллелен ходу ПРВ луга. В смешанном лесу в Болхове значения ПРВ чуть больше единицы, внутригодовой ход выражен слабо. Это обусловлено, на наш взгляд, тем, что при относительно слабом развитии напочвенного покрова в лесу по сравнению с соседним степным участком и достаточном обеспечении энергией, необходимой для испарения, регулирование водообмена под пологом незначительное.

На внутригодовой ход ПРВ существенное влияние оказывает антропогенный фактор, заключающийся в уничтожении растительного сообщества как раз на высшей стадии его развития (уборка урожая, выкосы в период цветения и созревания), когда наиболее сильно проявляются водорегулирующие функции экосистем. Особенно это заметно на культурных сообществах (рис. 1 г), когда отторжение надземной фитомассы в июле снижает ПРВ до значений чуть более единицы, т. е. водорегулирующие функции практически утрачиваются. Эта же особенность, хотя и не в такой яркой форме, проявляется и в севооборотах ПРВ естественных травянистых экосистем (см. рис. 1). Характерно также, что значения ПРВ целины в Приморье при всехобеспеченностях выше ПРВ сельхозугодий. В порядке снижения ПРВ экосистемы здесь располагаются следующим образом: целина (естественный травостой), яровая пшеница, соя, клевер. В среднем за сезон ПРВ целины в 1,3 раза выше значений ПРВ сельскохозяйственных угодий.

Переходя к анализу роли наземных экосистем в водообмене с атмосферой на региональном уровне, следует отметить, что

наибольшие перепады в обеспечении осадками в среднем за вегетационный сезон испытывают лесные экосистемы (рис. 2). Севернее и южнее лесной зоны изменчивость осадков заметно снижается. Повышенная изменчивость характерна для возвышенных и горных областей, но это обусловлено в основном их стимулирующим

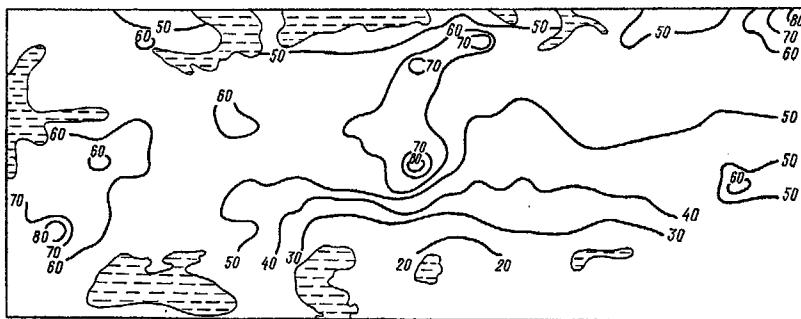


Рис. 2. Среднемесячная изменчивость количества осадков δX_{20} (мм) за вегетационный сезон.

влиянием на выпадение осадков. Такой режим обеспечения влагой лесов должен был обусловить развитие у них более совершенного по сравнению, например, со степными экосистемами механизма адаптации к таким условиям.

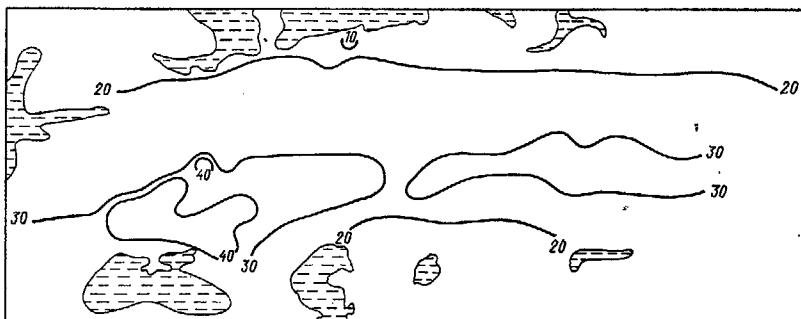


Рис. 3. Среднемесячная изменчивость испарения δE_{20} (мм) за вегетационный сезон.

И одним из основных механизмов является способность экосистемы влиять на характер прохождения внешнего сигнала через систему и формировать выходной поток с определенными параметрами. Так, среднемесячная изменчивость испарения за вегетационный период (рис. 3) в лесах значительно меньше, чем в экосистемах степной и лесостепной зон, где изменчивость испарения максимальна.

Распределение значений ПРВ, отражающего водорегулирующие свойства подстилающей поверхности, показаны на рис. 4.

Первая особенность в его распределении, характерная и для географии большинства геофизических параметров, — это преобладание широтной зональности над меридиональной. Но здесь распределение градиентов показателя по меридианам неравномерное. Относительно гладкие поля ПРВ характерны для двух крупных природных зон: лесной с $\text{ПРВ} = 2,0 \dots 3,0$ (среднее в 95 %-ном

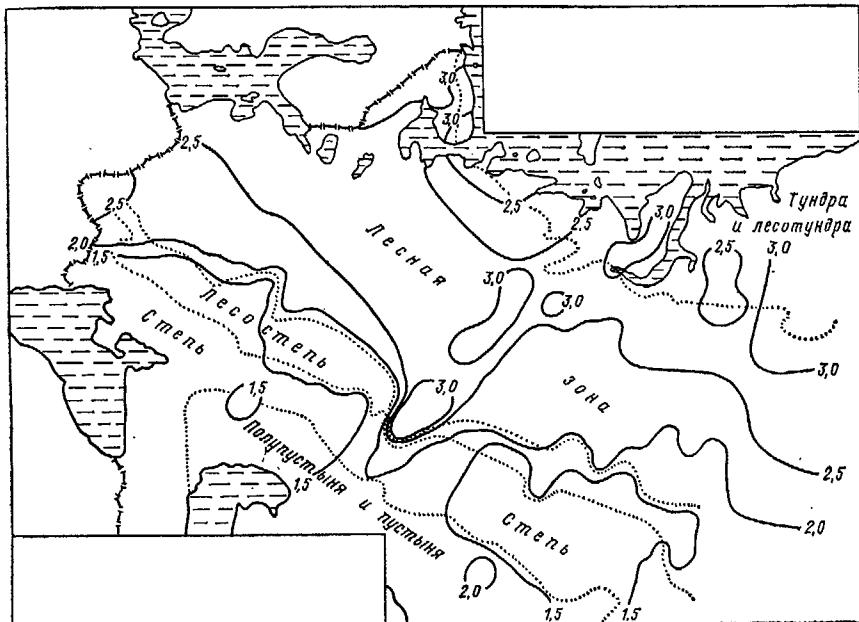


Рис. 4. Распределение осредненных за вегетационный период значений ПРВ_{20} .
Пунктирные линии — границы природных зон.

доверительном интервале $2,5 \pm 0,08$), степной и лесостепной с $\text{ПРВ} = 1,2 \dots 1,7$ (среднее $1,5 \pm 0,02$). Градиент в зонах составляет $0,1 \dots 0,2$ на 100 км, в то время как между лесом и лесостепью он равен $0,5 \dots 1,2$ на 100 км. Весьма показательно совпадение почти на всем протяжении изолинии $\text{ПРВ} = 2,0$ с границей между лесом и лесостепью.

На ЕТС максимальные значения $\text{ПРВ} = 2,5 \dots 3,0$ располагаются между 56 и 64° с. ш., т. е. практически совпадают с зоной хвойных и широколиственно-хвойных лесов [14]. Изолиния $2,5$ повторяет в общих чертах границу между широколиственно-еловыми подтаежными лесами и широколиственными липово-дубовыми и дубовыми. Широта 64° с. отделяет северотаежные еловые с сосной и береской редкостойные и заболоченные леса от еловых среднетаежных. Таким образом, экосистемы с преобладанием и участием хвойных пород деревьев в наибольшей степени демпфируют изменения внешней влажненности, а значения ПРВ, полученные

независимо при анализе полей осадков и испарения, довольно четко отделяют одни экосистемы от других по характеру водорегулирования (особенно лес и лесостепь).

В Западной Сибири лес и степь также резко различаются по характеру водорегулирования, но градиент ПРВ по долготе здесь более плавный, чем на ЕТС, и изолинии смешены несколько севернее. ПРВ от значения 2,0 на границе мелколиственных березово-осиновых лесов и лесостепи постепенно повышается к северу и достигает максимума 2,5—3,0 между 62 и 66° с. ш., совпадая с подзоной слово-кедровых лесов. В этих широтах располагаются также крупные массивы верховых болот [1]. Но градиент ПРВ очень небольшой, и потому принципиальных различий в степени регулирования между слово-кедровыми и лежащими южнее пихтово-елово-кедровыми и еловыми нет.

Как для ЕТС, так и для Западной Сибири характерно, что значения ПРВ уменьшаются к югу и северу от зоны лесов в лесостепи и степи и в подзоне редкостойных лесов, лесотундре и тундре.

Учитывая, что по степени проявления водорегулирующих свойств на локальном уровне естественные травянистые и культурные сообщества различаются в 1,3 раза и что для степных экосистем в среднем за вегетационный сезон $\text{ПРВ}=1,5$, можно рассчитать значение ПРВ для агроценозов в региональном масштабе (среднесезонное), которое будет равно 1,2.

Так как поверхность суши в настоящее время стала объектом активной преобразующей деятельности и одни экосистемы в региональном и глобальном масштабах заменяются другими, то следует произвести оценку изменений водорегулирующего потенциала суши (табл. 3).

Таблица 3

Изменение ПРВ в результате антропогенной деятельности

Характер трансформации экосистем	Масштабы воздействия		Оценка изменений ПРВ
	площадь ¹ , млн. км ²	% суши	
Использование природных экосистем (лесных, степных) для застройки, дорог, отвалов, бедлена	9,0	6	2,0→1,0
Вырубка лесов и замена их пастбищами, пустошами, кустарником и пр.	40	27	2,5→1,5
Распашка целинных земель и создание агроценозов	14,3	9,5	1,5→1,2
Итого	63,3	42,5	2,2→1,4 (уменьшилось в 1,6 раза)

¹ Данные по [7].

Следствием снизившегося водорегулирующего потенциала подстилающей поверхности в определенной степени стало и усиление контрастности климата, которое проявляется в увеличении повторяемости и масштаба аномальных явлений (например, засух, сопровождающихся пыльными бурями, зимних оттепелей, сильных морозов). Так, если с X по XVII в. засухи случались в среднем раз в 20 лет, то в XX в. они отмечаются в среднем каждые 2—3 года [15, 21]. Это касается и пыльных бурь, которые до конца XIX в. не наблюдались и возникновение которых обусловлено сплошной распашкой степей и прерий [17].

ВЫВОДЫ

1. Водорегулирующие способности экосистем суши проявляются неоднозначно, в зависимости от характера растительного сообщества (лес, травянистое сообщество, агроценоз) и стадии сезонного развития. Показатель регулирования водообмена в целом отражает водорегулирующие свойства экосистем и может быть использован для их оценки. Экосистемы в одинаковых климатических условиях различаются по степени регулирования; по мере ее уменьшения их можно расположить следующим образом: лесные, травянистые естественные, агроценозы. В региональном и глобальном масштабе эти экосистемы характеризуются следующими значениями ПРВ: лесные — 2,5; степные и лесостепные целинные — 1,5; агроценозы — 1,2.

2. Многолетние ряды месячных сумм осадков и испарения аппроксимируются теоретическим распределением Пирсона III типа и в среднем для них выполняется соотношение $C_s = 2C_v$.

3. Уничтожение растительных сообществ на пике развития коренным образом влияет на характер массообмена экосистемы с атмосферой и обуславливает в региональном масштабе возникновение областей неустойчивого водообмена, нарушает способность природных систем регулировать этот процесс. В результате крупномасштабной трансформации экосистем суши ее водорегулирующий потенциал уменьшился в 1,6 раза.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Географический атлас. 4-е изд.—М.: ГУГК, 1982.
2. Зубенок Л. И. Испарение на континентах.—Л.: Гидрометеоиздат, 1976. 264 с.
3. Клибашев К. П., Горошков И. Ф. Гидрологические расчеты.—Л.: Гидрометеоиздат, 1970. 460 с.
4. Колосов П. А. Построение выпрямляющих координатных сеток для некоторых типов распределений, применяемых в гидрологии.—Вестник МГУ (геогр.), 1972, № 3, с. 96—100.
5. Крестовский О. И. Влияние вырубок и восстановления лесов на водность рек.—Л.: Гидрометеоиздат, 1986. 118 с.
6. Курилова Ю. В., Минин А. А. Оценка регулирующей роли ландшафта по картам статистического районирования увлажнения.—В сб.: Материалы метеорологических исследований.—М.: Межведомственный геофизический комитет, 1986, вып. 10, с. 45—51.

7. Лисеев А. А., Минин Л. А. Энергетическая оценка климатообразующей роли антропогенных изменений поверхности суши.— В сб.: Материалы метеорологических исследований. М.: Межведомственный геофизический комитет, 1986, вып. 10, с. 69—73.
8. Материалы наблюдений Болховской воднобалансовой станции.— Курск, 1972—1985, вып. 1—17.
9. Материалы наблюдений Валдайской научно-исследовательской гидрологической лаборатории им. В. В. Урываева.— Л.: Гидрометеоиздат, 1960—1980, вып. 7—28.
10. Материалы наблюдений над испарением с почвы за 1957—1968 гг.— Владивосток, 1971. 84 с.
11. Материалы наблюдений над испарением с почвы за 1969—1972 гг.— Владивосток, 1971. 64 с.
12. Материалы наблюдений научно-исследовательской гидрометеорологической обсерватории Каменская Степь.— Л., 1964—1985, вып. 2—22.
13. Материалы наблюдений Нижнедевицкой воднобалансовой станции.— Л., 1970—1985, вып. 5—24.
14. Растительность европейской части СССР.— Л.: Наука, 1980. 429 с.
15. Раунер Ю. Л. Климат и урожайность зерновых культур.— М.: Наука, 1981. 163 с.
16. Рахманов В. В. Гидроклиматическая роль лесов.— М.: Лесная промышленность, 1984. 248 с.
17. Семенова-Тянь-Шанская А. М. Мир растений и люди.— Л.: Наука, 1986. 175 с.
18. Субботин А. И., Дыгало В. С. Многолетние характеристики гидрометеорологического режима в Подмосковье.— М.: ИПГ-ЦВГМО, 1982, ч. II, 162 с.
19. Федоров С. Ф. Исследование элементов водного баланса в лесной зоне европейской территории СССР.— Л.: Гидрометеоиздат, 1977. 247 с.
20. Швер Ц. А. Атмосферные осадки на территории СССР.— Л.: Гидрометеоиздат, 1976. 302 с.
21. Шипулов Ф. Я. Докучаевские «bastions».— Наш современик, 1985, № 2, с. 136—163.

REGULATION OF THE LAND-ATMOSPHERE WATER EXCHANGE BY TERRESTRIAL ECOSYSTEMS

A. A. Minin

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

The discussed analysis of water regulation functions of terrestrial ecosystems on a local and regional levels is based on the estimation of the ration between time variabilities of precipitation and evaporation, being input and output in the system. The ratio value serves for the assessment of water regulation properties. Water regulation capacity of forest ecosystems is the highest (2.5), that of herbaceous (steppe) ecosystems — 1.5, agrocenoses — 1.2. Anthropogenic factor is shown to play a significant role in disturbing water exchange between the land surface and the atmosphere due to large-scale transformation of terrestrial ecosystems.

ДЕЙСТВИЕ КАДМИЯ НА РОСТ ОДНОКЛЕТОЧНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ ПРИ РАЗЛИЧНЫХ ЗНАЧЕНИЯХ КИСЛОТНОСТИ СРЕДЫ

A. A. Рудкова, A. A. Ройтман, T. B. Замараева

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

В естественных условиях вся растительность может испытывать на себе действие самых разнообразных стрессовых факторов, которые влияют на развитие и продуктивность растений [15]. К стрессовым факторам относят различные атмосферные и почвенные загрязняющие вещества, резкие температурные колебания, засухи и излишнюю обводненность, изменение кислотности среды, засоленность почвы и водосолов, различные виды радиации и т. д.

Растения, существующие в благоприятных условиях, обладают, как правило, достаточной «адаптивной емкостью» для того, чтобы перенести кратковременное ухудшение условий произрастания. Если же действие стрессовых факторов затягивается, то растение постепенно исчерпывает свои возможности адаптироваться к изменившимся условиям. В этом случае влияние даже незначительного дополнительного неблагоприятного фактора может оказаться губительным для растений. Так, воздействие небольших концентраций атмосферных загрязняющих веществ не вызовет заметных нарушений растений, в то время как сочетание их, например, с резким повышением температуры или закислением почвы повлечет за собой снижение продуктивности.

Таким образом, исследование влияния стрессовых факторов и их различных сочетаний на биоту является в настоящее время актуальным. В качестве модели для изучения этих вопросов часто используют одноклеточные водоросли — автотрофные организмы, обладающие высокой скоростью роста и поэтому представляющие удобный объект для таких исследований.

В настоящее время широко изучается действие приоритетных тяжелых металлов (Cd, Pb, As, Hg) на биохимические и физиологические характеристики растений и, в частности, водорослей. В литературе достаточно много работ [22], посвященных изучению действия высоких токсических концентраций кадмия на рост пресноводных водорослей. Известно, что кадмий снижает рост водорослей, тормозит фотосинтез и дыхание клеток, значительно уменьшает содержание хлорофилла, изменяет размер клеток и структуру митохондрий, поступление в клетку питательных веществ [8, 20—22, 24].

В табл. 1 суммированы результаты воздействий низких (до 100 мкг/л) концентраций кадмия на различные тестовые виды

Таблица 1

Влияние низких концентраций кадмия на пресноводные водоросли

Концентрация, мкг/л	Объект	Эффект	Источник
13	<i>Chlorella saccharaphila</i>	15 % торможения роста культуры	[21]
61	<i>Scenedesmus quadricauda</i>	Значительное торможение роста	[14]
80	<i>Selenastrum capricornutum</i>	Полное торможение роста	[6]
10	<i>Asterionella formosa</i>	Полное торможение роста	[24]
60	<i>Anabaena inaqualis</i>	Прекращение роста и использования микрэлементов	[7]
20—100	<i>Scenedesmus acutus</i>	Значительное торможение роста	[9]

водорослей. Эффекты низких концентраций кадмия в оптимальных для водорослей условиях роста экспериментально обнаружить трудно. Мы предположили, что клетки, помещенные в стрессовые условия (это, например, изменение кислотности среды), в большей степени отреагируют на присутствие в среде небольших концентраций тяжелых металлов.

Зависимость токсичности тяжелых металлов для пресноводных водорослей от pH среды привлекала многих исследователей [5, 9, 12—14, 20, 21, 23]. Однако из-за использования различных условий и объектов эксперимента разнообразные, а часто противоречивые результаты действия тяжелых металлов на водоросли, приводимые в работах различных авторов, трудно сравнивать между собой.

Целью данной работы было исследовать действия трех факторов на рост зеленой одноклеточной водоросли *Chlorella* С-9: концентрации кадмия, pH среды и исходной плотности клеток культуры. Кроме того, используя регрессионный и дисперсионный анализ результатов, мы попытались определить вклад каждого фактора в наблюдаемый эффект и с помощью моделирования выявить минимальную концентрацию кадмия, действие которой может быть обнаружено в используемых условиях опыта.

ОПИСАНИЕ ЭКСПЕРИМЕНТОВ

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

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

Исходная культура водорослей поддерживалась в логарифмической фазе роста еженедельным пересевом на 5 %-ную среду Тамия с $\text{pH}=6,0$. Состав среды был следующим: KNO_3 — 250 мг/л, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 125 мг/л, KH_2PO_4 — 62,5 мг/л, $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0,15 мг/л, микроэлементы по Арнону — 50 мкл/л. Среда не содержала хелатов. Культуру клеток выращивали на люминостате при постоянном освещении белыми люминисцентными лампами (освещенность около 3000 л) 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 Сынпор с диаметром пор 0,4 мкм для удаления нерастворившихся частиц. Стерилизацию осуществляли стандартной процедурой автоклавирования.

Опыты проводили в 50 мл стерильной среды Тамия в колбах Эrlenmeyera, закрытых ватно-марлевыми пробками, в том же температурном режиме и при том же освещении, что и исходная культура водорослей.

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

Опыты проводились на периодической культуре. Однако для того, чтобы усилить эффект и сохранить первоначальные условия — начальную кислотность среды, плотность клеток и концентрацию кадмия, которые меняются в процессе роста культуры, — клетки пересевали через 3—4 дня на свежую среду с той же pH и содержащую те же концентрации кадмия.

Для подсчета количества клеток из тщательно перемешанных культуральных колб в стерильных условиях отбирали по две аликовты (0,5 мл). Число клеток определяли с помощью электронного счетчика клеток Coulter Counter в течение всего эксперимента один раз в 1—3 дня в зависимости от конкретной серии.

Все опыты поставлены в двух повторностях. Эксперимент ставился по следующей схеме. В опыте 1 использовались все комбинации условий: $P_0 = 1,4 \cdot 10^3$; $1,5 \cdot 10^5$ кл/мл (P_0 — исходная плотность клеток); $\text{pH} = 4$ и $\text{pH} = 6$; концентрации кадмия 10 и 50 мкг/л. В опыте 2: $P_0 = 1,9 \cdot 10^3$; $1,3 \cdot 10^5$ кл/мл; $\text{pH} = 6$ и $\text{pH} = 8$; концентрации кадмия 10 и 50 мкг/л. Тем самым в каждом опыте имели место 12 различных комбинаций условий.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Зависимость роста культуры пресноводной водоросли *Chlorella* C-9 от pH среды представлена на рис. 1. В выбранном диапазоне pH скорость роста культуры увеличивается с защелачиванием среды. На рис. 2 показан ход роста водоросли при различных значениях pH среды в контрольных условиях и при концентрации

Cd 10 и 50 мкг/л. Можно видеть, что добавление кадмия до концентрации 10 и 50 мкг/л в среду с pH=4,0 не влияет на скорость роста водорослей по сравнению с контролем (рис. 2 а, д). По мере защелачивания среды (pH=6,0) начинает проявляться тормозящий рост эффект при концентрации 50 мкг/л, при этом 10 мкг Cd не оказывают влияния или вызывают слабо стимулирующее действие (рис. 2 б, е и ж). В щелочных условиях при pH=8,0 тормозящее действие на рост водорослей оказываются и 10, и 50 мкг Cd/л (рис. 2 г и з). Эти закономерности сохраняются для культур водорослей и низкой и высокой исходной плотности клеток.

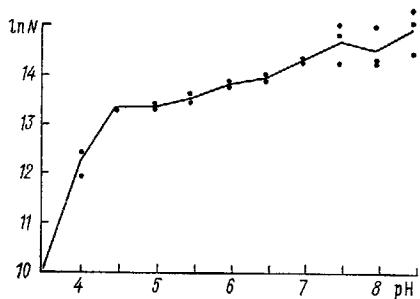


Рис. 1. Зависимость роста *Chlorella* C-9 от pH среды.

Таким образом, наши ожидания, что добавление небольших количеств кадмия на фоне стрессовых условий, вызванных сильным закислением среды, приведет к уменьшению скорости роста водорослей, не подтвердились; и, наоборот, показано торможение роста кадмием в диапазоне pH от 6 до 8 — оптимальном для роста водорослей.

В доступной нам литературе мы нашли данные о большем снижении роста водорослей в присутствии кадмия в кислых условиях по сравнению с нейтральными и щелочными [14, 16]. Однако известно также [5], что различные виды водорослей проявляют иногда противоположную чувствительность к действию тяжелых металлов при pH, равной 3 и 6,5. Так, *Chlorella protothecoides* и *Coenochloris* более устойчивы к действию кадмия при pH=3, чем при pH=6,5. *Stichococcus bacillaris* в 9 раз устойчивее при pH=6,5, чем в кислых условиях, а *Chlorella saccharophila* реагирует на добавление Cd одинаково, независимо от кислотности среды.

Принято считать [13, 23], что токсичность металла и скорость его поглощения клетками увеличиваются с уменьшением pH, так как концентрация ионов водорода, с одной стороны, способствует изменению проницаемости клеточной стенки, а с другой — определяет химическое состояние металла в растворе. Известно, что биологическое действие металлов на водоросли является функцией концентрации свободного иона металла в среде [25]. Эта концентрация увеличивается при закислении; при более высоких pH для многих металлов показано увеличение образования комплексов с органическими и неорганическими соединениями [10, 26]. В от-

ношении же кадмия в работе Петерсона и др. [20] показано, что при отсутствии хелатов и органических соединений в диапазоне рН от 5,0 до 8,5 кадмий сохраняет неизменным свое состояние в среде и 93 % его находится в виде свободного иона Cd²⁺.

Наряду с работами, демонстрирующими торможение кадмием роста водорослей в кислых условиях, в литературе имеются данные о большем токсическом эффекте кадмия при увеличении рН. Гиппс и Коллер [11] показали, что рост *Chlorella pyrenoidosa* в присутствии кадмия незначительно снижается при рН=6,6, но затем довольно резко падает по мере защелачивания среды до рН=8,3. Показано также увеличение поглощения и накопления кадмия клетками водорослей [4, 11].

Изучая влияние Cd на поглощение фосфора и азота клетками *Scenedesmus quadricauda*, Петерсон и др. [20, 21] установили наличие очень сильной зависимости между токсичностью Cd и pH (рис. 3). Логарифм концентрации Cd, которая вызывает 50 %-ное торможение поглощения фосфора, линейно связан с увеличением pH: $-\lg Cd = 0,96 + 0,74 \text{ pH}$ (коэффициент корреляции 0,992). Увеличение токсичности кадмия в щелочной среде многие авторы объясняют конкуренцией между ионами кадмия и водорода за связывающие места на поверхности клеток. По мнению исследователей [17, 18], важную роль в связывании кадмия играют белки и полисахарида клеточной стенки.

Полученные в эксперименте данные мы использовали для построения линейной регрессионной модели зависимости роста водоросли от времени и других параметров (концентрации кадмия, начального значения pH, исходной плотности клеток). Для определения параметров моделей были разработаны программы для ЭВМ и проведены расчеты по этим программам. При разработке программного комплекса использовался пакет ПНП—ПЛ/1 [2].

Под линейной регрессионной моделью мы будем понимать уравнение вида

$$y = F(x) = a_1x_1 + \dots + a_nx_n + a_0, \quad (1)$$

где x_i — независимые факторы, а y — зависимый. Коэффициенты a_i — параметры модели — определяются методом наименьших квадратов из условия минимальности суммы квадратов отклонений расчетных значений независимого фактора от фактических.

С линейной регрессионной моделью связаны разнообразные характеристики (статистики), характеризующие степень адекватности модели наблюдаемому процессу, такие как множественный коэффициент корреляции, доверительные интервалы параметров модели и т. п. [1, 3].

Наличие линейной регрессионной модели, адекватно отражающей наблюдаемый процесс, позволяет ответить на вопрос о «разрешающей способности» метода, т. е. о том, какое минимальное изменение независимого фактора x_i (сигнал) может быть обнаружено при измерении зависимого фактора y (отклик). В предположении адекватности линейной модели мы можем считать, что величины $y_i - F(x_1, \dots, x_k)$ — «остатки» — имеют нормальное

распределение с математическим ожиданием 0 и дисперсией σ_y , при не зависящей от x . (Это предположение было экспериментально проверено.)

Поэтому, если задаться уровнем достоверности α , то минимально различимое изменение независимого фактора x_i может быть найдено из условия

$$\{F(x_1, \dots, x_k) \pm \lambda_{100-\alpha} \sigma_{y, DR}\} U \{F(x_1, \dots, x_i + \Delta_i, \dots, x_k) \pm \lambda_{100-\alpha} \sigma_{y, DR}\} = \Phi,$$

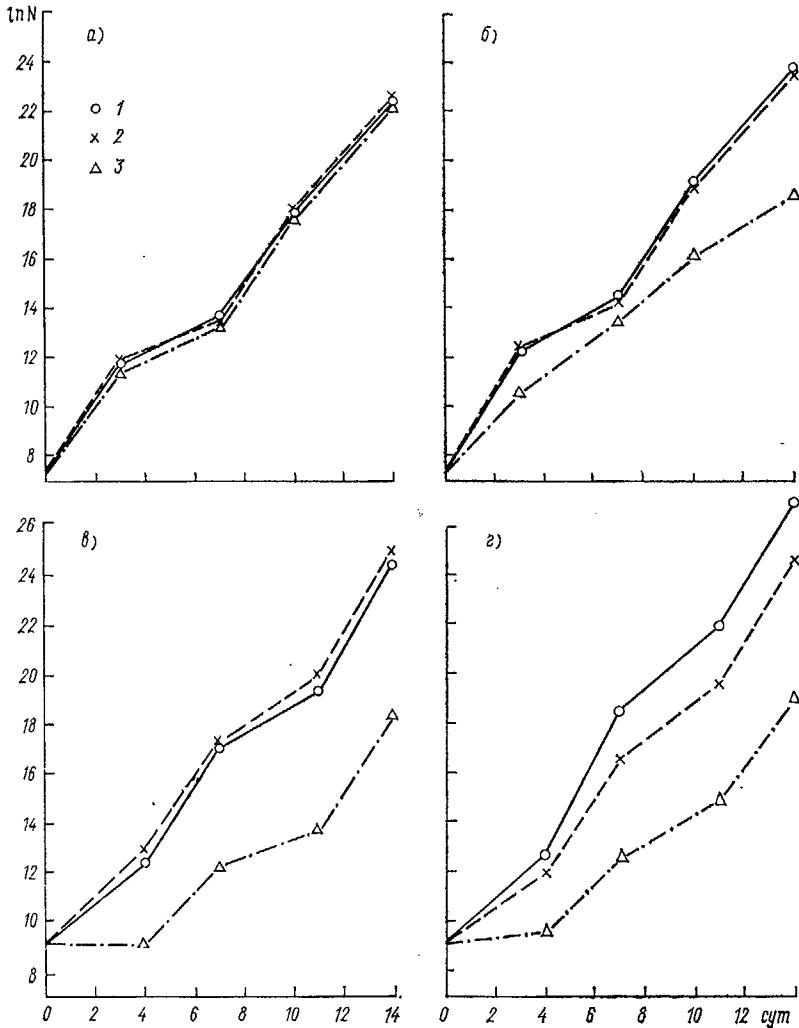


Рис. 2. Ход роста культуры

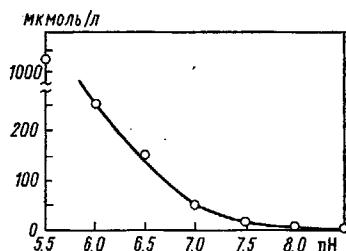
а) pH=4.0; низкая $P_0(1,4 \cdot 10^3$ кл/мл); б) pH=6.0; низкая $P_0(1,4 \cdot 10^3$ кл/мл); в) pH=6.0; низкая $P_0(1,5 \cdot 10^5$ кл/мл); ж) pH=6.0; высокая $P_0(1,3 \cdot 10^5$ кл/мл); з) pH=8.0; пересевались на 7-й и 10-й день; в, ж — культуры пересевались на 5-й и 11-й день; д, в—

где $\lambda_{100-\alpha}$ — $(100-\alpha)$ — процентное значение нормального распределения.

Из этого условия с учетом (1) получаем

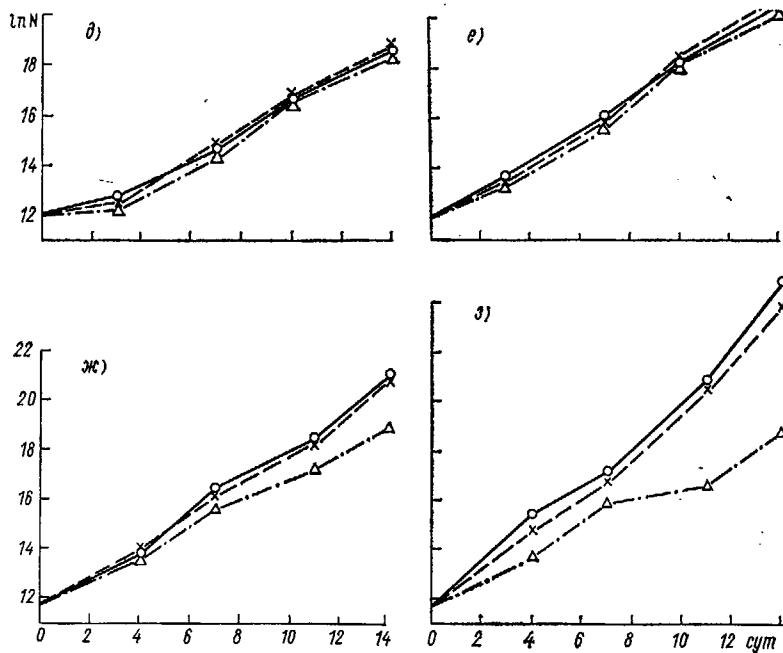
$$|\Delta_i| \geq \frac{2\lambda_{100-\alpha}\sigma_{y, DR}}{|a_i|}. \quad (2)$$

Рис. 3. Зависимость количества кадмия, вызывающего 50 %-ное торможение поглощения фосфора клетками *Scenedesmus quadricauda*, от pH.



В обрабатываемом эксперименте учитывались следующие факторы:

P_t — плотность клеток на t -й день эксперимента, т. е. количество клеток на t -й день эксперимента в 1 мл культуры ($\cdot 10^{-3}$);



водоросли *Chlorella* C-9.

$P_0(1.9 \cdot 10^3 \text{ кл/мл})$; $\text{e})$ pH=8.0; низкая $P_0(1.9 \cdot 10^3 \text{ кл/мл})$; $\vartheta)$ pH=4.0; высокая $P_0(1.3 \cdot 10^5 \text{ кл/мл})$; 1 — контроль, 2 — 10 мкг Cd/l, 3 — 50 мкг Cd/l; a, b — культуры пересевались на 4-, 7- и 10-й день; c, e — культуры пересевались на 3-, 6-, 10- и

Таблица 2

Основные характеристики регрессионных моделей

Условия		N	\bar{y}	σ_y	R	Переменная	\bar{x}	σ_x	a_t	$\Delta r, \text{гс}$
pH ₀	P_0	$T, \text{дни}$	4	5	6	7	8	9	10	11
1	2	3								12
—	—	—	818	13,776	4,864	0,887	Cd/P_0 pH_0/T	94,780 3,996	65,183 9,418	-0,037 -0,101
—	—	1—5	240	9,342	1,764	0,920	Cd/P_0 pH_0/T	100,451 3,086	65,683 9,055	-0,021 -0,071
4	B	1—5	48	7,405	0,475	0,913	Cd/P_0 T	0,130 2,500	0,142 1,130	-0,357 0,381
4	B	6—10	48	10,617	0,846	0,969	Cd/P_0 T	0,130 8,500	0,142 1,130	-0,530 0,722
4	B	11—15	24	12,725	0,837	0,994	Cd/P_0 T	0,130 12,500	0,143 1,532	-1,078 0,533
4	H	6—10	24	15,329	2,231	1,000	Cd/P_0 T	14,599 8,500	16,107 1,532	-0,007 1,454
6	B	1—5	84	8,568	0,899	0,943	Cd/P_0 T	0,141 3,143	0,155 1,253	-0,355 0,678

6	B	6-10	84	11,807	1,036	0,938	Cd/ P_0	0,141 8,143	0,155 1,466	-1,295 0,646	0,429 0,045
6	H	1-5	36	11,182	1,381	0,832	Cd/ P_0	11,958 4,000	13,393 0,828	-0,086 -0,174	0,017
6	H	6-10	48	15,085	2,582	0,750	Cd/ P_0	12,618 8,000	14,085 1,238	-0,080 1,330	0,030 0,346
6	H	11-15	48	20,220	3,805	0,796	Cd/ P_0	11,628 13,500	12,947 1,516	-0,147 1,587	0,045 0,380
8	B	1-5	36	9,953	1,143	0,992	Cd/ P_0	0,156 4,000	0,171 0,828	-4,289 1,042	0,248 0,051
8	B	6-10	36	12,115	1,284	0,924	Cd/ P_0	0,156 7,667	0,171 1,724	-5,011 0,475	0,843 0,084
8	B	11-15	36	15,828	2,614	0,965	Cd/ P_0	0,156 12,667	0,171 1,265	-12,863 0,967	1,183 0,160
8	H	1-5	24	11,243	1,488	0,965	Cd/ P_0	10,638 4,500	11,738 0,511	-0,115 0,962	0,013 0,289
8	H	6-10	24	15,906	2,910	0,983	Cd/ P_0	10,638 7,500	11,738 0,511	-0,237 1,311	0,017 0,393
8	H	11-15	36	21,576	4,105	0,992	Cd/ P_0	10,638 13,333	11,654 1,724	-0,279 1,419	0,013 0,191

Причесание. В — высокая начальная плотность ($1,5 \cdot 10^5$ или $1,3 \cdot 10^5$ кг/мл), Н — низкая ($1,4 \cdot 10^3$ или $1,9 \cdot 10^3$ кг/мл).

P_0 — начальная плотность клеток, т. е. количество клеток в 1 мл культуры ($\cdot 10^{-3}$) в начале эксперимента;
 Cd — начальная концентрация кадмия (мкг/л);
 Cd/P_0 — начальная концентрация кадмия, отнесенная к начальной плотности P_0 ;
 pH_0 — значение pH в начале эксперимента;

T — порядковый номер дня эксперимента.

В качестве зависимой переменной было взято выражение $y = \ln(P_t/P_0)$.

В процессе обработки результатов эксперимента была построена серия моделей. Базовая модель имеет вид

$$\ln\left(\frac{P_t}{P_0}\right) = a_{Cd}\left(\frac{Cd}{P_0}\right) + a_{pH_0} pH_0 + a_{P_0} P_0 + a_T T + a_0. \quad (3)$$

Остальные модели получаются из базовой наложением некоторых условий на отбор данных наблюдений, по которым строится модель, и, возможно, исключением факторов, значения которых не меняются при наложенных условиях.

Так, например, при наложении условия на начальное значение pH_0 , равное 4, модель принимает вид

$$\ln\left(\frac{P_t}{P_0}\right) = a_{Cd}\left(\frac{Cd}{P_0}\right) + a_{P_0} P_0 + a_T T + a_0.$$

При наложении условий на pH_0 и начальную плотность P_0

$$\ln(P_t/P_0) = a_{Cd}(Cd/P_0) + a_T T + a_0.$$

Условия накладывались на несколько факторов. Прежде всего визуальный анализ графиков экспериментов (см. рис. 2) показал, что следует ожидать различный характер зависимостей для различных периодов эксперимента. Поэтому все время эксперимента было разбито на периоды по 5 дней и расчеты велись отдельно по каждой пятидневке. Кроме того, накладывались условия на pH_0 (4, 6, 8) и P_0 ($1,3 \cdot 10^5$ или $1,5 \cdot 10^5$ и $1,4 \cdot 10^3$ или $1,9 \cdot 10^3$ кл/мл).

Результаты представлены в табл. 2. Каждая выделенная группа строк этой таблицы соответствует одной модели. Графы 1—3 таблицы отражают выбор данных наблюдений для этой модели. Эти графы содержат условия, накладываемые на значения pH_0 , P_0 , T в исходных данных, используемых для определения параметров модели. Прочерк в графе означает, что условия не накладываются. Четвертая графа содержит число наблюдений, удовлетворяющих условиям, перечисленным в графах 1—3. Графа 5 содержит оценку среднего значения зависимой переменной, а графа 6 — оценку ее дисперсии. Графа 7 содержит значение множественного коэффициента корреляции. Если этот коэффициент меньше 0,7, то мы считали модель неадекватной и данные о ней не приводили. В графике 8 перечислены условные наименования независимых переменных, входящих в данную модель. Графы 9, 10 содержат соответственно оценки среднего и дисперсии соответствующей независимой переменной, графа 11 — коэффициент регрессии при этой

переменной, т. е. коэффициент при этой переменной в уравнении регрессии (3), графа 12 — 95 %-ный доверительный интервал для этого коэффициента.

В табл. 3 представлены данные о «разрешающей способности» метода (на уровне 95 %-ной достоверности) относительно концентрации кадмия, рассчитанной по формуле (2).

Таблица 3

**Достоверно-различимые (на уровне 95 %-ной достоверности)
изменения концентрации кадмия (мкг/л) за пять дней роста
культуры**

P_0	рН		
	4	6	8
Высокая ($1,5 \cdot 10^5$ или $1,3 \cdot 10^5$ кл/мл)	33,3	—	1,3
Низкая ($1,4 \cdot 10^3$ или $1,9 \cdot 10^3$ кл/мл)	п. д.	24,0	5,4

Приложение. Буквы н. д. означают, что соответствующая модель не была построена из-за недостатка данных, прочерк,— что регрессионный коэффициент при кадмии в модели недостоверно отличается от нуля.

Приведенные регрессионные модели отличаются высокой адекватностью. Коэффициент множественной регрессии (см. табл. 2) находится на уровне 0,8—0,9.

Данные, приведенные в табл. 2, показывают, что из изучаемых факторов наибольшее влияние на скорость роста водорослей оказывает начальное значение рН, затем — концентрация кадмия и в последнюю очередь — начальная плотность клеток. Кроме того, если коэффициент регрессии при переменной «кадмий» достоверно отличен от нуля, то он отличен от нуля уже на первом этапе эксперимента, т. с. характер влияния кадмия на рост культуры водоросли достоверно определяется на первом этапе эксперимента.

Проведенный регрессионный анализ данных роста культуры водорослей показал, что ингибирующее действие кадмия по-разному проявляется при различных рН и начальной плотности клеток и эти различия достоверны. Наибольшее торможение роста наблюдается при рН среды, равной 8, и высокой начальной плотности; коэффициент регрессии в этом случае равен $-4,289 \pm 0,2$. Коэффициент регрессии для культуры, растущей при рН, равной 4 и 6, и при той же начальной плотности составляет соответственно $-0,357 \pm 0,3$ и $-0,355 \pm 0,4$ (для первой пятидневки).

Для культуры водоросли с низкой начальной плотностью эти коэффициенты значительно ниже по абсолютной величине, но сохраняют тенденцию к увеличению с ростом рН.

В работе была предпринята попытка с помощью модели рассчитать минимальные концентрации кадмия, воздействие которых

на рост культуры можно уловить в выбранных условиях опыта при фиксированных значениях pH и начальной плотности клеток.

Оказалось, что наименьшее изменение концентрации кадмия 1,3 мкг/л можно обнаружить при росте культуры с высокой плотностью клеток в среде с pH=8.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе показано увеличение токсического действия кадмия на рост культуры одноклеточной пресноводной водоросли *Chlorella* C-9 в щелочных условиях по сравнению с нейтральными и кислыми. С помощью регрессионного анализа показано, что значение pH среды является наиболее важным фактором, определяющим скорость роста культуры; рассчитана наименьшая концентрация Cd, воздействие которой можно обнаружить в аналогичном эксперименте.

Авторы выражают благодарность д-ру биол. наук Ф. Н. Семевскому за поддержку и плодотворное обсуждение работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Дрейпер Н., Смит Г. Прикладной регрессионный анализ.—М.: Финансы и статистика, 1986.
2. Математическое обеспечение ЕС ЭВМ.—Минск: Институт математики БССР, 1978, вып. 14, 15.
3. Фёрстер Э., Рёнц Б. Методы корреляционного и регрессионного анализа.—М.: Финансы и статистика, 1983.
4. Assimilation of cadmium by green microalgae. Sakaguchi T., Tsuji T., Nakajima A., Horikoshi T.—Europ. J. Appl. Microbiol. Biotechnol., 1979, v. 8, p. 207—215.
5. Aliotta G., Pinto G., Pollio A. Observations on tolerance to heavy metals of four algae in relation to pH.—G. Bot. Ital., 1983, v. 117, p. 247—251.
6. Bartlett L., Rabe R. W., Funk W. H. Effect of copper, zinc and cadmium on *Selenastrum capricornutum*.—Water Res., 1974, v. 8, p. 179—185.
7. Conway H. L. Sorption of arsenic and cadmium and their effect on growth, micronutrient utilization and photosynthetic pigment composition of *Asterionella formosa*.—J. Fish. Res. Board Can., 1978, v. 35, p. 286—294.
8. De Filippis L. F., Hampp R., Ziegler H. The effects of sublethal concentrations of zinc, cadmium and mercury on *Euglena*. II. Respiration, Photosynthesis and Photochemical Activities.—Arch. Microbiol., 1981, v. 128, p. 407—411.
9. Effects of temperature on cadmium toxicity to the green algal *Scenedesmus acutus*. Ten Hoopen H. J., Nobel P. J., Sehaap A., et al.—J. Microbiol., 1985, v. 51, N 3, 344—346.
10. Gardiner J. The chemistry of cadmium in natural water. I. A study of cadmium complex formation using the cadmium specific-ion electrode.—Water Res., 1974, v. 8, p. 23—30.
11. Gipps J. F., Collier B. A. W. Effect of physical and culture conditions on uptake of cadmium by *Chlorella pyrenoidosa*.—Austr. J. Mar. Freshw. Res., 1980, v. 31, p. 747—755.
12. Hargreaves J. W., Whitton B. A. Effect of pH on tolerance of *Hormidium rivulare* to zinc and copper.—Oecologia (Berl.), 1976, v. 26, p. 235—243.
13. Hart B. A., Scaife B. D. Toxicity and bioaccumulation of cadmium in *Chlorella pyrenoidosa*.—Environ. Res., 1977, v. 14, p. 401—403.

14. Klass E., Rowe D. W., Massaro E. J. The effect of cadmium on population growth of the green alga *Scenedesmus quadricauda*.—Bull. Envir. Contam. Toxicol., 1974, v. 12, p. 442—445.
15. Levitt J. Responses of plants to environmental stresses. Academic Press. N. Y. 1980, v. 1.
16. Müller K. W., Payer H. D. The influence of pH on the cadmium-repressed growth of alga *Coelastrum proboscideum*.—Physiol. Plant., 1979, v. 45, p. 415—418.
17. Nakajima A., Horikoshi T., Sakaguchi T. Studies on the accumulation of heavy metal elements in biological systems.—Eur. J. Appl. Microbiol. Biotechnol., 1981, v. 12, p. 76—83.
18. Nature of bonding between metabolic ions and algal cell walls. Crist R. H., Oberholster K., Shank N., Nguen M.—Environ. Sci. Technol., 1981, v. 15, p. 1212—1217.
19. Peterson H. G., Healey F. P. Comparative pH dependent metal inhibition of nutrient uptake by *Scenedesmus quadricauda*.—J. Phycol., 1985, v. 21, p. 217—222.
20. Peterson H. G., Healey F. P., Wagemann R. Metal toxicity to algae: a highly pH dependent phenomenon.—Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1984, v. 41, p. 974—979.
21. Rachlin J. W., Warkentine B., Jensen T. E. The growth responses of *Chlorella saccharophila*, *Navicula incerta* and *Nitzschia closterium* to selected concentrations of cadmium.—Bull. Torrey Bot. Club, 1982, v. 109, p. 129—135.
22. Rai L. C., Gaur J. P., Kumar H. D. Phycology and heavymetal pollution.—Biol. Rev., 1981, v. 56, p. 99—151.
23. Rai L. C., Gaur J. P., Kumar H. D. Protective effects of certain environmental factors of the toxicity of zinc, mercury and methylmercury to *Chlorella vulgaris*.—Environ. Res., 1981, v. 25, p. 250—259.
24. Stratton G. W., Corke C. T. The effect of cadmium ion on the growth, photosynthesis and nitrogenase activity of *Anabaena inaequalis*.—Chemosphere, 1979, v. 5, p. 277—282.
25. Sunda W. H., Lewis J. M. Effect of complexation by natural organic ligands on the toxicity of copper to a unicellular alga *Monochrysis lutheri*.—Limnol. Oceanogr., 1978, v. 23, p. 870—876.
26. Zirino A., Yamamoto S. A pH-dependent model for the chemical speciation of copper, zinc, cadmium and lead in sea-water.—Limnol. Oceanogr., 1972, v. 17, p. 661—671.

CADMIUM EFFECT ON THE GROWTH OF UNICELLATE ALGAE IN VARIOUS ENVIRONMENTAL ACIDITIES

A. A. Rudkova, A. A. Roitman, T. V. Zamarayeva

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

Toxic effect of cadmium on the growth of *Chlorella* C-9 is shown to increase in alkaline conditions as compared to neutral and acidic environments. Regression analysis has shown that environmental acidity is the major among the studied factors affecting algae growth rate. The lowest cadmium concentration, detectable under similar experimental conditions, has been computed.

ОПЫТ ИЗУЧЕНИЯ ХВОИ СОСНЫ ДЛЯ ОЦЕНКИ СОСТОЯНИЯ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Н. В. Семенюк, А. А. Рудкова

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

Наблюдаемые сейчас негативные процессы в динамике некоторых лесов Европы обусловливают необходимость безотлагательного осуществления программы фонового мониторинга лесных экосистем по биологическим показателям на сети экологических полигонов, расположенных на удалении от крупных промышленных центров. Эта программа, в отличие от уже успешно реализуемой в рамках ЕЭК программы по регистрации острых поражений европейских лесов, ориентирована на раннее предупреждение неблагоприятных изменений в состоянии лесов под воздействием переноса загрязняющих веществ на большие расстояния.

Для оценки состояния лесных экосистем существует ряд традиционных показателей, выражаемых через высоты и диаметры стволов деревьев, через характеристики развития крон и т. д. Однако все эти показатели, успешно применяемые при оценке уже деградирующих лесных массивов, зачастую малопригодны для оперативной регистрации нежелательных тенденций в развитии лесных экосистем на околосононном уровне загрязнения. На данный момент разработка оригинальных адекватных методов оценки антропогенных изменений в структуре и функционировании лесных экосистем, возникающих под влиянием небольших, но имеющих место на значительной территории уровней загрязнения, остается задачей первостепенной важности.

Антропогенные воздействия на лесные экосистемы прямо или косвенно фокусируются в интегральном показателе большой информационной емкости — величине биологической продуктивности последних. Отсюда следует, что количественная оценка продукции-деструкционных процессов может служить ключом к разрешению целого комплекса вопросов, связанных с дестабилизацией состояния лесных экосистем в результате активной хозяйственной деятельности человека.

Изучение биологической продуктивности лесов включает широкий спектр вопросов; наряду с оценкой прироста древесины весьма существенным из них является характеристика структуры и функционирования ассимиляционного аппарата деревьев. Исследованию ассимиляционного аппарата хвойных деревьев посвящено огромное количество публикаций. Многие авторы рассматривают вопросы охвоения сосны в насаждениях разной плотности, возрастов, у деревьев разных классов развития, изменений охвоения при рубках и связи между массой хвои и продуктивностью деревьев и древостоя [4—6, 8 и др.]. Установлены основные закономерности

в распределении и функционировании хвои в различных экологических условиях. Также существуют многочисленные публикации, посвященные изучению изменений ассимиляционного аппарата хвойных под влиянием импактного промышленного загрязнения [1, 3, 9, и др.]. В лесоведческой практике при изучении отклика древостоя на антропогенные воздействия предпочтение отдается внешним признакам хвои: изменениям цвета и размеров, наличию типов и выраженности некрозов, продолжительности жизни и количеству поврежденной хвои, густоте охвоенности и др. Разными авторами различными методами выявлены общие тенденции в развитии ассимиляционного аппарата хвойных древостоев, возникающие под влиянием достаточно высоких уровней промышленного загрязнения. Показано, что под влиянием загрязнения в большей степени повреждается ассимиляционный аппарат более старых древостоев, а также господствующего яруса. При одинаковом значении потерь хвои деревья низших классов роста имеют меньшие потери в приросте древесины, чем деревья высших классов [10]. Между уменьшением прироста и потерями хвои существует приблизительно линейная зависимость. В целом анализ динамики различных параметров древостоя (в том числе ассимиляционного аппарата) в условиях сравнительно высоких уровней загрязнения показал, что антропогенные изменения различных показателей древостоя происходят сбалансированно и соответствуют возрастным изменениям последнего. Причем чем сильнее воздействие, тем быстрее происходит старение древостоев и соответствующее изменение его ассимиляционного аппарата [10].

Тип загрязнения (острого или хронического) в значительной степени определяет выраженность и последовательность появления того или иного признака повреждения хвои. Эти повреждения не всегда внешние различимы. Так, например, при слабом хроническом загрязнении двуокисью серы некрозы хвои отсутствуют, размеры хвои, густота охвоения побегов могут не меняться, продолжительность жизни хвои не сокращается. Еще менее выражены изменения ассимиляционного аппарата под влиянием окколофоновых уровней загрязнения. Однако в ряде исследований показано, что происходит снижение прироста массы хвои и уменьшение площади ее поверхности у сосны *Pinus sylvestris* L. на 15—30 % в эксперименте в фитotronе при невысоком ($0,06 \text{ млн}^{-1}$) содержании двуокиси серы в воздухе [12—13].

В целом применяемые для оценки санитарного состояния леса качественные показатели хвои лишь частично отвечают жестким требованиям ранней диагностики негативных изменений лесных экосистем при низких уровнях загрязнения. В условиях работы на фоновом уровне особенно важны высокая точность получаемых количественных оценок, достаточная чувствительность унифицированных методов и знание нормы состояния ассимиляционного аппарата хвойных древостоев.

В программе фонового экологического мониторинга лесных экосистем Европейской территории СССР в качестве одного из

индикаторов антропогенной нагрузки выбрана сосна *Pinus sylvestris* L. в силу ее достаточно высокой чувствительности к промышленному загрязнению. Важнейшим звеном мониторинга сосновых экосистем на экологических полигонах является слежение за структурой и функционированием ассимиляционного аппарата пробных деревьев. В связи с вышесложенным нами была сделана попытка переработать имеющиеся традиционные методы изучения хвои и разработать унифицированную методику изучения состояния хвои сосны для дальнейшего ее использования на экологических полигонах Лаборатории мониторинга природной среды и климата.

Общеизвестно, что распределение хвои у сосны благодаря ее довольно строгой архитектонике имеет свои общие закономерности. Исходя из принципа оптимальности (для каждого процесса в конкретных условиях природной среды образуется оптимальная по производительности структура), можно принять гипотезу, что для определенных внешних условий ассимиляционный аппарат древостоя формирует оптимальную для фотосинтеза поверхность. Наша задача состояла в доказательстве возможности оценки состояния ассимиляционного аппарата целого соснового древостоя по отдельным показателям фитомассы и возрастному распределению хвои отдельных фрагментов модельных ветвей пробных деревьев. Для этого было проведено детальное исследование четырехлетних ветвлений из краевой части модельных ветвей в различных частях кроны у разновозрастных деревьев сосновых древостоев на экологических полигонах в Игналинском национальном парке (Литва), Бerezинском биосферном заповеднике, Налибокской и Бсловежской пущах (Белоруссия) в августе 1987 г. В 20-, 30-, 60- и 90-летних сосняках естественного происхождения на пробных деревьях в средней и верхней частях крон было отобрано около 300 проб фрагментов с модельных ветвей. В камеральных условиях пробы были разобраны на охвоенные побеги разных лет жизни. В дальнейшем на каждом побеге производили подсчет числа опавших хвоинок по следам их крепления на побеге. После высушивания проб при 105 °C в течение 24 ч определили фитомассу хвои и побегов раздельно и по возрастам. Кроме того, оценили массу отдельных хвоинок, число и длину побегов и ряд других показателей. Результаты измерений обработаны статистически. Ошибка определения фитомассы различных фракций фрагментов веток не превышает 10 %. В дальнейшем при анализе обработанных материалов привлекались опубликованные данные по запасам хвои и распределению последних по возрастам в исследуемых и схожих экосистемах [4—6 и др.].

Показано, что соотношение массы хвои по годам жизни на фрагментах ветвей средней части кроны такое же, как и на всем дереве сосны, а для среднего в древостое дерева это соотношение совпадает с таковым целого древостоя. Это позволяет по фрагментам веток нескольких деревьев судить о состоянии ассимиляционного аппарата древесного яруса лесной экосистемы. Аналогичные

выводы, но для параметров всей ветки, а не ее части получила И. В. Каменецкая [2].

Наибольшую долю в общей массе хвои фрагмента ветки в верхней части кроны составляет хвоя текущего года жизни, а в средней — прошлогодняя (табл. 1 и 2). Эта закономерность сохраняется у всех изученных возрастов и на разных экополигонах. Процент хвои первого года жизни в верхней трети кроны колеблется в интервале от 30 % в 20-летних сосняках до 41 % в 90-летних. В средней же части кроны эти величины соответственно равны 21 и 31 %. Вклад хвои второго года жизни в суммарную массу хвои в зависимости от возраста дерева и части кроны колеблется от 32 до 42 %; для хвои третьего года жизни эта величина равна 18—34 %, а для хвои четвертого года жизни — 5—10 %. Показано, что именно возраст древостоя определяет то или иное возрастное соотношение массы хвои как на отдельном фрагменте ветки, так и на дереве и во всем древостое. Более широкое варьирование

Таблица 1

Структура 4-летнего фрагмента модельных ветвей пробных деревьев сосны разного возраста в Игнalinском национальном парке (средние значения)

Параметр	Возраст хвои, число лет	Возраст дерева, число лет			
		90	60	30	20
Масса хвои, г сухого вещества	1—4	15,45 6,06	30,12 9,33	32,37 9,38	53,93 20,91
Доля хвои одного возраста от массы всей хвои, %	1	41 31	35 31	37 29	32 21
То же	2	34 42	32 36	36 36	32 40
"	3	18 17	24 23	21 25	30 34
"	4	7 10	8 10	5 10	6 5
Опад хвои с побегов, % потенциальной охвоенности	1—4	19 34	15 31	20 47	23 49
Масса побегов, г сухого вещества	1—4	5,07 1,84	10,27 3,21	18,68 3,23	29,95 8,84
Масса хвои/масса побегов	1—4	3,07 3,29	2,93 2,90	1,76 2,90	1,80 2,36
Число побегов	1—4	20 14	30 17	36 24	44 36

Примечание. В числите данные для верхней части кроны, в знаменателе — для средней части.

Таблица 2

Структура 4-летнего фрагмента модельных ветвей пробных деревьев сосны в возрасте около 30 лет в различных районах исследований (средние значения)

Параметр	Возраст хвои, число лет	Район исследований			
		Беловеж-ская пуща	Налибок-ская пуща	Березин-ский заповедник	Игна-линский парк
Масса хвои, г сухого вещества	1—4	44,08 12,91	27,99 7,46	28,43 10,51	32,37 9,38
Доля хвои одного возраста от массы всей хвои, %	1	40 30	39 29	36 35	37 29
То же	2	35 36	30 32	42 43	36 36
"	3	20 20	24 27	21 21	21 25
"	4	5 18	6 14	1 1	5 10
Опад хвои с побегов, % потенциальной охвоенности	1—4	9 25	13 27	29 55	20 47
Масса побегов, г сухого вещества	1—4	29,01 4,74	11,51 2,64	13,40 3,02	18,68 3,23
Масса хвои/масса побегов	1—4	1,52 2,51	2,43 2,44	2,12 3,48	1,76 2,90
Число побегов	1—4	31 20	31 18	35 22	36 24

Примечание. В числителе данные для верхней части кроны, в знаменателе — для средней части.

этого соотношения в общей массе хвои отмечено для более старой хвои.

Максимальные запасы хвои и побегов, так же как и число и суммарная длина последних, отмечены в 4-летних фрагментах веток более молодых деревьев. Причем масса хвои превышает массу несущих ее побегов в 2—3 раза.

Потери хвои с каждой мутовки различны в разных частях кроны дерева и также сильно зависят от возраста древостоя и условий произрастания. Так, если в верхней части кроны эти потери равны 15—23 % потенциальной охвоенности побегов, то в средней части кроны они возрастают вдвое.

Для сравнения отметим, что при санитарной оценке состояния леса потери хвои древостоем оцениваются по пяти классам. Каждому классу дефолиации хвои соответствует определенный процент потерь хвои, визуально устанавливаемый относительно наи-

более охвощенного здорового дерева на каждой учетной площадке. Так классу 0 соответствуют потери хвои до 10 %, а классу 3 — более 60 %. Таким образом, здесь качественно учитываются относительные потери хвои, а в нашем случае — абсолютные и относительные значения потерь хвои древостоем. Представляется перспективная возможность разработки на основе традиционного и предлагаемого в работе подходов единой более дифференцированной шкалы потерь хвои древостоем для оценки состояния ассимиляционного аппарата как неповрежденных хвойных древостоев, так и деградирующих в результате антропогенных воздействий.

Одним из основных показателей состояния ассимиляционного аппарата сосны является величина годичного новообразования хвои. Кроме того, знание запасов хвои и их динамики важно при оценке ассимиляционной емкости лесной экосистемы по отношению к загрязняющим веществам. Существует несколько традиционных методов оценки годичной продукции хвои [7, 15]. Прямое определение массы хвои древостоя экологических полигонов не подходит, так как сопровождается значительными механическими нарушениями структуры древостоя. Для данной цели здесь больше подходят косвенные методы оценки. На основе установленных соотношений в возрастном распределении фитомассы хвои отдельных фрагментов модельных ветвей пробных деревьев и целого соснового насаждения можно опосредованно оценивать годичную продукцию хвои в лесной экосистеме.

Общеизвестно, что хвоя первых двух лет жизни практически не опадает и, следовательно, по массе однолетняя хвоя прошлого года и двулетняя хвоя нынешнего года почти равны. Используя этот факт, оценку годичной продукции хвои в экосистеме можно произвести без ежегодного спиливания большего числа модельных деревьев следующим образом. На экологическом полигоне в августе начального года наблюдений традиционными методами необходимо определить общую массу хвои и ее однолетнюю часть (т. е. годичный прирост хвои) для всего насаждения с заданным уровнем точности. В следующий год наблюдений с помощью описанного в работе метода изучения фрагментов ассимиляционного аппарата на 25—30 средних по диаметру и габитусу крон пробных деревьев определяется процентное соотношение хвои разных возрастов в средней части кроны. На основе данных начального года исследований об абсолютной величине прироста хвои, а также процентного соотношения массы хвои в следующем году рассчитывается прирост хвои за второй год исследований по следующей формуле:

$$P_n = \frac{(1-a) P_{n-1}}{A} C,$$

где P_n — прирост хвои за данный год учета, P_{n-1} — прирост хвои за предыдущий год учета, C — процент хвои первого года жизни от всей хвои на данный год учета, A — процент хвои второго года жизни от всей хвои на данный год учета, a — доля

опада хвои второго года жизни от потенциально возможной охвеноности побегов второго года жизни за период между двумя сроками учета. В последующий год расчет прироста хвои осуществляется на основе расчетной величины годичного прироста хвои за предыдущий год. При данном способе оценки прироста хвои не допускается перерывов в экспериментальном определении соотношения массы хвои по возрастам в древостое.

В заключение отметим следующее. Контроль за состоянием ассимиляционного аппарата хвойных древостоев является одним из основных звеньев мониторинга лесных экосистем как на локальном, так и на региональном фоновом уровнях.

Традиционные методы оценки санитарного состояния лесов малоприемлемы для выявления небольших негативных изменений структуры и функционирования ассимиляционного аппарата хвойных древостоев.

Для целей фонового экологического мониторинга перспективны следующие наблюдения за структурой и функционированием ассимиляционного аппарата сосновых древостоев на экологических полигонах. На каждом экологическом полигоне на уровне отдельного растения вычленяется для ежегодного изучения отдельный блок — 4-летний фрагмент модельной ветви фиксированных пробных деревьев (средних для данного древостоя по диаметру ствола и габитусу кроны). Ежегодно оценивается масса и морфометрия хвои и побегов фрагмента, а также потери хвои разного года жизни. В хвое текущего года жизни и прошлогодней также проводится определение хлорофилла *a* и основных приоритетных загрязняющих веществ. На основании предварительной количественной оценки массы хвои разного года жизни в целом древостое экополигона и ежегодных данных о соотношении массы хвои разных годов жизни на фрагменте ветви количественно оценивается годично новообразование хвои, а также интенсивность опада последней. В дальнейшем, привлекая данные о химическом составе хвои, можно оценить ассимиляцию различных химических элементов хвоей за год. В целом при этом достигается достаточная унификация, объективность получаемой количественной информации о состоянии ассимиляционного аппарата контролируемых лесных экосистем, а также расширяются возможности применения системного анализа для расчетов нормы этого состояния, знание которой крайне важно при решении задач мониторинга лесных экосистем.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Влияние промышленного загрязнения на лесные экосистемы и мероприятия по повышению их устойчивости.— Каунас: Гиронис, 1984. 182 с.
2. Каменецкая Н. В. Первичная биологическая продуктивность сосны двух типов леса южной тайги.— Лесоведение, 1971, № 3.
3. Мартынюк А. А. Густота охвояния побегов как показатель степени ослабления деревьев сосны промышленными выбросами.— Основы выращивания защитных насаждений на водосборных бассейнах малых рек.— М.: Лесная промышленность, 1985, с. 115—121.

4. Молчанов А. А. Запасы хвои в сосновых древостоях различного возраста.—ДАН СССР, 1949, т. 67, № 5.
5. Оскретков Е. Я. Изменение количества и качества хвои сосны в зависимости от полноты и возраста древостоев.—Труды Брянск. лесохоз. ин-та, 1956, т. 7.
6. Рубцов В. И. Зависимость текущего прироста сосны в 20—50-летних культурах от степени развития и охвояния деревьев.—Научные записки Воронеж. лесохоз. ин-та, 1961, вып. 24.
7. Уткин А. И. Биологическая продуктивность лесов (методы изучения и результаты)—В кн.: Лесоведение и лесоводство. Итоги науки и техники. М.: ВИНИТИ, 1975, с. 9—189.
8. Фрей Д. М., Иваск М. М. Морфологическая изменчивость и калорийность хвоинок ели европейской вдоль годичного побега.—Лесоведение, 1983, № 4, с. 63—67.
9. Шияпяте Я., Вянцкус А. Методика оценки состояния хвойных лесов в процессе лесоустройства при локальном загрязнении среды.—Лесное хозяйство, 1986, № 9, с. 47—49.
10. Юкнис Р. Долгосрочные наблюдения за ростом и продуктивностью древесного яруса в системе мониторинга лесных экосистем.—Биомониторинг лесных экосистем. Каунас.: Лит. СХА, 1987, с. 34—36.
11. Argent G. I., Axelsson B. Correlations between needle and shoot characteristics in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) Stands.—Forestry, 1985, N 2, p. 197—203.
12. Garsed S. G., Rutter A. J. The effects of fluctuating concentrations of sulphur dioxide on the growth of *Pinus sylvestris* L. and *Picea sitchensis* (Bong) Carr.—New Phytol., 1984, v. 97, N 2, p. 175—195.
13. Garsed S. G., Rutter A. J., Relton J. The effects of sulphur dioxide on the growth of *Pinus sylvestris* L. in two soils.—Environ. Pollut. (series A), 1981, N 24, p. 219—232.
14. Hager H., Sterba H. Specific leaf area and needle weight of Norway spruce (*Picea abies*) in stands of different densities.—Canad. J. Forest Res., 1985, v. 15, N 2, p. 389—392.
15. Productivity of forest ecosystems.—Paris, Unesco, 1971. 705 p.

EXPERIENCE GAINED IN PINE NEEDLE STUDIES FOR ASSESSING THE STATE OF FOREST ECOSYSTEMS

N. V. Semeniuk, A. A. Rudkova

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

The authors summarize recent data of pine needle studies and depict principle structure and function pattern of the assimilative mechanism of pine woods. A method of observations of the state of pine needles for background ecological monitoring is suggested.

ИССЛЕДОВАНИЕ ПРОДУКЦИОННОГО ПРОЦЕССА ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ УМЕРЕННОЙ ЗОНЫ СЕВЕРНОГО ПОЛУШАРИЯ НА ОСНОВЕ БАЗЫ ДАННЫХ

M. B. Удалкина

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

H. I. Базилевич

Институт географии АН СССР

B. Г. Богатырев, A. P. Кириленко, A. M. Тарко

Вычислительный центр АН СССР

В настоящее время для разработки моделей глобальных и региональных экологических процессов стало необходимым создание баз данных по продукционному процессу растительных сообществ, почвенным процессам, климату и т. д.

В основе базы данных лежит материал измерений различных величин (показателей) в различных участках (точках измерений). Необходимые данные собирают из литературных и архивных источников. Как правило, задача сбора данных решается самими разработчиками моделей. Кроме того, необходимы специальные комплексные экологические исследования, направленные на изучение определенных процессов и измерение определенных величин. К сожалению, эти работы ведутся еще недостаточно интенсивно.

Необходимые условия для базы данных состоят в том, что каждый участок сбора данных должен быть представлен комплексом показателей, каждый из которых должен быть определен для большинства участков. Эти требования связаны с наличием пробелов в данных.

Полезно осуществлять сбор данных с некоторым запасом по числу показателей или точек измерений. Это связано с тем, что задачи моделирования могут в процессе решения расширяться и тогда понадобится знание новых показателей. Это также важно, когда значения параметров модели определяют на основе статистической обработки параметров из базы данных.

В данной работе построена база данных продукционного процесса лесных экосистем умеренной зоны СССР, на ее основе исследована статистическая связь параметров продукционного процесса с факторами климата. Полученные регрессионные зависимости использованы для расчетов в пространственно распределенной модели глобального цикла двуокиси углерода.

База данных по продукционному процессу лесных экосистем создана на персональном компьютере "Labtam" на основе пакета прикладных программ "Abstat". Были собраны данные по 700 точкам измерений параметров продукционного процесса лесных экосистем умеренной зоны территории СССР и климатические характеристики условий произрастания.

Данные классифицированы по природным зонам: зоны северной, средней, южной тайги, зоны широколиственных и хвойно-широколиственных лесов, горные леса Карпат, Кавказа, Сихотэ-Алиня, Тянь-Шаня, а также по основным типам леса: ельники, сосняки, широколиственные леса, хвойно-широколиственные леса, лиственничники, леса из ели, пихты, кедра.

Для каждой лесной экосистемы в базе содержатся следующие характеристики: годичная продукция растений, общая биомасса, биомасса зеленой части, биомасса древесной части, биомасса подземной части. В зеленой части биомассы выделены следующие фракции: зеленая часть деревьев, зеленая часть кустарников, зеленая часть кустарничков.

Следует отметить, что часть данных по той или иной фракции является экстраполированной из-за отсутствия экспериментальных данных. В базе собраны экспериментальные данные за разные годы.

Для определения климатических условий произрастания лесных экосистем использовался следующий подход. Вся территория СССР, занятая указанными природными зонами, была разбита на регионы. При выделении регионов учитывались два обстоятельства: во-первых, климатические характеристики внутри региона должны меняться незначительно, чтобы можно было использовать их средние значения. Во-вторых, каждый регион должен был быть целиком расположен в одной природной зоне. Так, были выделены 50 климатических регионов, по которым естественным образом распределились экспериментальные данные. Из-за неравномерного расположения пунктов, в которых проводились измерения, число точек в каждом таком регионе сильно различается — от 1 до 70. Каждый регион характеризуется следующими климатическими характеристиками, взятыми из [2] и усредненными по региону: среднегодовая температура воздуха, годовое количество осадков, суммарная солнечная радиация, радиационный баланс, сумма температур за период вселтации, среднемесячные температуры июня, июля, января.

Таким образом, экспериментальный материал по продукционному процессу и климатические характеристики условий произрастания лесных экосистем объединены в одной базе данных. Был проведен анализ зависимости годичной продукции и биомассы лесных экосистем от факторов климата. Анализ проводился методом множественной линейной регрессии на базе пакета прикладных программ "Abstat". При этом не рассматривались горные и заболоченные леса из-за более сложной зависимости годичной продукции и биомассы от климатических факторов.

Всего для статистической обработки использовались данные 550 точек измерений.

Были получены регрессионные уравнения, выражающие зависимость годичной продукции и биомассы лесных экосистем различных типов от климата.

Регрессии рассматривались по следующим основным типам лесных экосистем, расположенных на территории СССР: сльники (124 случая), сосняки (272 случая), широколиственные леса (60 случаев), леса из ели, пихты, кедра (31 случай), лиственничники (35 случаев). При этом учитывалась биомасса экосистем. Так, были получены регрессионные зависимости для лесов отдельных типов с биомассой 48—200 и 200—420 т/га (далее малой и большой биомассой) и во всем наблюдаемом диапазоне. Кроме того, получены зависимости годичной продукции и биомассы лесов различных таежных зон (северная, средняя, южная тайга) от климата. Аналогичные зависимости были получены для всех лесных экосистем без учета их типа.

Наиболее часто используемыми климатическими факторами, совместное влияние которых определяет продукционный процесс, являются среднегодовая температура воздуха, годовое количество осадков и суммарная солнечная радиация [3]. Поэтому в основном рассматривались регрессии от этих климатических параметров. При этом, кроме выявления причинной связи годичной продукции и биомассы с факторами климата, также преследовалась цель получения расчетных формул для моделей глобального круговорота элементов. Пример такого использования регрессионных уравнений в модели глобального круговорота углерода в системе атмосфера—растения—почва будет приведен ниже.

Анализ полученных регрессионных зависимостей проводился на основании оценки доли общего разброса данных, объяснимой регрессионным уравнением и равной квадрату множественного коэффициента корреляции, и сравнения изменений годичной продукции и биомассы при типовых климатических воздействиях. Последние заключались в повышении температуры воздуха на 1 °C, увеличении количества осадков на 1 % от среднего значения и суммарной солнечной радиации на 1 % от среднего значения. Средние значения этих параметров вычислялись для рассматриваемой выборки.

Так, например, для всей совокупности лесных экосистем уравнение, выражающее зависимость годичной продукции (т/(га·год)) от среднегодовой температуры, годового количества осадков и суммарной солнечной радиации, имеет вид

$$F(T, P, R) = 1,84 + 0,276T + 0,0064P + 0,028R, \quad (1)$$

где T — среднегодовая температура воздуха ($^{\circ}\text{C}$), P — годовая сумма осадков (мм/год), R — суммарная солнечная радиация за год ($\text{кал}/(\text{см}^2 \cdot \text{год})$).

Значимость этого уравнения устанавливается с помощью общего F -критерия для уравнения регрессии [1], а значимость коэф-

фициентов при переменных — с помощью T -критерия для коэффициентов [1]. Уравнение является статистически значимым, ибо значение F -критерия для уравнения превосходит табличное значение. Все коэффициенты также являются значимыми. Доля разброса данных, объясняемая уравнением, составляет 29 %.

При повышении температуры воздуха на 1 °C (при фиксированных значениях остальных параметров) годичная продукция, согласно уравнению, будет увеличиваться на 3,6 % от среднего значения. Увеличение же осадков на 1 % приводит к увеличению годичной продукции на 0,42 %, а увеличение суммарной радиации на 1 % — к увеличению продукции на 0,32 % от среднего значения.

Результаты анализа уравнений для лесов различных типов с малой и большой биомассой представлены в табл. 1. Из таблицы

Таблица 1

Изменение годичной продукции лесных экосистем при изменении температуры воздуха, количества осадков, суммарной солнечной радиации

Тип леса, значения биомассы, т/га	Изменение годичной продукции, %		
	$\Delta T = 1^{\circ}\text{C}$	$\Delta P = 1\%$	$\Delta R = 1\%$
Ельники			
48—200	Нет	7,69	Нет
200—420	19,62	Нет	Нет
48—420	Нет	2,55	Нет
Сосняки			
200—420	Нет	Нет	0,71
48—420	Нет	0,45	Нет
Ель, пихта, кедр			
48—250	7,62	Нет	Нет
48—420	10,1	Нет	Нет
Широколиственные			
200—420	8,7	0,67	Нет
Лиственничники			
48—420	9,4	Нет	Нет
Все типы лесов			
48—420	3,61	0,42	0,32

Примечание. «Нет» означает статистическую незначимость коэффициента при переменной.

видно, что в еловых лесах более существенна зависимость от осадков, причем характер этой зависимости меняется: с увеличением биомассы зависимость от осадков меняет знак и становится слабее. С ростом биомассы ельника меняется и зависимость от температуры, которая для лесов с большой биомассой становится статистически значимой.

В сосновых лесах устанавливается противоположная тенденция: зависимость годичной продукции от температуры сильнее, чем от осадков. Характер зависимости годичной продукции сосновых лесов от осадков также меняется с ростом биомассы: для лесов с малой биомассой увеличение осадков приводит к увеличению годичной продукции, а для лесов с большой биомассой — к ее уменьшению. Доля общего разброса данных, объясняемая различными уравнениями для сосняков, как видно из таблицы, меньше, чем для всех других типов леса.

Кроме того, изменения годичной продукции сосняков при повышении температуры или увеличении количества осадков также меньше, чем у остальных типов леса. Эти два факта подтверждают экологическую концепцию о сосняках как интерзональном типе растительности.

Отметим, что леса из ели, пихты, кедра (полидоминантные леса) также сильнее реагируют на повышение температуры, чем на увеличение количества осадков (для осадков зависимость оказалась статистически незначимой). При повышении температуры воздуха на 1 °C годичная продукция в этих лесах увеличивается максимально по сравнению с другими типами леса.

Анализ зависимости годичной продукции лиственничников от климата также подтвердил существенную зависимость от температуры и слабую статистически незначимую зависимость от осадков.

Для широколиственных лесов статистически значимые зависимости получены только для лесов с большой биомассой. Это можно объяснить тем обстоятельством, что для данного типа леса малые биомассы нехарактерны. Для этих лесов с большой биомассой влияние температуры по-прежнему преобладает по сравнению с влиянием осадков.

Далее, были проанализированы регрессионные зависимости для всей совокупности лесных экосистем, без учета их типа. При этом выявлены те же закономерности, что и для отдельных типов.

1. Для всех лесных экосистем с малой и большой биомассой, молодых и старых с увеличением возраста и биомассы леса зависимость годичной продукции от климата ослабевает.

2. Влияние температуры воздуха на годичную продукцию существенно сильнее, чем влияние осадков.

3. Связь годичной продукции с суммой температур и с суммой осадков за период вегетации более тесная, нежели со среднегодовой температурой и годовым количеством осадков, причем с возрастом экосистемы зависимость годичной продукции от этих показателей увеличивается.

4. Характер зависимости годичной продукции лесных экосистем от осадков меняется с ростом биомассы: для лесов с малой биомассой (48—200 т/га) увеличение количества осадков приводит к увеличению годичной продукции, а для лесов с большой биомассой (200—420 т/га) — к уменьшению годичной продукции.

Анализ зависимости годичной продукции различных таежных зон от климата дал следующие результаты. Повышение среднегодовой температуры на 1°C приводит к увеличению годичной продукции на 7,7 % от среднего значения. Увеличение суммарной солнечной радиации на 1 % — к увеличению годичной продукции на 4,2 % от среднего значения. Это можно объяснить тем, что в зоне северной тайги лимитирующим фактором является суммарная солнечная радиация и температура воздуха. В зоне средней тайги повышение температуры воздуха на 1°C приводит к росту годичной продукции на 4,8 % от среднего значения продукции в этой зоне. Очевидно, здесь лимитирующим фактором является температура воздуха. В зоне южной тайги повышение температуры воздуха на 1°C приводит к увеличению годичной продукции на 18,3 % от среднего значения. Очевидно, в этой зоне температура воздуха также является лимитирующим фактором. Так как лесные экосистемы таежных зон находятся в условиях достаточного увлажнения, то изменения количества осадков существенно меньше влияют на годичную продукцию и биомассу.

Зависимость биомассы лесных экосистем от климата имеет следующий характер. Из полученных уравнений для биомасс лесных экосистем различных таежных зон следует, что в зоне северной тайги наиболее сильное влияние на биомассу оказывает среднегодовая температура воздуха и суммарная солнечная радиация. Повышение температуры на 1°C приводит к увеличению биомассы на 9 % от среднего значения биомассы в этой зоне. Увеличение солнечной радиации на 1 % — к увеличению биомассы на 5,9 %. В зоне средней тайги существенное влияние на изменение биомассы оказывает температура воздуха. На биомассу южнотаежных лесов наиболее сильное влияние оказывает суммарная солнечная радиация, причем с увеличением ее на 1 % от среднего для этой зоны значения биомасса уменьшается на 1,1 % от среднего значения. Зависимости от температуры и осадков в южной тайге оказались статистически незначимыми.

Анализ зависимости годичной продукции экосистем от биомассы показал, что с ростом биомассы зависимость ослабевает. Эта закономерность прослеживается у всех рассмотренных типов лесных экосистем, за исключением лиственничников, для которых устанавливается противоположная тенденция: зависимость годичной продукции от биомассы усиливается с ростом биомассы.

Таким образом, на основе созданной базы данных были получены регрессионные уравнения, подтверждающие существующие биологические концепции и позволившие сформулировать некоторые новые закономерности продукционного процесса лесов. Примером использования регрессионных уравнений может служить модифицированный вариант пространственному распределенной модели глобального круговорота углерода в системе атмосфера—растения—почва [3]. В модели вся территория земного шара разделена на участки $4 \times 5^{\circ}$, каждый из которых принадлежит к одному из 30 типов почвенно-растительных формаций или не имеет

растительности. Участок характеризуется количеством углерода в биомассе растений, в мертвом органическом веществе почвы и обменивается углеродом с атмосферой. Внешними переменными в модели являются: T_i — среднегодовая температура воздуха ($^{\circ}\text{C}$) у поверхности суши; P_i — годовое количество осадков (мм/год), где i — номер участка суши; C — концентрация углерода в атмосфере; V — антропогенные поступления углерода в атмосферу.

Динамика углерода описывается системой обыкновенных нелинейных дифференциальных уравнений. Начальные значения для биомасс взяты с карты продуктивности растительности. Зависимость годичной продукции получена с помощью экспертных оценок. Модифицированная модель использует регрессионные зависимости для начальных значений биомассы и для годичной продукции лесных экосистем умеренной зоны северного полушария. При этом регрессионные зависимости, полученные для лесных экосистем, расположенных в умеренной зоне на территории СССР, распространены на лесные экосистемы умеренной зоны в Северной Америке. Начальные значения биомассы лесных экосистем вычисляются по регрессионной формуле

$$B_i^0(T_i^0, P_i^0, R_i^0) = 256,87 + 7,24T_i^0 + 0,0623P_i^0 - 0,72R_i^0,$$

где T_i^0 , P_i^0 , R_i^0 начальные значения среднегодовой температуры, годового количества осадков и суммарной солнечной радиации, B_i^0 — начальные значения биомассы (т/га).

Годичная продукция задана уравнением (1) для всей совокупности лесных экосистем.

Использование для годичной продукции регрессионной зависимости от двух климатических параметров — среднегодовой температуры и годового количества осадков — вида

$$F(T_i, P_i) = 5,98 + 0,33T_i + 0,0031P_i$$

дало большее расхождения с основным вариантом модели. Таким образом, было установлено существенное влияние суммарной солнечной радиации на годичную продукцию лесных экосистем.

Машинные эксперименты с модифицированной моделью показали хорошую согласованность полученных значений годичной продукции со значениями в основной модели. Это подтверждает надежность используемых регрессионных формул, с одной стороны, и адекватность основной модели — с другой.

На основе модифицированной модели получены компьютерные карты годичной продукции и биомассы для лесов умеренной зоны

Рис. 1. Компьютерная карта годичной продукции растений суши (т/(га·год)) на сетке $4 \times 5^{\circ}$.

Цифры 1, 2, ..., 9 означают градации переменной; знак «+» означает пульсивое значение переменной; границы градаций: 0,2; 1,5; 3,0; 5,0; 8,0; 12,0; 19,0; 27,0; 35,0; цифра 1 означает значение переменной, меньшее 0,2, цифра 9 — значение между 27,0 и 35,0.

северного полушария на сетке $4 \times 5^\circ$. Компьютерная карта годичной продукции приведена на рис. 1. С модифицированной моделью был проведен ряд машинных экспериментов. Было исследовано стационарное состояние без климатических воздействий, а также различного рода гипотетические воздействия, такие, как повышение температуры воздуха на 1°C , увеличение годового количества осадков на 6 %, удвоение содержания CO_2 в атмосфере. При всех таких экспериментах наблюдались схожие реакции основной и

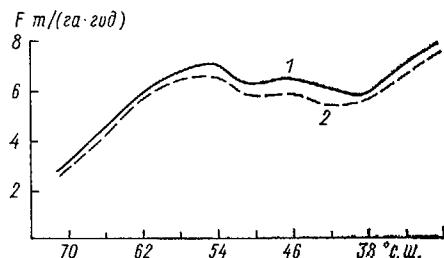


Рис. 2. Зональное распределение годичной продукции экосистем, расположенных на территории СССР.

1 — расчет в основной модели, 2 — расчет в модифицированной модели.

модифицированной модели. Расхождения получаемых в той и другой моделях значений годичной продукции не превосходили погрешности измерения экспериментальных данных. На рис. 2 приведено зональное распределение годичной продукции в стационарном состоянии модифицированной модели. Усреднение значений продуктивности по широтам осуществлялось только для территории СССР. Видно, что расхождение распределений невелико и составляет максимум 8,9 %.

С помощью модифицированной модели были рассчитаны изменения годичной продукции и биомассы лесных экосистем к 2030 г. при антропогенных выбросах CO_2 в атмосферу, а также количество углерода к этому моменту. Использовались сценарии выбросов CO_2 , приведенные в [3]. В результате расчетов получено, что концентрация CO_2 в атмосфере к 2030 г. возрастет до 1270 млрд. т. Температура атмосферы повысится на $1,5^\circ\text{C}$ по сравнению с уровнем 1979 г., а концентрация CO_2 в атмосфере — на 80 %.

Расчетные изменения годичной продукции по отношению к 1979 г. при этом для северной тайги составят 10,9 %, средней тайги — 10,7 %, южной тайги — 11,2 %, хвойно-широколиственных лесов — 8,0 %, в целом для лесов СССР — 9,3 %.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дрейпер Р., Смит Г. Прикладной регрессионный анализ.— М.: Финансы и статистика, 1986, т. 1. 366 с.
- Климатический атлас СССР.— М., 1960, т. 1. 180 с.
- Моисеев Н. Н., Александров В. В., Тарко А. М. Человек и biosfera.— М.: Наука, 1985. 272 с.

**INVESTIGATION OF THE FOREST ECOSYSTEM PRODUCTION
PROCESS IN THE MODERATE NORTHERN HEMISPHERE
USING A DATA BASE**

M. V. Udalkina

Moscow State University

N. I. Bazilevich

USSR Academy of Sciences Institute of Geography

B. G. Bogatyrev, A. P. Kirilenko, A. M. Tarko

USSR Academy of Sciences Computing Centre

The established data base for the production process in forest ecosystems in the USSR moderate zone (about 700 sites), including information on the climate parameters, has enabled to examine statistical relationship of the annual production, biomass, etc. with the climate factors. The obtained regression relationships have been used in the spatial distribution model of carbon dioxide global cycle.

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭКОСИСТЕМ

РЕАКЦИЯ ХВОЙНОГО ЛЕСА НА ВТОРЖЕНИЕ ВРЕДИТЕЛЯ: ПРОСТЕЙШАЯ ДИНАМИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ

M. Я. Антоновский

*Международный институт прикладного
системного анализа, Австрия*

Ю. А. Кузнецов

Научно-исследовательский вычислительный центр АН СССР

P. A. Флеминг

Институт контроля над вредителями леса, Канада

ВВЕДЕНИЕ

В работе [1] была предложена следующая система дифференциальных уравнений для описания динамики разновозрастного леса, подверженного воздействию насекомых—вредителей:

$$\begin{cases} \dot{x} = \rho y - \gamma(y)x - fx, \\ \dot{y} = fx - hy - Ayz, \\ \dot{z} = -ez + Byz, \end{cases} \quad (1)$$

где x и y — численности (плотности) «молодых» и «старых» деревьев, z — численность (плотность) насекомых. Параметр ρ есть репродуктивность деревьев, a и f — коэффициенты смертности и старения. Функция $\gamma(y)$ описывает зависимость смертности молодых деревьев от плотности старых. При этом предполагается, что существует некоторый оптимальный уровень плотности старых деревьев, при котором молодые выживают наиболее успешно. В этом случае можно взять, например, $\gamma(y) = a(y - b)^2 + c$. Параметр ε есть коэффициент естественной смертности вредителей. Член $-Ayz$ описывает индуцированную вредителем смертность старых деревьев, а член Byz — прирост насекомых при питании этими деревьями.

Кроме модели (1) в работе [1] изучалась и другая модель, в которой вредитель «атакует» молодые деревья. Фактически эта

работа была посвящена детальному анализу именно такой ситуации. В настоящей статье мы изучаем только модель (1) и, кроме того, делаем попытку оценить значения параметров модели для случая бальзамических пихтовых лесов Канады, в которых стоящие деревья сильно уязвимы по отношению к вредителю-листострекке.

СВОЙСТВА МОДЕЛИ (1)

Линейной заменой переменных, параметров и времени система (1) приводится к виду

$$\begin{cases} \dot{x} = \rho y - (y - 1)^2 x - sx, \\ \dot{y} = x - hy - yz, \\ \dot{z} = -\varepsilon z + Byz, \end{cases} \quad (2)$$

где для новых переменных и параметров сохранены старые обозначения. Например, новые параметры могут быть выражены через старые по формулам:

$$\begin{aligned} \rho &:= \frac{f\rho}{a^2 b^4}, \quad s := \frac{f+c}{ab^2}, \quad h := \frac{h}{ab^2}, \\ \varepsilon &:= \frac{\varepsilon}{ab^2}, \quad B := \frac{B}{ab}. \end{aligned}$$

Система (2) может иметь от одного до четырех неотрицательных положений равновесия:

$$E_0 = (0, 0, 0), \quad E_{1,2} = (x_{1,2}, y_{1,2}, 0), \quad E_3 = (x_3, y_3, z_3).$$

Равновесия $E_{1,2}$ в инвариантной плоскости $z=0$ имеют координаты

$$y_{1,2} = 1 \pm \left(\frac{\rho}{h} - s \right)^{1/2}, \quad x_{1,2} = hy_{1,2}$$

и появляются парой на бифуркационной линии $D_1 = \{(\rho, h) : \rho = sh\}$. На линии $D_2 = \{(\rho, h) : \rho = (s+1)h\}$ равновесие E_1 сливается с E_0 и становится отрицательным. Равновесие

$$E_3 = \left(\frac{\rho \varepsilon B}{(\varepsilon - B)^2 + sB^2}, \quad \frac{\varepsilon}{B}, \quad \frac{\rho B^2}{(\varepsilon - B)^2 + sB^2} - h \right)$$

появляется ниже бифуркационной линии

$$S = \left\{ (\rho, h) : h = \frac{\rho B^2}{(\varepsilon - B)^2 + sB^2} \right\}.$$

Положение равновесия E_3 всегда устойчиво, но может иметь как вещественные, так и комплексные собственные числа. Следовательно характер приближения к нему может быть как монотонным, так и колебательным.

Параметрический портрет системы (2) показан на рис. 1. Он зависит от отношения ε к B . Соответствующие фазовые портреты представлены на рис. 2.

Рассмотрим более детально поведение системы в параметрической области \mathcal{Z} , в которой она демонстрирует затухающие колебания. Если вредитель отсутствует ($z=0$), то система стремится

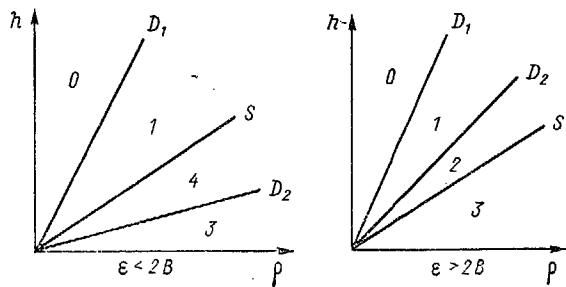


Рис. 1. Параметрический портрет системы (2).

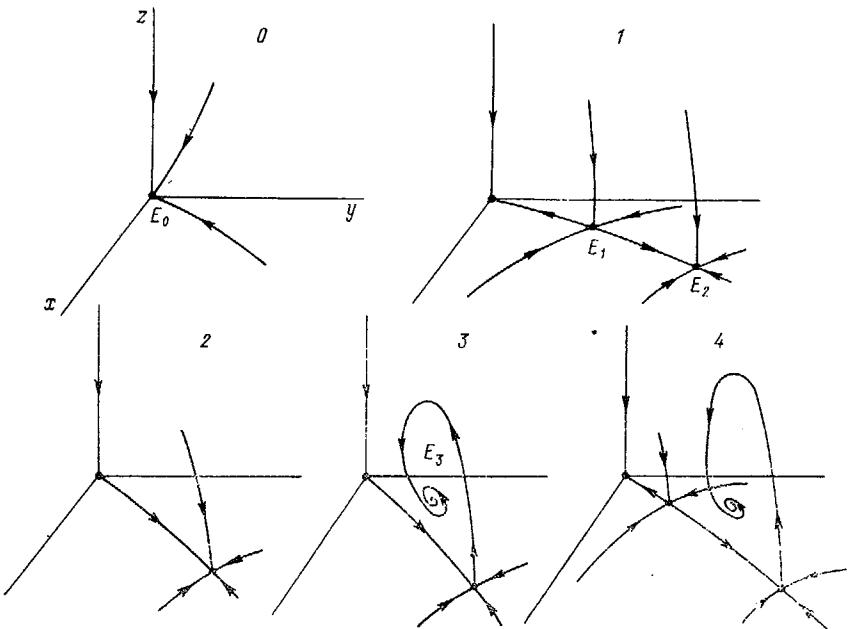


Рис. 2. Фазовые портреты системы (2).

к равновесию E_2 с постоянными плотностями молодых и старых деревьев. Если затем в лес вторгается небольшое число вредителей, то возникает вспышка их численности и система переходит в равновесие E_3 с меньшими плотностями деревьев и некоторой плотностью популяции насекомых. Максимальная численность насекомых, достигаемая во время вспышки, заметно превосходит равновесный уровень E_3 .

Заранее неочевидное поведение возникает, если система находится в равновесии E_3 , но затем численность вредителей по каким-либо причинам снижается. Такое снижение может быть вызвано, например, мероприятиями по уничтожению вредителей, эпидемиями или просто случайными вариациями. Как можно усмотреть из рис. 3, при этом возникает новая вспышка численности

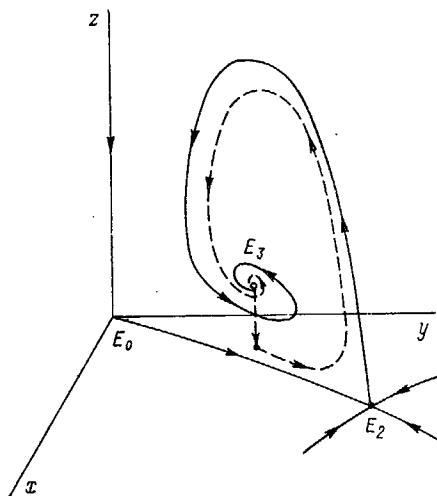


Рис. 3. Сокращение численности популяции вредителя может привести к повторению вспышки его численности.

вредителей. Другими словами, случайное сокращение численности популяции может привести к повторению вспышки его численности.

ОЦЕНКА ЗНАЧЕНИЙ ПАРАМЕТРОВ

Основной задачей настоящей работы является демонстрация того, как рассмотренная модель может применяться к описанию реальной экосистемы типа лес—вредитель, а именно системы хвойный лес—листовертка.

Эта экосистема является подходящей для наших целей по ряду причин. Во-первых, для нее доступна информация о процессах, моделируемых уравнениями (1). Во-вторых, предшествующие модели [4, 8] концентрировались на описании других процессов в этой экосистеме (например, дефолиации, уничтожении вредителей их хищниками, миграции насекомых).

Листовертка (*Choristoneura fumiferana*) является естественным дефолиатором бальзамической пихты (*Abies balsamea*) в boreальных лесах на востоке Северной Америки. Вспышки численности листовертки приводят к гибели деревьев на обширных площадях. Период между вспышками равен 26—40 годам, причем

вспышка продолжается 6—15 лет. На участках со зрелой и перезрелой пихтой, которая особенно уязвима по отношению к «атаке» листоверток, численность вредителей может возрастать на несколько порядков.

Далее мы оценим значения параметров модели (1) из теоретических соображений, а затем выясним, насколько хорошо модель воспроизводит реальное поведение системы.

Начнем с оценки значения h — коэффициента естественной смертности в уравнениях (1). Мак-Лин [5] отмечает, что для бальзамической пихты «средняя относительная вероятность смерти до вспышки вредителя» составляет 1,0—3,8 % в год. Следовательно, если y_a есть число старых деревьев в момент времени a , то $y_{a+1} = y_a e^{-h}$ и

$$0,01 \leq \frac{y_a - y_{a+1}}{y_a} \leq 0,038.$$

Следовательно,

$$0,01 \leq h \leq 0,04 \text{ (год}^{-1}\text{)}. \quad (3)$$

Параметр f описывает старение деревьев в модели (1). При этом в зависимости от того, как именно определены границы возрастных классов, f может принимать различные значения. Согласно [3], бальзамическая пихта достигает репродуктивной зрелости к 30—35 годам, становится умеренно уязвимой к листовертке в 40 лет и крайне уязвимой в возрасте 60 лет и более. Кроме того, посадки обычно имеют возраст 40—60 лет, когда наблюдается массовый высев подроста. Таким образом, мы можем считать, что деревья проводят от 30 до 70 лет в физиологически «молодой» возрастной группе. Если этот промежуток имеет нормальное распределение со средним 30—70 лет, то

$$\frac{1}{70} \leq f \leq \frac{1}{30}$$

или

$$0,014 \leq f \leq 0,033 \text{ (год}^{-1}\text{)}. \quad (4)$$

Функция $\gamma(y)$ описывает зависимость естественной смертности молодых деревьев от плотности y старых деревьев. Мак-Лин [5] утверждает, что естественная смертность лежит в интервале 0,01—0,04 в год. Таким образом, можно положить приближенно

$$c = 0,01 \text{ (год}^{-1}\text{)}. \quad (5)$$

Рост смертности при малых плотностях старых деревьев может объясняться конкуренцией подроста с кустарником и травой [3], а при больших значениях плотности старых — конкуренцией с ними. Предполагая, что межвидовая конкуренция менее существенна, чем внутривидовая, можно считать, что $b \ll y_{\max}$. Положим, согласно [3] (см. табл. 90), $y_{\max} = 2,471$ и возьмем

$$b = 0,1 y_{\max} = 0,2471 \left(10^3 \text{ деревьев} \cdot \text{га}^{-1}\right). \quad (6)$$

Тогда, так как $\gamma(y_{\max}) \approx 0,04$ [5], имеем

$$\gamma_{\max} = a(y_{\max} - b)^2 + c \approx 0,04.$$

Следовательно, с учетом (5) и (6)

$$a = 0,00606 \text{ (га}^2 \cdot (10^3 \text{ деревьев})^{-2} \cdot \text{год}^{-1}\text{).} \quad (7)$$

К данному моменту мы оценили все параметры лесной части модели (1), кроме ρ — коэффициента производства подроста или «репродуктивности». Этот параметр соединяет в себе эффекты производства семян, их прорастания и выживания подроста на первых годах жизни. Поэтому этот параметр наиболее трудно поддается оценке. Мы будем действовать следующим образом: найдем ρ из условия стационарности состояния леса при отсутствии вредителя. Если $z=0$, то условие $\dot{y}=0$ дает $x=yh/f$. Так как соответствующее $y_{\max} \approx 2,471$ значение x лежит в интервале 4,97—7,42 (деревьев·га⁻¹) (см. [3], табл. 90), то, выбирая $f=0,017 \text{ год}^{-1}$ и $h=0,04 \text{ год}^{-1}$, мы получаем значение

$$x_{\max} = 5,81 \text{ (10}^3 \text{ деревьев} \cdot \text{га}^{-1}\text{),}$$

которое нас удовлетворяет. Следовательно, мы можем положить далее

$$f = 0,017 \text{ (год}^{-1}\text{)} \quad (8)$$

и

$$h = 0,04 \text{ (год}^{-1}\text{).} \quad (9)$$

Из условия обращения в нуль правой части первого уравнения из (1) в равновесной точке $(x_{\max}, y_{\max}) \approx (5,81; 2,47)$ при $z=0$ и, используя (5)—(8), получаем

$$\rho = 0,134 \text{ (год}^{-1}\text{).} \quad (10)$$

Это завершает оценку параметров лесной части модели (1). Теперь мы должны оценить значения параметров ε , A и B . Они описывают естественную смертность вредителей и взаимодействие леса с насекомыми.

Начнем с ε — коэффициента естественной смертности листовертки. Сразу после вспышки остается мало зрелых и перезрелых деревьев. Поэтому можно считать, что в этот период мы приближенно имеем $\dot{z} \approx -\varepsilon z$, т. е. $z_{t+1} = z_t e^{-\varepsilon}$. Поэтому, рассматривая рис. 8 из работы [7], можно заключить, что

$$1,0 \leq \varepsilon \leq 1,5 \text{ (год}^{-1}\text{).} \quad (11)$$

Рассмотрим далее параметр A . Он имеет смысл относительной смертности деревьев, вызванной вредителями. Известно, что во время вспышки годовая смертность деревьев, вызванная листоверткой, достигает 8—15 % [5]. Следовательно, рассматривая эту смертность изолированно, имеем $\dot{y} \approx -Ay$. Далее, вблизи максимума вспышки $y_{t+1}/y_t \approx e^{-Az}$, где $z=z_{\max} \approx 20$ (10^3 гусениц на одно дерево) [6]. Отсюда получаем

$$0,00417 \leq A \leq 0,0081 \text{ (10}^3 \text{ деревьев} \cdot \text{гусениц}^{-1} \cdot \text{год}^{-1}\text{).} \quad (12)$$

Осталось оценить значение параметра B — скорость прироста насекомых, приходящихся на одно дерево. Если z мало и y находится вблизи равновесного значения i , следовательно, почти по-

Таблица 1

Значения параметров системы

Параметр	Единица	Интервал	Значение
a	га ² · (10 ³ деревьев) ⁻² · год ⁻¹	—	0,00606
b	10 ³ деревьев · га ⁻¹	—	0,247
c	год ⁻¹	—	0,01
ρ	год ⁻¹	—	0,134
f	год ⁻¹	0,014—0,03	0,017
h	год ⁻¹	0,01—0,04	0,04
ε	год ⁻¹	1,0—1,5	1,5
A	10 ³ деревьев · гусениц ⁻¹ · год ⁻¹	0,004—0,008	0,004
B	10 ³ га · деревьев ⁻¹ · год ⁻¹	0,08—1,42	0,8

стоянно, то имеем $z_{t+1}/z_t \approx e^{-(By_{\max} - \varepsilon)}$. По аналогии с выводом оценки (11) и используя тот же рис. 8 из [7], получаем

$$0,8 \leqslant B \leqslant 1,42 ((10^3 \text{ деревьев}^{-1}) \cdot \text{га} \cdot \text{год}^{-1}). \quad (13)$$

Таблица 2

Начальные значения переменных

Переменная	Единица	Значение
x	10 ³ деревьев · га ⁻¹	5,81
y	10 ³ деревьев · га ⁻¹	2,47
z	10 ³ гусениц · деревьев ⁻¹	0,005

Таким образом, мы приходим к табл. 1 для оценок значений параметров системы и табл. 2 для начальных значений переменных.

ОБСУЖДЕНИЕ

Решение системы уравнений (1) с данными из табл. 1 и 2, полученное численно на ЭВМ, представлено на рис. 4. Можно показать, что выбранные значения параметров отвечают области 3 на правом параметрическом портрете на рис. 2. Следовательно, мы можем ожидать вспышку численности листовертки. Как видно из рисунка, это действительно имеет место, причем численные характеристики вспышки соответствуют реально наблюдаемым. В частности, вспышка длится примерно 15 лет, что отвечает данным [7]. Таким образом, модель, несмотря на ее чрезвычайную упрощен-

ность, правильно воспроизводит существенные черты реальных вспышек и может поэтому рассматриваться как концентрированное представление доступных данных о состоянии лесных экосистем.

Есть два очевидных различия между вычисленными вспышками и наблюдаемыми в реальности. Во-первых, отличается время

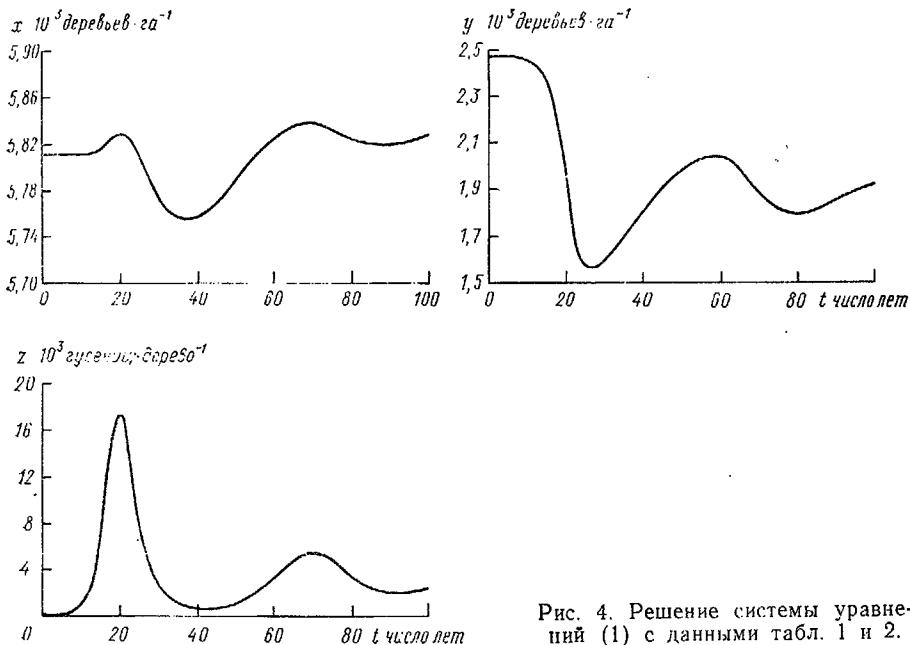


Рис. 4. Решение системы уравнений (1) с данными табл. 1 и 2.

наступления интенсивной смертности деревьев. В модели оно имеет место вблизи пика численности вредителей, в то время как в реальных лесах оно наступает несколько позже. Такое поведение модели (1) может объясняться тем, что в ней не учтена явно роль листвы (хвои). В природе вредители сначала уничтожают хвою, и лишь спустя некоторое время это приводит к гибели деревьев. Однако, учитывая упрощенную форму модели, это отличие можно считать несущественным. Гораздо более существенным недостатком модели (1) является ее способность воспроизводить точно повторяющиеся и незатухающие вспышки численности вредителя. Здесь возникает вопрос, могут ли случайные вариации параметров внутри оцененных интервалов привести к поддержанию колебаний. Этот вопрос нуждается в отдельном исследовании.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Antonovsky M. Ya., Clark W., Kuznetsov Yu. A. The influence of pests on forest age structure dynamics: The simplest mathematical models. International Institute for Applied Systems Analysis, 1987, WP-87-70.

2. Antonovsky 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, 1983, p. 353—358.
3. Bakuzis E. V., Hansen H. L. Balsam Fir. Minneapolis, Univ. of Minnesota, 1965. 445 p.
4. Jones D. D. The budworm site model.—In: Norton G. A., Holling C. S. (eds.). Pest Management. Pergamon, Oxford, 1979. 350 p.
5. MacLean D. A. Effects of spruce budworm outbreaks on forest growth and yield.—In: Sanders C. J., Stark R. W., Mullins E. J., Murphy J. (eds.). Recent Advances in Spruce Budworms Research. Can. For. Serv., OTTAWA, 1985, p. 148.
6. Miller C. A. Spruce budworm: how it lives and what it does.—For. Chron., 1975, v. 51, p. 136—138.
7. Royama T. Population dynamics of the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana*.—Ecological Monographs, 1984, v. 54, p. 429—462.
8. Steedinger J. R. A spruce budworm-forest model and its applications for suppression programs.—Forest Sci., 1984, v. 30, p. 597—615.

RESPONSE OF A CONIFEROUS FOREST TO PEST INTRUSION: SIMPLE DYNAMICS MODEL

M. Ya. Antonovsky

International Institute of Applied Systems Analysis, Austria

Yu. A. Kuznetsov

Research Computer Centre, USSR Academy of Sciences

R. A. Fleming

Forest Pest Control Institute, Canada

The authors assess parameter values in the model describing dynamics of multi-age forest exposed to pest impact for the single spruce forests in Canada and leaf rollers. The model is shown to simulate the amplitude, time interval and pattern of the pest outbursts; it, therefore, may be considered a concise presentation of known biological data.

МОДЕЛЬНЫЙ ПОДХОД К ОЦЕНКЕ ЭКОНОМИЧЕСКОГО УЩЕРБА ДЛЯ ЭКОСИСТЕМ РЕГИОНА

Н. М. Виноградова, М. О. Никонорова

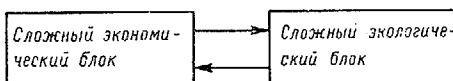
Лаборатория мониторинга природной среды и климата Госкомгидромета и АИ СССР

Критерисм эффективности согласования экономических и экологических процессов может быть показатель $E = 1/Y$, где Y — величина ущерба от изменения состояния экосистем, вызванного хозяйственной деятельностью. Соответственно, чем выше степень рассогласованности экономических и экологических процессов, тем больше значение Y . В этом смысле показатель ущерба должен рассчитываться как интегральная оценка отклонений удельных характеристик от нормативных в цели природный ресурс — народнохозяйственная система — природная среда — экосистема.

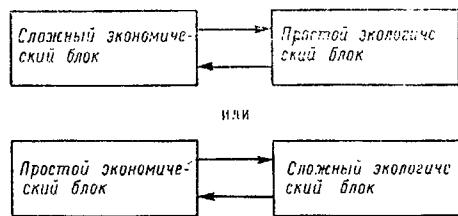
Нами сделана попытка сформулировать модельный подход к определению такой интегральной оценки с учетом ее региональной привязки на основе имеющихся на сегодняшний день результатов в области разработки системы нормативов взаимодействия в цепи народнохозяйственная система — экосистема.

Реализация этого подхода связана с расчетами по эколого-экономической модели регулирования качества природной среды региона. Эта модель построена с целью выработки управляющего решения, обеспечивающего устойчивое ресурсопользование при минимизации ущерба экосистемам и общей максимизации прибыли от народнохозяйственного комплекса региона.

В первоначальном виде [1] модель лишь условно могла быть отнесена к классу эколого-экономических: она не имела еще блочной структуры и отличалась от экономических моделей переменной выбросов загрязняющих веществ, возникающих в результате региональных процессов производства или потребления. Однако по мере продвижения модельных исследований становилась очевидной необходимость перехода к блочной структуре, которая обеспечивает в достаточной мере адекватное описание динамики экономической и экологической системы регионального уровня в их взаимосвязи:



Тщательный анализ, проводимый в конкретной ситуации, позволяет упростить модель комбинацией вида



без ущерба адекватности задачи, если наборы переменных в каждом модельном блоке характеризуют основные элементы соответствующей (экономической или экологической) региональной системы.

Рассмотрим схему модели. Экономический блок модели (экономическая субмодель) строится как задача линейного программирования большой размерности с блочной структурой. В модели приняты следующие обозначения:

- j — индекс предприятия ($j=1, \dots, J$);
- i_j — индекс продукции, производимой j -м предприятием ($i_j = 1, \dots, m_j$);
- p_j — индекс вида ресурса, используемого j -м предприятием ($p_j = 1, \dots, n_j$);
- p — индекс вида регионального ресурса ($p=1, \dots, n$);
- k_j — индекс вида производственного отхода j -го предприятия ($k_j = 1, \dots, l_j$);
- k — индекс производственного отхода, оказывающего воздействие на экосистемы региона ($k=1, \dots, l$);
- X_j — вектор выпуска продукции j -м предприятием размерностью $m_j \times 1$;
- B_j — вектор лимитов ресурсов p_j вида, потребляемых j -м предприятием, размерностью $n_j \times 1$;
- \bar{B} — вектор лимитов региональных ресурсов p вида размерностью $n \times 1$;
- D_j — вектор норм отходов k_j вида на j -м предприятии размерностью $l_j \times 1$;
- \bar{D} — вектор норм производственных выбросов k -го вида, оказывающих необратимое воздействие на экосистемы региона, размерностью $l \times 1$;
- P_j — вектор удельной прибыли от выпуска продукции j -м предприятием размерностью $1 \times m$;
- C_j — вектор удельных затрат, связанных с ликвидацией последствий воздействия производственных выбросов j -го предприятия на экосистемы региона, размерностью $1 \times m$;
- A_j — матрица коэффициентов (норм) затрат ресурсов на выпуск продукции на j -м предприятии размерностью $n_j \times m_j$;

\bar{A}_j — матрица коэффициентов (норм) затрат региональных ресурсов на выпуск продукции на j -м предприятии размерностью $n \times m_j$;

H_j — матрица удельных выбросов производственных отходов при выпуске продукции на j -м предприятии размерностью $k_j \times m_j$;

\bar{H}_j — матрица удельных выбросов производственных отходов, оказывающих необратимое воздействие на экосистемы региона, при выпуске продукции на j -м предприятии размерностью $k \times m_j$.

В этих обозначениях экономический блок модели имеет следующий вид:

$$\begin{aligned} A_1 X_1 &\leq B_1; \\ &\vdots \\ &\vdots \\ A_j X_j &\leq B_j; \end{aligned} \tag{1}$$

$$\bar{A}_1 X_1 + \dots + \bar{A}_j X_j + \dots + \bar{A}_J X_J \leq \bar{B}; \tag{2}$$

$$\begin{aligned} H_1 X_1 &\leq D_1; \\ &\vdots \\ &\vdots \\ H_j X_j &\leq D_j; \end{aligned} \tag{3}$$

$$\bar{H}_1 X_1 + \dots + \bar{H}_j X_j + \dots + \bar{H}_J X_J \leq \bar{D}; \tag{4}$$

$$X_j \geq 0; \tag{5}$$

$$(P_1 - C_1) X_1 + \dots + (P_j - C_j) X_j + \dots + (P_J - C_J) X_J \rightarrow \max. \tag{6}$$

Решение задачи симплекс-методом позволяет определить вектор оценок региональных ресурсов — \bar{V} и вектор оценок производственных выбросов или так называемый вектор ущербов \bar{Y} . Используя оптимальные оценки региональных ресурсов, оптимальные оценки ущербов и учитывая условия A_j, B_j, H_j , полученные в результате решения задачи варианты развития каждого j -го предприятия обеспечивают $\max(P_j - \bar{V}\bar{A}_j - \bar{Y}\bar{H}_j) X_j$. Таким образом, формируется оптимальный план развития народнохозяйственного комплекса

региона, обеспечивающий сбалансированное ресурсопользование и дополнительный эффект от согласования экономического и экологического воспроизводства. Элементы векторов D_j , \bar{D} , C_j и матрицы \bar{H}_j формируются на основе расчетов по экологическому блоку модели.

При построении экологического блока (экологической субмодели), в частности для расчетов элементов вектора C_j , используются методы имитационного моделирования и результаты оценок зависимостей доза—эффект, полученные по принципу «черного ящика», согласно которому, влияя через выбранные входы на экосистему в целом, можно регистрировать ее реакции на выходах, не имея сведений о процессах внутри самой системы. Введем следующие определения и обозначения для основных характеристик входов и выходов:

z — характеристика поведения (параметр поведения) экосистемы;

H , u , t — факторы, определяющие траекторию ее поведения;

Тогда принцип «черного ящика» реализуется в следующей модели:

$$z = f(H, u, t), \quad (7)$$

где H — антропогенная нагрузка на экосистему, трансформированная природной средой;

u — устойчивость экосистемы (региональные экосистемы обладают различной степенью устойчивости к одному воздействию; устойчивость в данном случае понимается как естественная способность к самовосстановлению и саморегуляции, присущая экосистеме независимо от характера и степени воздействия [2]);

t — фактор времени.

Фактор времени позволит учесть запаздывание ответной реакции экосистемы на антропогенное воздействие, трансформированное природной средой:

$$z = f(H_{t-n}, u_{t-(n+1)}). \quad (8)$$

Таким образом, поведение экосистемы в данный период времени определяется уровнем нагрузки, трансформированной природной средой, и состоянием экосистемы в предшествующий период. При этом допустимые границы воздействия определяются пределами устойчивости экосистемы (рис. 1).

На устойчивость экосистемы влияет множество факторов, в том числе биологическая продуктивность растительности, динамическое состояние и тенденции растительного покрова, тепловые ресурсы, условия увлажнения, характер рельефа, почвообразования и т. п. [2]. В частном случае в модели (7) в качестве параметра состояния экосистемы используется показатель продуктивности

$$P_t = f(H_{t-n}, P_{t-(n+1)}), \quad (9)$$

где P_t — фактическая продуктивность региональной экосистемы; $P_{t-(n+1)}$ — продуктивность экосистемы в период, предшествующий воздействию.

В общем случае можно выделить два типа поведения экосистемы в зависимости от величины и характера воздействия (рис. 2, 3). Первый тип поведения имеет место в случае ярко вы-

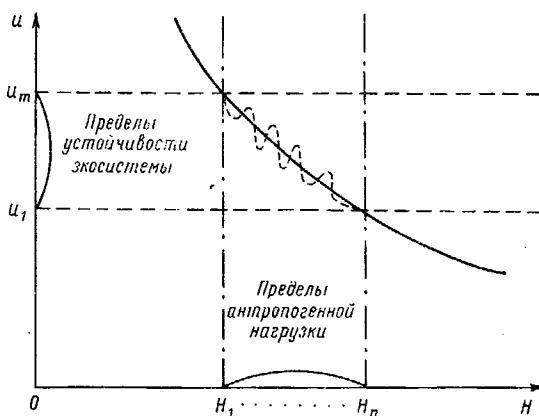


Рис. 1. Зависимость показателей антропогенной нагрузки и устойчивости экосистем.

раженных сильных воздействий, быстро трансформируемых средой и способных вывести экосистему из состояния динамического равновесия. В результате экосистема или переходит в другой вид, которому соответствует более низкая устойчивость к воздействиям

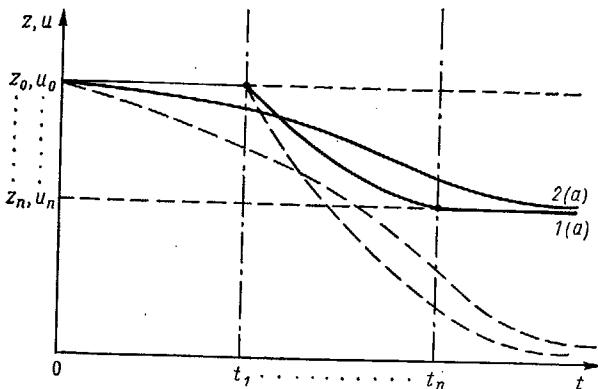


Рис. 2. Зависимость поведения экосистемы от характера и силы воздействия (случай 1).

(случай *a*), или после снятия воздействия возвращается в прежнее состояние (случай *b*). Второй тип поведения характерен для экосистем, подверженных слабому, неявно выраженному воздействию, при котором вступает в силу эффект накопления в природной среде, в силу чего трансформация на экосистему происходит

постепенно, с запаздыванием. Траектория II типа поведения экосистемы как бы повторяет траекторию I типа, но выглядит более плавной и сдвинута во времени.

Из рис. 2 и 3 очевидно, что вид функции, описывающей поведение региональной экосистемы, в каждом конкретном случае в зависимости от степени нагрузки и ее трансформации в среде будет

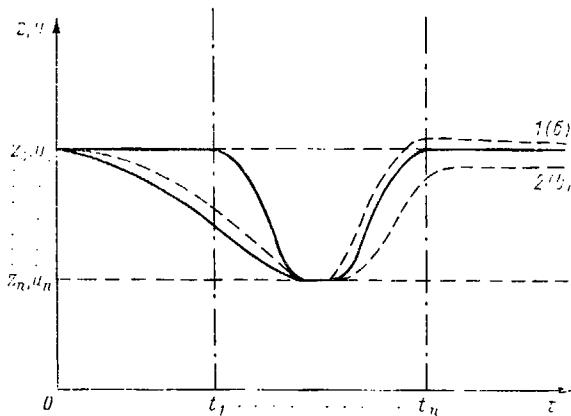


Рис. 3. Зависимость поведения экосистемы от характера и силы воздействия (случай 2).

различен и должен устанавливаться на основе эмпирических данных. В общем случае

$$C(t) = f(z(t))$$

или

$$C(t) = \sum_{j=1}^J c_j(z(t)), \quad (10)$$

где \$c_j\$ можно интерпретировать как показатель удельных затрат на ликвидацию последствий конкретного вида производственных выбросов. Эти показатели являются локальными в том смысле, что связаны с конкретными видами деятельности и конкретными типами экосистем.

В частном случае

$$C(t) = \varphi(p(t))$$

или

$$C(t) = \sum_{j=1}^J c_j(p(t)). \quad (11)$$

Для того чтобы перевести эти рассуждения на язык формальных расчетов, требуется определить в виде конкретных (считаемых) показателей каждый из факторов, учтенных в модели.

Очевидно, что модель (9)–(11) более проста для практической реализации, хотя и более ограничена с содержательной точки зрения. Обобщенная факторная модель (9) может быть конкретизирована следующим образом:

$$P = \dot{M} = A(H) - R(H), \quad (12)$$

где A — первичная продуктивность экосистемы, R — внутреннее потребление биомассы в экосистеме, \dot{M} — прирост биомассы или реальная продуктивность экосистемы.

Для построения этой простейшей динамической модели должны быть определены эмпирическим путем для рассматриваемых типов

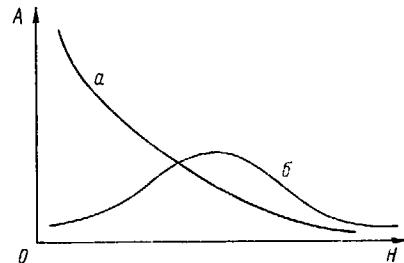


Рис. 4. Зависимость продуктивности экосистемы от характера и силы воздействия для случаев a и b .

экосистем зависимости вида доза—эффект между $A(H)$ и $R(H)$. Оговоримся сразу, что вид этих зависимостей будет определяться характером и силой воздействия, а также типом экосистемы. Так, например, в общем случае (рис. 4) первичная продуктивность экосистемы будет уменьшаться с ростом нагрузки (случай a). Но в отдельных случаях, как это имеет место, например, при подщелачивании кислых почв соединениями Са, содержащимися в выбросах ТЭЦ, в первый период будет наблюдаться рост продуктивности в агроценозах, а затем ее снижение (случай b).

Итак, описанная модель является смешанной с точки зрения целей моделирования, она включает оптимационную экономическую субмодель и имитационную экологическую субмодель. Предлагаемый подход предназначен для выработки управляющего решения, которое обеспечит эффективное развитие народнохозяйственного комплекса региона на основе устойчивого ресурсопользования и согласования экономических и экологических процессов по критерию экономического ущерба, наносимого региональным экосистемам.

Расчеты по модели проводятся для конкретных условий развивающегося региона — Канско-Ачинского топливно-энергетического комплекса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Антоновский М. Я., Вилоградова Н. М., Никонорова М. О. Модель взаимодействия хозяйства и природы региона с учетом различных стратегий экономического развития.—ВНИИГМИ—МЦД, Обнинск, 1985. 20 с.

2. Букс И. И. Некоторые методические подходы к оценке устойчивости природных комплексов для целей прогноза состояния окружающей природной среды.— В кн.: Проблемы фонового мониторинга состояния природной среды. Л.: Гидрометеонзат, 1987, вып. 5, с. 200—212.

3. Временная типовая методика определения экономической эффективности осуществления природоохранных мероприятий и оценки экономического ущерба, причиняемого народному хозяйству загрязнением окружающей среды.— М.: Экономика, 1986, 96 с.

4. Географическое обоснование экологических экспертиз.— М.: Изд-во МГУ, 1985. 208 с.

A MODEL APPROACH TO ECONOMIC LOSS ASSESSMENT FOR REGIONAL ECOSYSTEMS

N. M. Vinogradova, M. O. Nikonorova

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

A model approach to an integral assessment of the economic damage with due account of its regional relevance is based on the available results in the sphere of developing the system of standards of interactions in the national economy — ecosystem chain.

ОБ ОДНОМ ПОДХОДЕ К МОДЕЛИРОВАНИЮ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ОДНОРОДНЫХ СООБЩЕСТВ РАСТЕНИЙ

B. B. Галицкий

Научно-исследовательский вычислительный центр АН СССР

A. B. Тузинкевич

Институт автоматики и процессов управления
ДВО АН СССР

ВВЕДЕНИЕ

Вопрос об экспериментальном исследовании «борьбы за существование» в сообществах растений как о «насущной задаче фитосоциологии» ставился еще 60 лет назад [8]. Подобные эксперименты, объектом которых являлись сообщества «определенных густот» начиная от строго чистых, состоящих из растений генетически однородных (чистых линий) ([8], с. 121), периодически проводились в прошлом. Например, в работе [10] описаны одни из первых таких экспериментов. В подавляющем большинстве работ авторы, создав исходное пространственно однородное сообщество, не пытались фиксировать и анализировать по мере развития сообщества изменения его пространственной структуры. Обычно исследования ограничиваются интегральным учетом финальных состояний (урожаев) экспериментальных сообществ, а иногда — состояний в небольшом числе промежуточных моментов времени. Соответственно в работах, связанных с математической обработкой результатов экспериментов и анализом мер конкуренции растений, не затрагиваются вопросы моделирования динамики сообществ (см., например, [11, 12]).

В данной работе представляются результаты одного из экспериментальных исследований динамики однородного [4] сообщества *Avena sativa*, проведенных лабораторией моделирования фитоценозов ИПФС АН СССР, и модельного анализа этих результатов на ЭВМ с помощью разработанной в ИАПУ ДВО АН СССР интерактивной системы математического моделирования биологических сообществ, ориентированной на работу с интегральными моделями [9].

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ

В I квартале 1985 г. в оранжерее (г. Пущино) проводились очередные эксперименты с сообществами овса *Avena s.* сорта Немчиновский-2 (семена первой репродукции). Представленные здесь

данные относятся к растениям, росшим в вегетационных сосудах № 4 и 8 размером 1×1 м² на песчаном субстрате (30 см) с дренажным слоем вермикулита (10 см). Система заполнялась питательным раствором Кнопа, модифицированного по Д. Ариону [5]. Раствор менялся полностью раз в неделю. Уровень раствора в сосуде поддерживался постоянным.

Предварительно семена проращивались, и отобранные проростки высаживались по одному в песок через отверстия специальной матрицы в посадочные гнезда фиксированной глубины, расположенные в узлах квадратной решетки с шагом 2 см. Выращивание проводилось при освещении лампами ДРЛФ-400 по 12 ч в сутки, дневной температуре 20 °С и ночной 15 °С и влажности воздуха 50 и 60 % соответственно.

Время от времени (в основном с интервалом 1—2 дня) брались выборки растений: срезались надземные части растений, расположенных в одной из строк решетки, с фиксацией координат местоположения каждого растения выборки в сообществе. Для каждого растения определялись высота, а также сырая и сухая масса.

ВОЗНИКНОВЕНИЕ ПЯТНИСТОСТИ И ТRENDA

В ходе эксперимента обнаружилось, что, хотя сообщество растений закладывается исходно однородным, через некоторое время характеристики индивидуальных растений в разных точках вегетационного сосуда оказываются существенно различными, т. е. возникает так называемая пятнистость. Пятнистость, вообще говоря, можно объяснить причинами двух видов: внешними — различием свойств индивидуальных семян, различием в разных точках сосуда условий внешней для растений среды (освещенности, влажности и содержания питательных веществ в субстрате) и внутренними — взаимодействием индивидуальных растений сообщества.

Различие факторов внешней среды способно вызвать лишь регулярные изменения характеристик растений вдоль строки, выявляемые по данным эксперимента в виде линейного тренда. Результаты обработки экспериментальных данных показывают, что в начальные моменты времени ($t < 25$ дней), тренд практически отсутствует, тогда как для больших периодов ($t > 60$ дней) различия в значениях тренда между краями строки достигают 50 %. Причиной возникновения тренда можно считать неидеальность использованной в эксперименте схемы освещения. Оценки показывают, что в момент посадки различие в освещенности растений в начале и конце строки составляло около 5 % и соответствовало направлению тренда. На высоте 100 см над поверхностью песчаного субстрата это различие достигает 10 %. Полученные числовые оценки тренда указывают на наличие «сверхэкспоненциального» роста растений, объясняющегося увеличением освещенности растений по мере их роста и приближения к точечным источникам света.

Различие факторов среды способно вызвать регулярные изменения характеристик растений в строке, тогда как во всех экспери-

ментах наблюдаются и «хаотические» выбросы. Такие выбросы могут быть объяснены индивидуальными отличиями семян, мест и технологии их посадки, на что указывает присутствие небольшого числа непроросших семян и растений, отмерших непосредственно после появления всходов. Маловероятно, однако, что вся пятнистость вызвана подобными внешними причинами. Ими невозможно объяснить некоторую регулярность в расположении пятен и в особенности увеличение массы растений, расположенных около краев ящика (так называемый краевой эффект). Эти эффекты естественным образом объясняются с помощью гипотезы о наличии (конкурентного) взаимодействия между растениями сообщества.

МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ КОНКУРИРУЮЩИХ РАСТЕНИЙ

Будем рассматривать уравнение динамики массы растения в форме

$$\dot{m}(t, x) = a(t, x) - \delta(t, x),$$

где $m(t, x)$ — масса растения, находящегося в точке x в момент времени t . Поскольку в эксперименте исследуется процесс развития растений лишь на протяжении активного роста и отсутствует вегетативное размножение, то ниже везде принимается, что t есть также время в днях, прошедшее с момента посадки.

Первый член в уравнении описывает скорость роста массы свободно растущего растения [1], т. е. растения, находящегося в экологических условиях сообщества, но не испытывающего непосредственного воздействия других растений. Второй член отражает изменение («дефект») скорости роста массы растения вследствие (конкурентных) взаимодействий в сообществе.

На растение, находящееся в точке x , оказывают влияние растения, расположенные в некоторой ее окрестности. Чем меньше растение и чем дальше оно от x , тем меньше его влияние. Чем больше растение в точке x , тем меньше при прочих равных условиях влияние на него любого другого растения. В линейном приближении влияние растения, находящегося в точке y , на растение, находящееся в точке x , определяется взаимным расположением точек x, y и массами растений: $\gamma(x, y) = \beta(x, y)m(t, y)/(\Gamma(t) + m(t, x))$. Дефект скорости роста массы растения в точке x , вызванный влиянием массы в точке y , в линейном приближении пропорционален влиянию $\gamma(x, y)$ и значению массы в точке x : $\gamma(x, y)m(t, x)$. Параметр $\Gamma(t)$ в такой формулировке может интерпретироваться как величина массы растения, при которой происходит перестройка внутривидовых конкурентных отношений, а именно, при массе растения большей $\Gamma(t)$ дефект скорости роста этого растения уже слабо зависит от его массы, тогда как в противном случае влияние других растений — $\gamma(x, y)$ — слабо зависит от массы данного растения.

Суммируя по всем точкам расположения растений (M), получаем выражение для дефекта скорости роста массы растения в x :

$$\delta(t, x) = \theta(t, m(t, x)) \sum_M \beta(x, y) m(t, y),$$

где $\theta(t, m) = m / (\Gamma(t) + m)$.

Модельное уравнение принимает вид

$$\dot{m}(t, x) = a(t, x) - \theta(t, m(t, x)) \sum_M \beta(x, y) m(t, y). \quad (1)$$

Конечно, в общем случае ядро β также должно зависеть от времени, но для уменьшения числа подбираемых параметров задачи этой зависимостью пренебрежем. Выберем ядро β в форме прямоугольной «шапки»:

$$\beta(x, y) = \begin{cases} \beta_0 & \text{при } \|x - y\| \leq r_0, \\ 0 & \text{при } \|x - y\| > r_0. \end{cases}$$

В качестве зависимости $\alpha(t)$ (относительно зависимости от x см. ниже), следуя [7], выберем положительную монотонно возрастающую функцию $\alpha(t) = A \operatorname{th}^2(Bt)$, т. е. примем скорость роста массы свободно растущего растения пропорциональной площади, занимаемой таким растением [3], что соответствует $Bt \leq 0.7$.

Параметр модели $\Gamma(t)$ принимаем пропорциональным $\alpha(t)$, т. е. монотонно увеличивающимся со временем.

Выше говорилось, что семена могут «чемного» различаться. Это может быть выражено в виде $\alpha(t, x) = \alpha(t) \xi(x)$, где $\xi(x)$ — случайная величина с математическим ожиданием 1 и некоторой дисперсией. Естественно использовать гипотезу о нормальном законе распределения $\xi(x)$ с дисперсией D . Параметр $D \neq 0$ определяет различие семян, сажаемых в различных точках вегетационных сосудов, и указывает на стохастический характер модели.

Необходимые для экспериментирования с моделью начальные значения получаем, пренебрегая в (1) пространственной частью

$$\dot{m}(t) = a(t) - \theta(m) \bar{\beta} m. \quad (2)$$

Положив, что в момент времени $t=1$ масса среднего растения равна $m_{\text{ср}}$ (это еще один и, как показал анализ, несущественный параметр модели), и использовав осредненные по строкам экспериментальные значения масс растений, подбираем в (2) коэффициенты для использования их в начальном приближении в (1).

Дальнейшая методика подбора коэффициентов стохастической модели (1) имеет следующую особенность. Значения коэффициентов модели и начальное приближение для пространственных параметров — размер ядра $\beta(r_0)$, дисперсии (D) и линейного тренда по строкам (если он был в данных) — уточнялись по экспериментальным данным для отдельных строк, т. е. для одномерной задачи. На последнем этапе использовались все данные для вегета-

ционного сосуда (двумерная задача) для окончательного уточнения коэффициентов. Выбор такой технологии связан с тем, что в одномерном случае вычисление критерия согласия занимает менее 1 мин процессорного времени ЭВМ ЕС 1061, а в двумерном — на порядок больше.

О КРИТЕРИИ СОГЛАСИЯ

В качестве критерия согласия между модельной и экспериментальной динамиками в локальной модели использовалась сумма квадратов относительных отклонений

$$GL = \frac{1}{k} \sum_i ((\bar{m}_{\text{эксп}}(t_i) - m_{\text{мод}}(t_i)) / \bar{m}_{\text{эксп}}(t_i))^2, \quad (3)$$

где $\bar{m}_{\text{эксп}}(t_i)$ — среднее значение массы растения из эксперимента в момент времени t_i , $m_{\text{мод}}(t_i)$ — соответствующее значение модельной массы.

В случае пространственной модели (1) сравниваются экспериментальные строки с модельными. Критерий, аналогичный (3), здесь не пригоден, так как его использование предполагает, что динамика практически полностью определяется детерминированными факторами. Анализ данных показал, что это не так. Поэтому используется более слабый критерий

$$G = \frac{1}{L} \sum_{i=1}^k \sum_{j=1}^{L_{t_i}} \text{BK} \left(\left\{ m_{\text{эксп}}(t_i, x_j^{t_i}) \right\}_{l=1}^n, \left\{ m_{\text{мод}}(t_i, x_j^{t_i}) \right\}_{l=1}^n \right), \quad (4)$$

где BK — некоторый критерий согласия (χ^2 или критерий Колмогорова), сравнивающий распределения в модели и в эксперименте; L_{t_i} — число строк в выборке в момент t_i ; $L = \sum_i L_{t_i}$; n — число

растений в строке. Суть здесь состоит в том, что, используя критерий (4), мы добиваемся одинаковости распределений массы растений в модельной и экспериментальной пространственно-временных картинах, но не совпадения картин, которое может быть лишь случайным.

При не очень больших выборках (в обсуждаемых экспериментальных данных $n=49$) критерий χ^2 дает менее надежный вывод, чем критерий Колмогорова. Критерий приходится использовать не более чем с тремя степенями свободы — в строке обычно имеется несколько невзопедших или погибших растений. Для таких растений в модели принимается $\alpha(t, x)=0$, и они не учитываются при подсчете критерия согласия.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ МОДЕЛИРОВАНИЯ

Расчеты по детерминированному варианту модели (1) при типичном наборе коэффициентов, полученном из локальной модели (2), показали следующие особенности модельной динамики (рис. 1).

На первом этапе — $t \in (10, 30)$ — растения еще слишком малы для активной конкуренции между собой и идет процесс интенсивного роста массы. Если в начальном ($t=1$) распределении имелся разброс масс проростков, то к моменту $t=15$ разброс практически исчезает, т. е. в модели на начальном этапе происходит сглаживание неоднородностей. На втором этапе $t \in (30, 70)$ растения набирают достаточную массу и начинается процесс пространственной конкуренции. В это время распределение массы внутри сообщества уже однородно, а неоднородность наблюдается только вблизи гра-

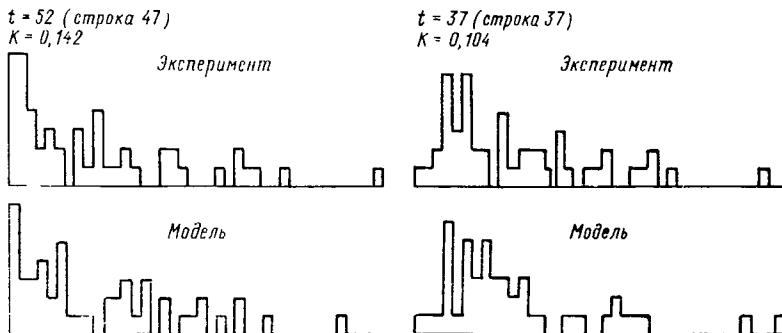


Рис. 1. Сравнение модельных и экспериментальных (вегетационный сосуд № 4) гистограмм распределений значений сырой массы индивидуальных растений для двух моментов времени t с использованием критерия Колмогорова.

Сравниваются строчные выборки одного местоположения; значения масс растений для каждого момента времени нормированы на максимальное значение в модельной и экспериментальной выборках; указаны значения критерия K .

ницы. Возмущение, вносимое границей, порождает волну неоднородности, распространяющуюся внутри сообщества. Экспериментальные данные тоже показывают увеличение массы растений вблизи границы сообщества, но при этом пятнистость есть во всех точках пространства и нет выраженной волны. Лишь на последнем этапе $t \in (70, 81)$ в модели происходит распад пространственно однородного решения и наблюдаются картины динамики, качественно сходные с экспериментальными. Следует признать, что детерминированный вариант модели не адекватен экспериментальным данным.

Стохастический (параметр $D \neq 0$) вариант модели (1), отличающийся учетом вариабельности пространственного члена характеристики свободнорастущего растения $\alpha(t, x) = \alpha(t)\xi(x)$, описывающей каждое растение сообщества, показал вполне удовлетворительное (в статистическом смысле) соответствие экспериментальным данным. В результате подбора коэффициентов модели по описанной выше методике было установлено, что при сравнении строчных выборок, полученных в эксперименте и модели, среднее значение критерия Колмогорова составляет 0,2, а критерия χ^2 с тремя степенями свободы — 4, 5. Эти величины гарантированно

обеспечивают 95 %-ный уровень значимости. Наряду с совпадением статистических свойств модельных и экспериментальных выборок по строкам следует отметить совпадение еще двух свойств. Во-первых, растения, растущие вблизи границы, имеют большую массу, что естественным образом связано с меньшим числом соседей и соответственно с меньшим конкурентным воздействием [6]. Во-вторых, в работах [1, 2] на данных, полученных в сходных с описанными выше экспериментах с однородными сообществами, было показано, что начиная с некоторого момента, зависящего при прочих равных условиях от плотности посадки, динамика средней массы растения по выборке демонстрирует статистически различные флуктуации, т. е. становится немонотонной во времени. Аналогичную особенность можно наблюдать и в экспериментальных данных, использованных в настоящей статье. Весьма интересно, что немонотонность зависимости от времени средней по выборке массы растения получена при анализе результатов работы стохастической модели. При этом следует отметить, что в модели величина дисперсии D , обеспечивающая вариабельность характеристик свободного роста растений сообщества и соответствие экспериментальным данным, оказалась равной всего 0,005, что означает практическую одинаковость этих характеристик. Как ни странно, но это незначительное, на первый взгляд, различие приводит к значимой пятнистости при учете пространственных взаимодействий растений в сообществе. Таким образом, можно утверждать, что пятнистость вызывается внутренним фактором — пространственным взаимодействием растений, который, однако, проявляется при обязательном наличии хотя бы минимальной вариабельности свойств растений — внешнего фактора.

Несколько слов о природе возможных погрешностей в результатах эксперимента и моделирования. Во-первых, случайные ошибки в оценке критерия согласия могут иметь место в связи с относительной малостью выборки. Во-вторых, систематические ошибки должны возникать из-за отсутствия точных сведений о причине появления тренда. Выше говорилось, что его источником можно считать несовершенную схему освещения, причем в связи с возможностью этапа сверхэкспоненциального роста тренд, начиная с некоторого момента, должен существенно возрастать. Судя по экспериментальным данным, линейный тренд появляется при $t > 30$, в модели же он вводится сразу. Другой источник систематической ошибки заключается в том, что функция влияния $\beta(x, y)$ в действительности не является прямоугольной «шапкой». Неучет этого должен приводить к накоплению ошибки при расчете критерия согласия для строк, близких к краю вегетационного сосуда.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Модельный анализ данных эксперимента с однородными растительными сообществами показывает необходимость стохастического характера модели конкурентных взаимодействий

растений. Для описания пространственной картины достаточно весьма малых, практически неуловимых различий свойств растений в сообществе. Исходная почти однородная пространственная структура сообщества является неустойчивой и по мере развития сообщества в результате конкуренционных взаимоотношений трансформируется и приобретает пятнистый характер. Это является причиной установленного экспериментального эффекта немонотонной динамики средней по выборке массы индивидуального растения сообщества.

Представляется необходимой дальнейшая отработка технологии создания и экспериментального исследования однородных сообществ растений, что позволило бы выявлять количественно (модельно описывать) структуры и механизмы, ответственные за судьбу растений в условиях сообщества. Несомненна важность таких исследований и в практическом отношении.

Авторы признательны Ю. М. Свирежеву, обратившему их внимание на возможность выполнения данной работы, а также сотрудникам лаборатории моделирования фитоценозов ИПФС АН СССР, оказавшим помощь при проведении экспериментальных работ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Галицкий В. В. О моделировании продукционного процесса в растительном сообществе.— В сб.: Моделирование биогеоценотических процессов. М.: Наука, 1981, с. 104—118.
2. Галицкий В. В. Структурный фактор урожая.— Пущино, 1986. 18 с.
3. Галицкий В. В., Комаров А. С. О моделировании роста растений.— Известия АН СССР, сер. биолог., 1979, № 5, с. 714—723.
4. Галицкий В. В., Никитищева И. А. Об организации экспериментальных однородных растительных сообществ.— В кн.: Экспериментальная биогеоценология и агроценозы. М.: Наука, 1979, с. 8—10.
5. Иванов В. И. Радиobiология и генетика арабидопсиса.— Проблемы космической биологии. М.: Наука, 1974, т. 27, 190 с.
6. Карев Г. И., Трекков С. А. Краевые эффекты в моделях растительных ценозов.— Новосибирск, 1981.
7. Полетаев И. А. О математических моделях элементарных процессов в биоценозах.— В кн.: Проблемы кибернетики. М.: Наука, 1976, вып. 16, с. 171—190.
8. Сукачев В. Н. Экспериментальная фитосоциология и ее задачи.— В кн.: В. Н. Сукачев. Избранные труды. Л.: Наука, 1975, т. 3, с. 118—125.
9. Тузиневич А. В. Математическое моделирование пространственно-временной динамики фитоценозов.— ИАГУ ДВИЦ АН СССР, № 24 (153), Владивосток, 1985. 19 с.
10. Clements F. E., Weaver J. E., Hanson H. C. Plant competition. Carnegie Institute of Washington Publ., 1929. 398 p.
11. Mead R. Measurements of competition between individual plants in a population.— J. Ecology, 1968, v. 56, N 1, p. 35—45.
12. Weiner J. A neighbourhood model of annual-plant interference.— Ecology, 1982, v. 63, N 5, p. 1237—1241.

ABOUT AN APPROACH TO MODELLING HOMOGENEOUS TEST PLANT COMMUNITIES

V. V. Galitsky

USSR Academy of Sciences Research Computing Centre

A. V. Tuzinkevich

*Automation and Control Processes Institute,
The Far East Research Centre/USSR Academy of Sciences*

Trial studies of the dynamics of initially space-homogeneous plant communities show the occurrence of spatial "patchiness" in the community in the course of competitive interactions and, as a result, con-monotony of changes in mean random masses of individual plants.

Analysis of the model of plant mass dynamics, accounting for the defect in mass increment due to the competition with the neighbours, has shown that statistical adjustment of the model and experimental results (time-spatial patterns) requires to introduce random variability of the initial (prior to competition) characteristics of plant growth into the model. It is shown that introduction of practically undistinguishable variabilities (variance 0.005) would meet the requirement.

ОПТИМИЗАЦИОННЫЕ МОДЕЛИ МИГРАЦИИ: ГЛОБАЛЬНО ИНФОРМИРОВАННЫЕ ОСОБИ

A. H. Горбань

Вычислительный центр СО АН СССР

M. Г. Садовский

Институт биофизики СО АН СССР

Наиболее распространенным подходом в моделировании динамики пространственно распределенных сообществ является использование уравнений типа реакция+диффузия [8, 16, 18, 19]. При этом возникает богатое разнообразие динамических режимов, которые интерпретируются как «волны жизни» [8, 18], вспышки масштабного размножения [25] и т. п.

Однако для того чтобы описание динамики распределенных сообществ в рамках «диффузионного» подхода было хоть в какой-нибудь мере применимым к биологическим сообществам, необходимо выполнение весьма жестких требований — случайности и бесцельности перемещений особей — либо выполнение весьма нереалистического требования о полном принудительном перемешивании особей сообщества в пространстве. Традиционным кандидатом на роль системы идеального смешения в биологии считаются системы проточного культивирования. Однако даже микроорганизмы в системах проточного культивирования способны целенаправленно управлять своим положением в пространстве [5, 13, 24], чем разрушают первоначальное предположение об адекватности уравнений реакция+диффузия даже для перемешиваемых микробиологических популяций.

Целенаправленная — приводящая к максимизации коэффициента размножения (КР) — миграция особей без учета затрат на их собственное перемещение рассмотрена в монографии Ф. Н. Семёновского и С. М. Семёнова [20]; затраты на перемещение особей (влияющие на КР) учтены в [14]. Динамика численности мигрирующей популяции с учетом затрат на перемещение рассматривалась в [4, 17], динамика численностей двух мигрирующих популяций, связанных отношениями типа хищник—жертва, рассматривалась в [4].

Рассмотрим подробно модель динамики численности уединенной популяции, занимающей две стации, миграция между которыми носит целенаправленный характер — максимизирует КР с учетом затрат на перемещение. Будем считать, что состояние популяции в каждой из стаций полностью описывается единственной переменной — численностью — и существуют автономные уравнения для

численности в каждой из стаций (об обоснованности этих предложений см. [3, 10, 14]). Итак, пусть $N(n)$ ($M(n)$) — численность популяции в первой (второй) стации. Будем считать, что при отсутствии миграции в каждой из стаций справедливо уравнение Ферхюльста [1, 14, 22, 26] в дискретном времени:

$$\begin{aligned} N(n+1) &= [a - bN(n)]N(n), \\ M(n+1) &= [c - dM(n)]M(n). \end{aligned} \quad (1)$$

где $n = 1, 2, \dots$ — дискретные моменты времени. Предположим, что параметры a, b (c, d соответственно) полностью описывают внешние условия в каждой из стаций и влияние их на динамику численностей может быть учтено уравнениями (1); функции $k^I = a - bN(n)$ и $k^{II} = c - dM(n)$ в (1) суть КР. Обозначим через p вероятность перемещения особи из стации в стацию без ущерба для дальнейшего размножения, $0 < p \leq 1$; для простоты будем считать, что вероятности перемещений в противоположных направлениях совпадают. Будем считать, что периоды размножения четко отделены (во времени) от актов миграции, миграция происходит одномоментно (в один эшелон), а динамика всей системы описывается дискретными уравнениями.

Направление и величина миграционных перемещений определяется так, чтобы каждый акт миграции приводил к увеличению среднего КР. Пусть в некоторый момент времени n численности в стациях стали равными $N(n)$ и $M(n)$. Тогда миграция из стации II в стацию I будет происходить, если $k^{II}(M(n)) < pk^I(N(n))$; аналогично миграция из I в II происходит, если $k^I(N(n)) < pk^{II}(M(n))$. В каждый акт миграции перемещается такое количество особей Δ , чтобы установилось равенство:

$$k^{II}(M(n) - \Delta) = pk^I(N(n) + p\Delta),$$

либо

$$k^I(N(n) - \Delta) = pk^{II}(M(n) + p\Delta), \quad (2)$$

откуда величина миграционного потока из II в I (аналогично из I в II) определяется выражением

$$\Delta_{I \rightarrow II} (pa - c + dM(n) - pbN(n))(d + p^2b)^{-1},$$

либо

$$\Delta_{II \rightarrow I} (pc - a + bN(n) - pdM(n))(b + p^2d)^{-1}. \quad (3)$$

Естественно, если случится так, что в силу (3) $\Delta_{I \rightarrow II} > M(n)$ (аналогично $\Delta_{II \rightarrow I} > N(n)$), то тогда $\Delta_{I \rightarrow II} = M(n)$ ($\Delta_{II \rightarrow I} = N(n)$), — иными словами, из стации не может эмигрировать особей больше, чем там находилось. Если же выполняется двойное неравенство

$$p \leq k^I(N(n))/k^{II}(M(n)) \leq 1/p, \quad (4)$$

то миграции (в «сезон размножения n ») не происходит — (4) выделяет «зону покоя»; рис. 1 иллюстрирует описанные правила миграции.

Опишем теперь, как работает модель. В каждый момент времени

- определяется направление миграции;
 - определяется величина миграционного потока Δ ;
 - происходит размножение в силу (1) в каждой из стаций с численностями \tilde{N} и \tilde{M} (для нашего случая (2) $\tilde{N}=N(n)+p\Delta$, $\tilde{M}=M(n)-\Delta$), установившимися в результате миграции.
- Если миграции не происходило, то $\tilde{N}=N(n)$, $\tilde{M}=M(n)$. Геометрически (см. рис. 1) миграция приводит к проектированию всех точек

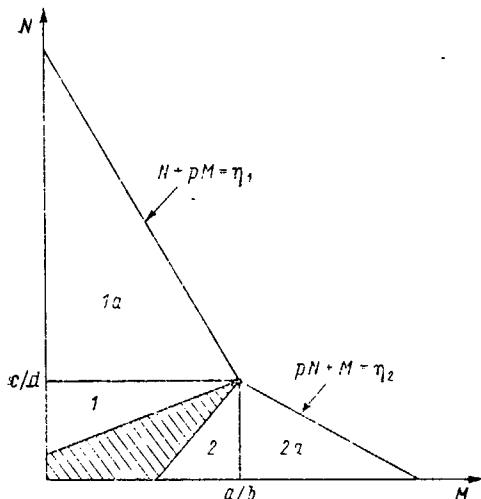


Рис. 1. Фазовое пространство модели уединенной популяции, особи которой совершают целенаправленные перемещения между двумя стациями.

Область 1 — зона миграций из стации I в стацию II, область 2 — зона миграций из стации II в стацию I; области 1а и 2а — расширение допустимых начальных значений численности в стациях; заштрихована «зона покоя» — в ней миграции не происходят.

фазового пространства вдоль прямой с тангенсом угла наклона $-1/p$ (для случая миграции из II в I; $-p$ в обратном случае) на прямую $\Delta_{II}=0$ ($\Delta_{I}=0$ соответственно).

Построенная модель оптимизационной миграции обладает большим разнообразием предельных динамических режимов. Прежде всего при любых допустимых a, c, b, d и p точка стационарной численности (устойчивая либо нет) в каждой из стаций лежит внутри зоны покоя (см. рис. 1). Поэтому нетривиальные (с незатухающими потоками мигрантов) предельные динамические режимы возможны только при неустойчивом стационаре хотя бы в одной из стаций, либо когда в одной из стаций устойчив нулевой (и только он) стационар.

Численные эксперименты с моделью (1), дополненной правилами миграций (2), выявили предельные циклы различной структуры: цикл длины 2 с переменой направления миграционных потоков (при $a=3,41$, $b=0,005$, $c=2,5$, $d=0,001$ и $p=0,8$), циклы большей длины с различными комбинациями переключений миграционных потоков (рис. 2 и 3). Кроме того, при вероятностях миграции, близких к единице ($p=0,87$), было обнаружено сложное нерегулярное поведение численностей в каждой из стаций с пра-

вильным чередованием направления миграционных потоков ($a=3,55$, $c=3,75$, $b=d=0,005$; динамика численности мигрантов была также нерегулярной). При $p=0,92$ и тех же параметрах (1) наблюдалось полностью нерегулярное поведение численностей в каждой

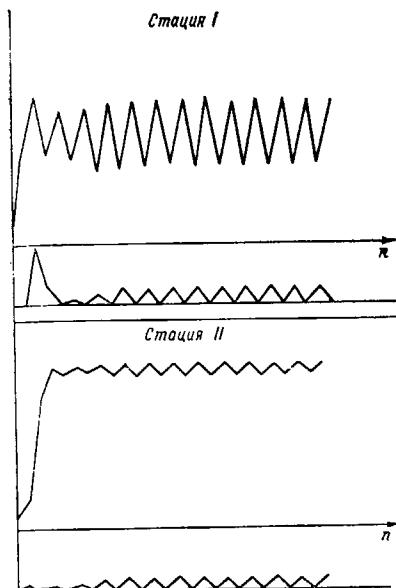


Рис. 2. Установившийся колебательный режим в двух стациях с переключением направлений миграции.
 $a=3,2$; $b=0,001$; $N=(2378, 2000)$; $c=2,5$;
 $d=0,002$; $M=(1470, 1525)$; $\Delta_{III}=(31,0)$;
 $\Delta_{III}=(0,27)$; $p=0,56$.

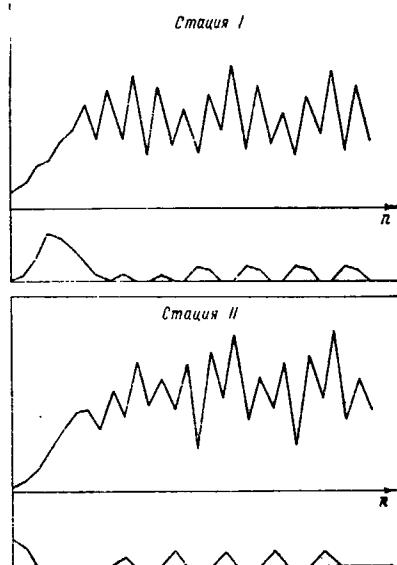


Рис. 3. Пример установившегося колебательного цикла длины 8 со сложным порядком переключения направления потоков мигрантов.

из стаций, а также нерегулярные переключения направлений миграции.

Цикл длины 2 с переменой направления миграции описывается системой уравнений:

$$\begin{aligned} N_2 &= [a - b(N_1 + p\Delta_1)](N_1 + p\Delta_1), \\ M_2 &= [c - d(M_1 - \Delta_1)](M_1 - \Delta_1), \\ \Delta_1 &= \frac{pa - c + dM_1 - pbN_1}{d + p^2b}, \end{aligned} \quad (5a)$$

$$\begin{aligned} N_1 &= [a - b(N_2 - \Delta_2)](N_2 - \Delta_2), \\ M_2 &= [c - d(M_2 + p\Delta_2)](M_2 + p\Delta_2), \\ \Delta_2 &= \frac{pc - a + bN_2 - pdM_2}{b + p^2d}. \end{aligned} \quad (5b)$$

Вопрос о существовании цикла длины t в описанной модели (1), (2) сводится к вопросу о существовании общих корней у системы двух полиномиальных уравнений от двух неизвестных (N и M) степени $\leq 2t$; для такой системы этот вопрос часто может быть конструктивно разрешен [2, 7]. Следует отметить, что в нашем случае решением (5) будут лишь те корни, которые лежат внутри прямоугольника $[0, a/b] \times [0, c/d]$.

Устойчивость по линейному приближению для любого предельного цикла легко может быть проверена [6]. Если известен цикл длины t $\{(N_1, M_1), (N_2, M_2), \dots, (N_t, M_t)\}$, то он будет устойчив по линейному приближению, если наибольшее собственное значение λ_0 матрицы A будет меньше 1: $0 \leq \lambda_0 < 1$. Матрица линейного приближения A является произведением t сомножителей

$$A = A_1 \cdot A_2 \cdot \dots \cdot A_t,$$

где каждый из сомножителей имеет вид

$$\begin{pmatrix} P & p\mathbf{Q} \\ bP & pb\mathbf{Q} \end{pmatrix} (*) \text{ либо } \begin{pmatrix} pdP & d\mathbf{Q} \\ pP & \mathbf{Q} \end{pmatrix} (**)$$
(6a)

либо

$$\begin{pmatrix} P & 0 \\ 0 & \mathbf{Q} \end{pmatrix} (***)$$
(6b)

Величина P (соответственно \mathbf{Q}) в (6) является линейной функцией N_i (соответственно M_i). Конкретный вид сомножителя из (6) определяется направлением миграции в i -ом звене цикла. В случае миграции из II в I (из I в II соответственно) сомножитель имеет вид (*) (вид (**) соответственно); сомножитель имеет вид диагональной матрицы (***), если в i -ом звене цикла миграции не было. Если в цикле длины t был хотя бы один акт миграции, то матрица A имеет ранг 1 и одно из собственных значений всегда равно 0. Для цикла длины t условие устойчивости имеет вид

$$\lambda_0 = (a_1 - 2b_1\tilde{N}_1)(a_2 - 2b_2\tilde{N}_2) \dots (a_t - 2b_t\tilde{N}_t) < 1.$$
(7)

Модель типа (1), (2) является весьма грубой и приближенной, поэтому вряд ли имеет смысл проводить детальный поиск всех возможных предельных циклов и исследовать их — о совпадении с реальностью в деталях не может быть и речи. Тем не менее на моделях типа (1) было бы интересно рассмотреть те динамические эффекты, которые порождены целенаправленной (оптимизирующей КР) миграцией.

В первую очередь следует отметить расширение области допустимых начальных значений. Даже если в одной из стаций имеет место (первоначальное) перенаселение — однако не сколь угодно большое, — то миграция приводит к такому перераспределению особей по стациям, при котором возможно выживание каждой из субпопуляций в каждой стации. Это области $1a$ и $2a$ на рис. 1. Пе-

ренаселение понимается как такая численность N (соответственно M), при которой КР в стации $k^I = a - bN$ ($k^{II} = c - dM$ соответственно) становится отрицательным, то есть при $N > a/b$ либо $M > c/d$.

Важным эффектом, обусловленным целенаправленной миграцией, является расширение области допустимых значений параметров. При отсутствии миграции в (1) коэффициенты $a < 4$, $c < 4$, в противном случае обязательно наступает вымирание [22]. Кроме того, при $a < 1$ ($c < 1$) устойчив нулевой (и только он) стационар. Проще всего это расширение можно представить на следующем примере. Пусть средние численности в двух стациях (т. е. $N^* = (a-1)/b$ и $M^* = (c-1)/d$) существенно отличаются, например, $N^*/M^* = 10^{-4}$. Пусть далее в стации I существует устойчивый стационар при отсутствии миграции (т. е. $1 < c < 3$). Тогда коэффициент a может быть существенно больше 4 — любое «нерепроизводство» особей в стации I будет демпфировано стацией II с большой емкостью. Конкретные значения, которых может достигать параметр a (либо c), зависят весьма сложным образом от c (либо от a), b , d и p ; мы не будем приводить здесь явных формул. Возможно также и устойчивое существование (благодаря миграционной «поддержке») в стации с параметром a (либо c), меньшим 1. С уменьшением p сложное динамическое поведение становится, как правило, более простым.

Перейдем теперь к рассмотрению модели двух популяций, занимающих две стации, которые взаимодействуют по типу хищник — жертва. По-прежнему будем полагать, что динамика численностей в каждой из стаций (при отсутствии миграции) описывается разностным аналогом уравнений Вольтерра [19, 26]:

$$X(n+1) = [\gamma h N(n) - e X(n)] X(n), \quad (8a)$$

и

$$N(n+1) = [a - b N(n) - h X(n)] N(n) \text{ для стации } I$$

$$Y(n+1) = [\gamma g M(n) - f Y(n)] Y(n),$$

$$M(n+1) = [c - d M(n) - g Y(n)] M(n) \text{ для стации } II. \quad (8b)$$

Здесь $X(n)$ и $Y(n)$ — численности хищников, $N(n)$ и $M(n)$ — численности жертв в момент времени n . Функции $k^I = a - bN(n) - hX(n)$ и $k^{II} = c - dM(n) - gY(n)$ суть КР жертв в каждой из стаций, а функции $r^I = \gamma h N(n) - e X(n)$ и $r^{II} = \gamma g M(n) - f Y(n)$ суть КР хищников в каждой стации. Параметры a , c , b , d , e , f описывают влияние внешних факторов на динамику популяций, параметры h и g описывают специфику межвидового взаимодействия хищников и жертв, параметр γ — эффективность асимиляции хищниками биомассы жертв. Обозначим через p вероятность особи жертвы переместиться из стации в стацию без ущерба для дальнейшего размножения, через q — аналогичную вероятность для хищника; по-прежнему будем считать, что вероятности миграции в противоположных направлениях совпадают (для особей одной популяции). Так же как это описано выше, направление и величина миграционных потоков определялась так, чтобы максимизировать средний КР; в рассматриваемой модели хищники и жертвы максимизируют свои

КР независимо. Условие миграции — для определенности из II , в I — для жертвы выглядит следующим образом:

$$c - dM(n) - fY(n) < p[a - bN(n) - hX(n)], \quad (9)$$

а для хищника —

$$\gamma gM(n) - fY(n) < q[\gamma hN(n) - eX(n)]. \quad (10)$$

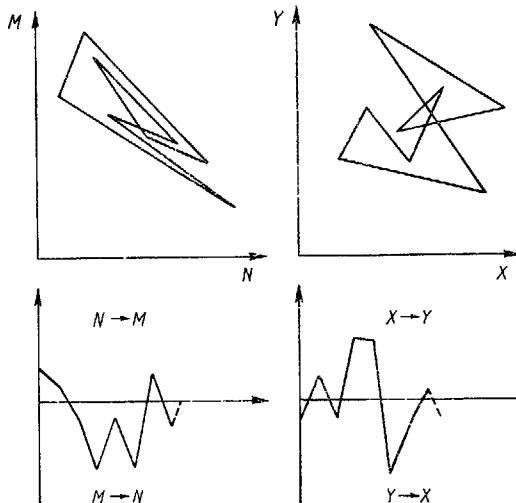


Рис. 4. Цикл длины 8 в модели двух взаимодействующих популяций, связанных отношениями типа хищник — жертва.

Переходный процесс не показан, масштаб изменен.

Направления миграций хищников и жертв в один сезон не обязаны совпадать — все зависит от экологических условий. Выполнение двойных неравенств

$$p \leq k^I(N, X)/k^{II}(M, Y) \leq 1/p$$

и

$$q \leq r^I(N, X)/r^{II}(M, Y) \leq 1/q \quad (11)$$

определяет зоны покоя. Величины миграционных потоков жертв и хищников выбираются такими, чтобы неравенство (9), (10) превратилось в равенство (аналогично (2), (3)). «Работает» модель полностью аналогично тому, как это описано для модели уединенной популяции.

Следует подчеркнуть одно отличие модели типа хищник — жертва от модели уединенной популяции. Так как величины (и направления) миграционных потоков выбираются особями каждой популяции независимо, то после перемещения мигрантов равенство КР (с учетом затрат на перемещение) может и не достигаться — в результате миграции одной из популяций может измениться экологическая обстановка для другой. Оптимизация КР становится здесь многошаговой процедурой; в нашей модели использовалось одношаговое приближение оптимизации КР.

Так же как и для модели динамики численности уединенной популяции, модель типа хищник — жертва обладает большим разнообразием динамических режимов. На рис. 4 представлен пре-

дельный цикл длины 8 с нетривиальными переключениями потоков мигрантов (значения параметров в уравнениях указаны на рисунке). Применимость уравнений Вольтерра (8) к описанию реальных эко-

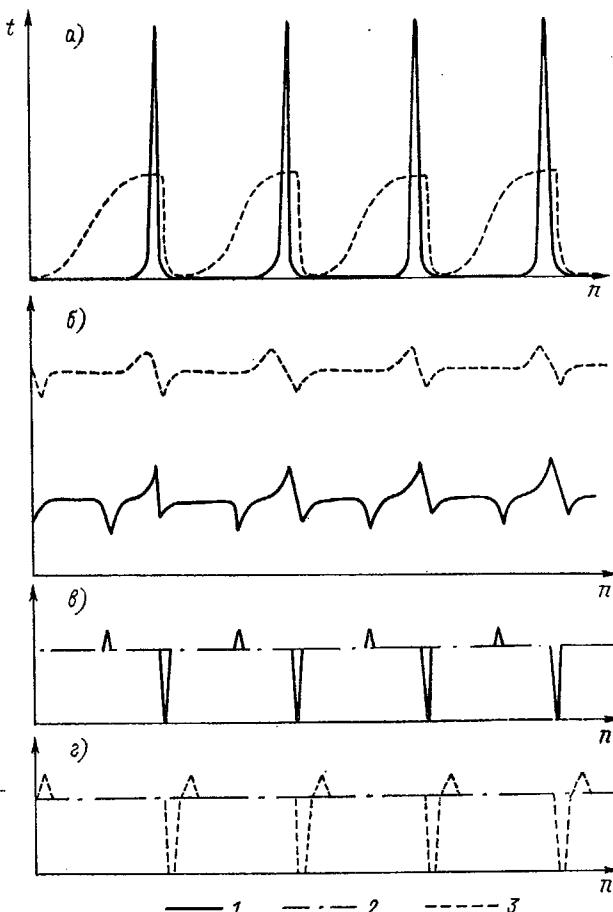


Рис. 5. Пример динамики двух взаимодействующих популяций (с отношениями типа хищник — жертва), каждая из которых совершает целенаправленные перемещения из стации в стацию. Такой динамический режим может быть интерпретирован как вспышки массового размножения (например, насекомых [25]).

a — стация I, *b* — стация II, *c* — миграционный поток хищника, *d* — миграционный поток жертв; 1 — динамика хищника, 2 — нулевой уровень миграции, 3 — динамика жертв.

логических ситуаций еще более проблематична, чем применимость уравнений (1) [3, 10, 14], поэтому мы не проводили полного и детального анализа всех возможных предельных режимов модели (8), дополненной правилами миграции (9), (10). Нашей целью было (численное) исследование динамических эффектов, порожденных целенаправленной миграцией. Аналогично модели уединенной

популяции в модели типа хищник—жертва также наблюдалось расширение области допустимых значений параметров и начальных численностей и, следовательно, расширение фазового портрета системы. Важным динамическим следствием целенаправленной миграции является существование режимов, которые могут быть интерпретированы как вспышки массового размножения насекомых [11] (рис. 5). При высокой подвижности жертвы ($p=0,76$) и сравнительно малой подвижности хищника ($q=0,12$) в одной из стаций возможно сосуществование хищника и жертвы. Если средняя численность жертвы во второй стации существенно (в 10^4 — 10^6 раз) больше, чем средняя численность ее в первой стации, то, «ускользнув» от контроля хищника во вторую стацию, жертва, размножаясь, увеличивает КР хищника настолько, что его миграция туда становится выгодной, несмотря на малую вероятность благополучного перемещения. Мальтузианский параметр популяции хищника во второй стации настолько велик, что в силу уравнений (8) это приводит к полному вымиранию в этой стации и хищников, и жертв — стация пустеет. После этого весь цикл может повториться снова.

ПРОБЛЕМА ИНФОРМИРОВАННОСТИ ОСОБЕЙ

Рассмотрение в работе модели динамики численностей пространственно распределенных сообществ проводилось в предположении глобальной информированности особей (каждой из популяций). Это означает, что при выборе «мигрировать — не мигрировать» особь располагает всей информацией о внешних условиях как здесь, так и там (коэффициенты a и c ; h и g для хищников), о средней плотности популяции ($N(n)$, $M(n)$, $X(n)$, $Y(n)$), об оптимальных численностях в каждой из стаций (коэффициенты b , d , e и f), хищники знают среднюю плотность жертв в каждой из стаций и наоборот. Особи также располагают всей информацией о миграционных путях и затратах на перемещение (выраженных в нашей модели вероятностями p и q). Едва ли ситуация столь полной информированности — даже для млекопитающих — широко распространена в природе. Однако, рассмотрев подробно ситуацию глобальной информированности особей, легче перейти к построению моделей в предположении полной неинформированности или (что, видимо, чаще всего встречается в природе) локальной информированности особей (см. [10]).

Плотность популяции отдельными особями определяется по концентрации метаболитов [9, 11, 12, 21, 25], которые могут быть использованы как специальные метки территории [21]. Сложнее обстоит с оценкой экологических условий — механизмы, обеспечивающие ее, ясны далеко не всегда. Зачастую животные неадекватно оценивают экологическую обстановку стаций за длительный промежуток времени (например, за весь год). Исследования В. В. Киселева (ИЛиД СО АН СССР) показали, что некоторые

жуки-ксилофаги активно стремятся занять (и занимают) благоприятную летом зону, располагающуюся на вершине холма. Однако зимой из-за неглубокого снега на вершине холма личинки этих жуков (зимующие в почве) полностью погибают. Тем самым они как бы максимизируют «летнюю» составляющую КР.

В заключение отметим один эффект, который может быть обусловлен локальной информированностью особей. Пусть для простоты уединенная популяция занимает две стации и особи, находящиеся в одной из стаций, адекватно оценивают плотности популя-

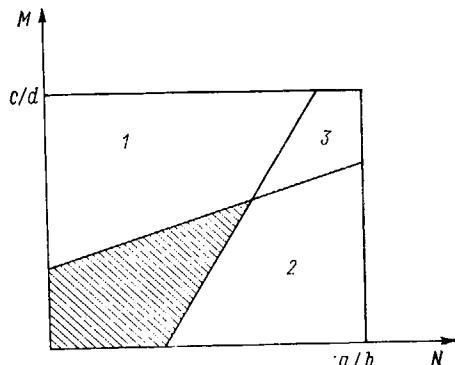


Рис. 6. Фазовый портрет динамики единой популяции, занимающей две стации, особи которой совершают целенаправленное перемещение из стации в стацию. Случай локальной информированности особей.

Область 1 — зона миграций из стации II в стацию I, зона 2 — зона миграций из стации I в стацию II, зона 3 — зона встречных потоков мигрантов; заштрихована «зона покоя».

ции в каждой стации (т. е. N и M) и экологические условия в стации пребывания (для определенности коэффициенты a и b в (1)). Также оценивается ситуация особями и другой стации. Если экологические условия в другой стации «полагаются» такими же, как и в исходной (т. е. в своих оценках направления и величины миграции особи, находящиеся в (1), заменяют, например c и d на a и b), то зона покоя — при определенных a , b , c и d — может стать такой, как показано на рис. 6. Тогда, если численности в обеих стациях таковы, что точка (N, M) лежит внутри области 3 (рис. 6), то возникнут встречные потоки мигрантов. Возможно, некоторые из миграционных перемещений, которые в наблюдениях принимаются за случайные и бесцельные, в действительности обусловлены неполной информированностью особей, живущих в каждой из стаций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бунимович Л. А., Синай Я. Г. Скорость убывания корреляций в одномерных экологических моделях.— В кн.: Термодинамика и кинетика биологических процессов. М.: Наука, 1980, с. 226—239.
2. Ван-дер-Варден Б. Л. Алгебра.— М.: Наука, 1976. 623 с.
3. Горбань А. И. Обход равновесия.— Новосибирск: Наука, 1984. 235 с.
4. Горбань А. И., Садовский М. Г. Оптимизационные модели миграции. В кн.: X Областная школа-семинар «Математическое моделирование в проблемах рационального природопользования». Тезисы докладов. Ростов-на-Дону: Изд-во РГУ, 1986, с. 95—96.

5. Гуревич Ю. Л., Ладыгина В. П. Образование пленок обраствания и устойчивость биодеградации токсичных соединений в проточных системах.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1986, т. IX, с. 22—30.
6. Демидович Б. П. Лекции по математической теории устойчивости.— М.: Наука, 1976. 472 с.
7. Зархин Ю. Г., Коваленко В. Н. Нахождение решений системы двух алгебраических уравнений.— Материалы по математическому обеспечению ЭВМ. Сер. ФОРГРАН. Пущино: Изд. НЦБИ АН СССР, 1978. 41 с.
8. Колмогоров А. Н., Петровский И. Г., Пискунов Н. С. Исследование уравнения диффузии, соединенного с возрастанием количества вещества, и его применение к одной биологической задаче.— Бюлл. МГУ, сер. А., 1937, 1, вып. 6, с. 3—28.
9. Корытин С. А. Повадки диких животных.— М.: Агропромиздат, 1986. 319 с.
10. Моделирование элементов лесных биогеоценозов/Под ред. А. И. Бузыкина. Красноярск: Изд. ИЛиД СОАН СССР, 1985, с. 139—161.
11. Модель распространения вспышки массового размножения большого черного хвойного усача/А. С. Исаев, В. В. Киселев, Т. М. Овчинникова, Р. Г. Хлебопрос.— В кн.: Математическая биофизика. Красноярск, 1985, т. 1, с. 135—147.
12. Панов Е. Н. Поведение животных и этологическая структура популяций.— М.: Наука, 1983. 423 с.
13. Популяционные основы микробной технологии/Н. С. Печуркин, А. Н. Горбань, Ю. Л. Гуревич и др.— В кн.: 3-й симпозиум социалистических стран по биотехнологии. Пленарные доклады. Братислава, 1984, с. 193—211.
14. Простейшее уравнение математической экологии/А. Н. Горбань, В. А. Охопин, М. Г. Садовский, Р. Г. Хлебопрос.— ИЛиД СОАН СССР, Красноярск, 1982. 35 с.
15. Разжевайкин В. Н. Модель биологической самоочистки проточных водоемов.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1984, т. VII, с. 264—273.
16. Разжевайкин В. Н. Устойчивость диссилативных решений в моделях экосистем с подвижными и закрепленными в пространстве концами (сообщение по прикладной математике).— М.: Изд. ВЦ АН СССР, 1986. 46 с.
17. Садовский М. Г. Математическая модель оптимальной миграции.— В кн.: Вычислительные методы и математическое моделирование. Тезисы докладов Всесоюзной школы молодых ученых. Красноярск, 1986, с. 40—41.
18. Сирежев Ю. М., Гигаури А. А., Разжевайкин В. Н. Волны в экологии.— В кн.: Нелинейные волны: Самоорганизация. М.: Наука, 1983, с. 32—46.
19. Сирежев Ю. М. Математические модели в экологии.— В кн.: Математические методы в биологии. Киев: Наукова Думка, 1983, с. 97—106.
20. Семенский Ф. Н., Семенов С. М. Математическое моделирование экологических процессов. Л.: Гидрометеоиздат, 1982. 326 с.
21. Хайнд Р. Поведение животных. М.: Мир, 1975. 855 с.
22. Шарковский А. Н. Разностные уравнения и динамика численности популяций.— В кн.: Математические методы в биологии. Киев: Наукова Думка, 1983, с. 143—156.
23. Якобсон М. В. О свойствах динамических систем, порождаемых отображениями вида $x \rightarrow Ax - \vartheta x$.— В кн.: Моделирование биологических сообществ. Владивосток, 1975, с. 141—162.
24. Gorban A. N., Sadovskii M. G. Evolution mechanisms of cells aggregation in continuous culture systems: Alle's effect and the parity space distribution strategies.— In: 9th Symposium on Continuous Culture. Hradec Králové, 1987.
25. Kiselev V. V. Analysis and modelling of infestation of the beetle *Monochamus urussovi*.— In: System Analysis and Simulation. Proc. Int. Symp., Berlin, 1980, p. 425.
26. May R. M., Oster G. F. Bifurcations and dynamic complexity in simple ecological models.— Amer. Natur., 1976, v. 110, N 974, p. 573—599.

OPTIMIZATION MIGRATION MODELS: GLOBALLY INFORMATIVE SPECIES

A. N. Gorban

Computer Centre, Siberian Branch of the USSR Academy of Sciences

M. G. Sadovskiy

Institute of Biophysics, Siberian Branch of the USSR Academy of Sciences

The paper presents and analyzes the model of a distinct population occupying two stations, and the model of two populations (also occupying two stations) existing under predator-prey relationships. Migration in both models is of the target-oriented nature: the mean rate of increase is maximized with due account of transition losses.

From the viewpoint of mathematics the models present a system of interrelated non-linear oscillators; the ties are brought to action depending on the state of oscillators. Limit dynamic states of such systems have been studied. Effects stipulated by local informative capacity of species are discussed.

ИМИТАЦИОННОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ЕСТЕСТВЕННОЙ И АНТРОПОГЕННОЙ ДИНАМИКИ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

А. Б. Горстко, Я. М. Демяненко, М. В. Медалье, Е. М. Рудь

Ростовский государственный университет

Одна из важнейших задач лесного хозяйства состоит в том, чтобы обеспечить наиболее рациональное использование лесных ресурсов и в то же время сохранить их для будущего, повысить продуктивность и т. д. Она не может быть решена без применения математических методов, главный из которых — математическое моделирование — стал действенным инструментом решения различных задач лесоведения. Для иллюстрации этого сошлемся на обзоры использования математических моделей лесных сообществ, приведенные в [6, 9].

Понятно, что правильные результаты могут быть получены лишь на базе всех достижений наук о лесе. При этом под лесом надо понимать не только древостой, но и среду его существования, т. е. всю остальную растительность, фауну и микроорганизмы, обитающие вместе с древостоем на данном участке земной поверхности, с присущими последнему почвогрунтовыми, гидрологическими и климатическими условиями [8].

Для практики лесоводства прежде всего существенно то, что лес, как и всякий биогеоценоз, представляет собой сложную систему, где имеются разнообразные отношения компонентов, выражающиеся в их взаимодействии и взаимовлиянии. Из сказанного вытекает, что решение лесоводческих задач предполагает системный подход к изучению лесного биогеоценоза. Следует помнить, что даже те биологические и физико-географические особенности леса, которые непосредственно не влияют на лесохозяйственные мероприятия, оказывают воздействие на другие факторы, от которых уже непосредственно зависят эти мероприятия. Поэтому для лесного хозяйства действительно важна вся совокупность свойств рассматриваемого участка леса в их взаимодействии и взаимосвязи.

В науке о лесе это отражено в том, что под лесным биогеоценозом понимают участок леса, однородный в пространстве по составу, структуре и свойствам слагающих его компонентов, по взаимоотношениям между ними, т. е. однородный по растительному покрову, животному миру, микробиоценозу, поверхностной горной породе и по гидрологическим, микроклиматическим (атмосферным) и почвенным условиям, по взаимодействиям между ними, а также по типу обмена веществом и энергией между его компонентами и косной средой [8]. В общем виде это отражено на схеме биогео-

ценоза, приведенной В. Н. Сукачевым (рис. 1), в которую мы в связи с целями данной работы добавили блок антропогенных воздействий на биогеоценоз.

Это определение важно для нас прежде всего тем, что оно основано на системном подходе к определяемому биологическому объекту — лесному биогеоценозу.

Кратко рассмотрим взаимодействия компонентов леса, представленных на рис. 1.

Растения суши функционируют в существенной зависимости от абиотических условий, животного мира, микроорганизмов и т. д. Химический состав почвы, ее влажность и физические свойства влияют на рост, развитие древесных пород, их плодоношение, технические свойства древесины и возобновляемость, а также на рост и развитие всей другой растительности. Вся растительность в свою очередь в сильной степени воздей-

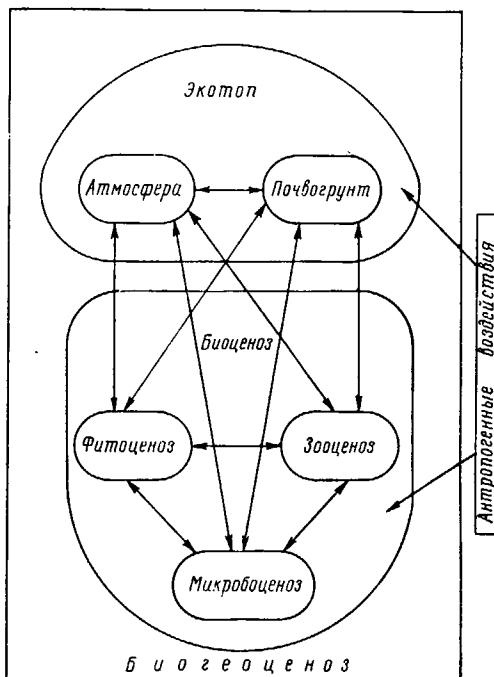


Рис. 1. Схема биогеоценоза.

ствует на почву, определяя главным образом качество и количество органических веществ в почве, влияя на физические и химические особенности. Между почвой и растительностью постоянно происходит обмен минеральными веществами, которые перемещаются из различных горизонтов почвы в подземные части растений, а затем возвращаются в почву при разложении растительного опада [7, 8].

Огромную роль растительность играет также в водном режиме почвы, поглощая влагу из определенных горизонтов ее и отдавая затем в атмосферу путем транспирации, влияя на испарение воды с поверхности почвы, воздействуя на поверхностный сток и на подземное ее перемещение.

Влияние лесной растительности на почвенные условия зависит от ее структуры и запаса [7].

Не менее сложные взаимодействия наблюдаются между растительностью и атмосферой. Если рост и развитие растительности зависят от температуры, влажности воздуха, его движений

и свойства, то в свою очередь состав, высота, ярусность и густота растительности влияют на эти свойства атмосферы [8].

Тесна также взаимосвязь растительности с животным миром, населяющим данный биогеоценоз. Животные в процессе своей жизнедеятельности всесторонне влияют на растительность как непосредственно, питаясь ею, вытаптывая ее, строя в ней или при помощи ее свои жилища, убежища, содействуя опылению цветков и распространению семян или плодов, так и косвенно, изменяя почву, удобряя ее, разрыхляя, вообще меняя ее химические и физические свойства, в некоторой степени влияя и на атмосферу.

Надо учсть еще и то, что каждый из названных компонентов лесного биогеоценоза в свою очередь представляет сложную систему, все составные части которой взаимодействуют между собой.

Перед тем как приступить к описанию моделей лесной динамики, отметим, что именно системный анализ является фундаментом, на котором строятся имитационные модели многих экологических сообществ. Для примера сошлемся на модели водных экосистем [2], имитирующие динамику важнейших их компонентов (химические элементы, планктон, рыба и др.), их взаимодействие, учитывающие водопользование, влияние водопотребителей на качество воды и т. д.

При построении моделей лесных биогеоценозов системный подход играет важную роль. Так, прекрасной иллюстрацией применения принципа системности являются модели динамики численности лесных насекомых: они базируются на синтетической теории, отражающей все стороны жизнедеятельности насекомых и обобщающей трофическую, климатическую теории и т. д. [4]. Но в тех же самых моделях не рассматриваются, например, многие вопросы динамики кормовой базы насекомых — древостоя (или отдельных деревьев), причины возникновения первичной поврежденности (в частности, роль различных видов рубки), уменьшение прироста из-за деятельности вредителей, т. е. уже упомянутые вопросы взаимодействия древостоя с зооценозом.

В работе [7] авторы попытались отразить вышеописанную связь лесной растительности, атмосферы, водного режима и физических свойств почвы. Однако их модель пренебрегает, например, ролью насекомых — вредителей леса — важнейшим фактором, формирующим лесную динамику.

На наш взгляд, можно констатировать, что при моделировании лесных сообществ системный анализ применяется лишь к отдельным их компонентам; задача же, как показано выше, заключается в том, чтобы рассматривать весь лес как сложную систему.

Здесь уместно сослаться на работы [5, 6], в которых авторы перечисляют совокупность факторов, влияющих на динамику лесного сообщества, фактически ставя задачу его системного анализа, и обсуждают возможность прогноза лесной динамики на этой основе.

Данная работа посвящена обсуждению некоторых способов решения названной задачи на примере искусственной ситуации. За-

метим, что мы не стремились учесть все описанные выше компоненты леса и их взаимоотношения, однако в рассматриваемом примере построение имитационной модели выполнено на основе системного подхода. В этом смысле искусственная, а не реальная ситуация весьма удобна: она позволяет проиллюстрировать принципы и возможности применения системного анализа на упрощенном примере, но детально — «в чистом виде». Примеры использования этих положений при решении конкретных задач лесоведения приводятся в [5, 7].

Итак, рассмотрим рост однопородного одновозрастного древостоя, являющегося кормовой базой для популяции насекомых-вредителей. Древостой характеризуется своим запасом и поврежденностью. Лес подвергается рубкам главного пользования. Для простоты рассмотрим два вида рубок: экономически более дорогостоящую, но сберегающую

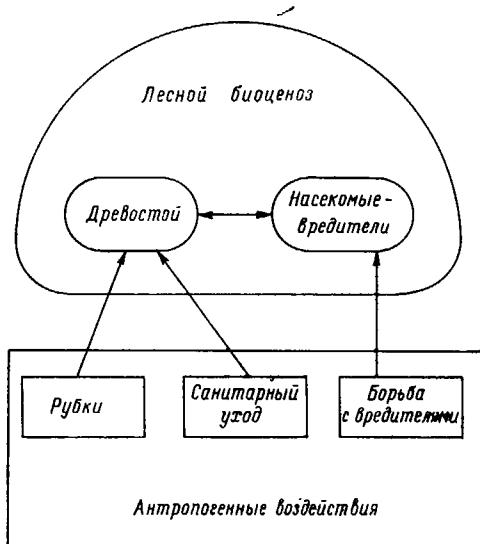


Рис. 2. Схема моделируемого сообщества.

природу, и дешевую, но наносящую лесу сильные повреждения (это могут быть рубки с использованием различных технологий транспортировки древесины — например, вертолетной и тракторной [7]). Предположим также, что существует возможность осуществлять борьбу с вредителями (с помощью применения соответствующих препаратов) и санитарный уход за лесом. Состояние остальных компонентов лесного сообщества полагается постоянным и не рассматривается. Общая схема моделируемой ситуации представлена на рис. 2.

Экономические показатели в рассмотрение не вводились. Однако существует возможность поставить и решать задачу максимизации экономической прибыли при необходимости выполнения определенных экологических ограничений. Данная задача рассмотрена в [3].

В настоящей работе приводится имитационная модель динамики лесного сообщества. Рассматривается естественный рост древостоя, динамика его запаса и поврежденности под влиянием вредителей, возникновение и развитие очагов насекомых-вредителей и вспышек их массового размножения, отрицательное влияние рубок на состояние экосистемы, возможности пресечения и предупреждения вспышек и ухода за лесом.

Одна из возможностей работы с моделью динамики лесного сообщества — деловая игра. Выбор деловой игры как средства реализации имитационной модели не случаен. Деловые игры позволяют использовать имитационные модели в учебном процессе, в исследовательских целях, в процессе принятия решений, при аттестации кадров; они являются удобным средством, дающим возможность организовать диалог с ЭВМ, осуществлять ввод и вывод информации в удобном виде и в нужные моменты и т. д. [1].

Модель состоит из трех основных блоков: динамики древостоя, его поврежденности и численности насекомых.

Основные уравнения модели следующие (шаг модели — 1 год):

$$\begin{aligned} D_{n+1} &= D_n + PD(D_n, K_n)D_n - U_1D_n - U_2D_n, \\ K_{n+1} &= V_1(K_n) + V_2(Z_n/D_n) + V_3(U_1, U_2) - U_3, \\ Z_{n+1} &= Z_n + PZ(Z_n, K_n, D_n/Z_n)Z_n - U_4Z_n, \end{aligned}$$

где D_n — запас древостоя, ($\text{м}^3/\text{га}$);

K_n — поврежденность древостоя (см. ниже);

Z_n — численность насекомых (ед/га);

n — номер года;

PD, PZ — коэффициенты прироста запаса древостоя и численности насекомых за год в долях D и Z соответственно;

V_1 — естественное изменение поврежденности древостоя за год;

V_2 — увеличение поврежденности вредителями;

V_3 — увеличение поврежденности в результате рубок главного пользования;

U_1, U_2 — интенсивности рубок 1-го и 2-го вида, характеризующие доли выбранного запаса;

U_3 — уменьшение поврежденности в результате санитарного ухода;

U_4 — интенсивность борьбы с вредителями (опыления), доля уничтожаемых насекомых от общего их количества.

Структура функций PD, PZ, V_1, V_2, V_3 , их параметризация и значения параметров, характерные значения переменных состояния выбирались по естественным экологическим соображениям, а также по данным из [4, 7, 8].

Так, $PD(D, K) = PD_1(D)PD_2(K)$, где $PD_1(D) = a - bD$ — естественный прирост, $PD_2(K)$ отражает влияние поврежденности древостоя на прирост его запаса и меняется от 1 при малых K до отрицательных значений при K , превышающих определенный уровень.

Уровни K проградуированы: $K=0$ соответствует неповрежденному древостою, $K=8$ — максимально поврежденному, необратимо отмирающему древостою. Величина $V_1(K)$ отражает естественные изменения поврежденности, например возможность восстановления древостоя при малых K и его деградации при больших K . Величина $V_2(Z/D) = cZ/D$ — влияние насекомых-вредителей. Величина $V_3(U_1, U_2) = v_1U_1 + v_2U_2$ — повреждение, наносимое лесу при рубках. Величина $PZ(Z, K, D/Z) = PZ_1(Z)PZ_2(K)PZ_3(D/Z)$; $PZ_1(Z) = -\epsilon - \gamma Z$ — естественный прирост численности насекомых; PZ_2

и PZ_3 отражают влияние на прирост качества кормовой базы и обеспеченности ею и меняются от 0 до 1. Выше a , b , c , v_1 , v_2 , e , γ — некоторые параметры.

Опишем основные правила деловой игры. Игроком задается горизонт прогноза, начальные значения запаса древостоя, его поврежденности, количества насекомых. Затем игрок на каждом шаге выполнения модели отвечает на вопрос: «Осуществлять или нет то или иное воздействие на лес (U_1 , U_2 , U_3 , U_4) и, если осуществлять, то каково соответствующее значение U_i ?». Таким образом, игрок имеет возможность увидеть, к каким последствиям в будущем ве-

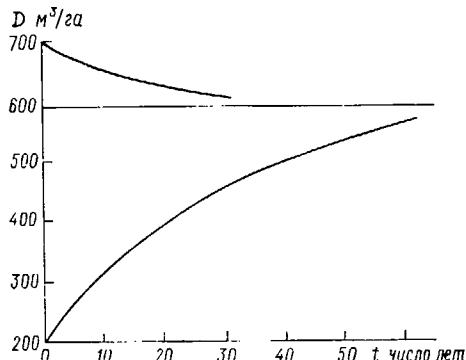


Рис. 3. Динамика естественного роста древостоя.

Нижняя кривая — сценарий 1, верхняя — сценарий 2.

дут выбранные сейчас величины (U_1 , U_2 , U_3 , U_4). В любой момент времени можно потребовать вывод на экран информации о значениях переменных состояния.

Для имитационных экспериментов выбраны следующие 10 сценариев («проигранных» при различных модификациях начальных состояний экосистемы):

- 1) естественный рост неповрежденного древостоя;
- 2) рост древостоя при наличии малого количества насекомых;
- 3) рост поврежденного древостоя (т. е. обладающего «начальной привлекательностью» для вредителей) при наличии малого количества насекомых;
- 4) развитие очага вредителей в поврежденном древостое;
- 5) вспышка размножения вредителей на подъеме — поврежденный древостой и большое количество жуков;
- 6) сценарий 2 и рубка 1-го вида;
- 7) сценарий 2 и рубка 2-го вида;
- 8) сценарии 3 и 4 и санитарный уход за лесом (антропогенное уменьшение поврежденности);
- 9) сценарии 2, 3 и 4 и борьба с вредителями;
- 10) сценарий 5 и санитарный уход или борьба с вредителями (попытка пресечь вспышку массового размножения насекомых).

Динамика запаса древостоя, полученная при игре по сценариям 1 и 2, показана на рис. 3. При втором сценарии возникшая поврежденность пренебрежимо мала, численность насекомых остается

примерно на постоянном низком уровне. При сценариях 3 и 4 обязательно возникает вспышка массового размножения вредителей, состояние древостоя резко ухудшается (рис. 4), его запас падает почти до нуля. В сценарии 5 реализуется затухание вспышки: древостой, как и в предыдущих случаях, гибнет, численность вредителей падает до низкого уровня. Сценарии 6 и 7 показали, что рубка 1-го вида лишь снижает запас древостоя, а рубка 2-го вида, кроме того, повреждает его, т. е. приводит к реализации сценария 3. При розыгрыше сценариев 8 и 9, если соответственно санитарный уход и борьба с вредителями применяются своевременно и достаточно

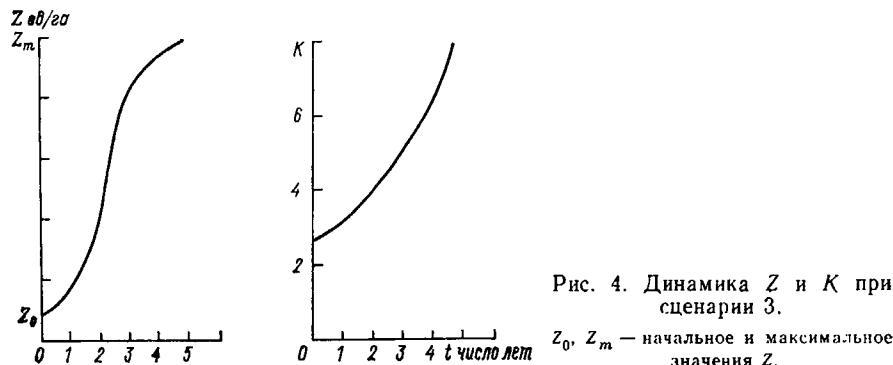


Рис. 4. Динамика Z и K при сценарии 3.

Z_0 , Z_m — начальное и максимальное значения Z .

интенсивно, удается добиться реализации развития сообщества по сценариям 1 и 2, т. е. предотвратить его распад. Сценарий 10 показал, что лишь огромные и постоянные усилия способны предотвратить распад леса, т. е. его развитие в соответствии со сценарием 5.

Полученные результаты совпадают как с теоретическими представлениями [4, 8], так и с реально описанными явлениями [4, 7]. Они иллюстрируют многие важнейшие положения науки о лесе, в частности следующие.

1. Наличие стационарного состояния для естественного развивающегося древостоя [7, 8].

2. Принцип стабильности [4], в данном случае выражающийся в существовании двух уровней численности насекомых-вредителей: низкого и соответствующего вспышке, каждый из которых реализуется в определенном состоянии экосистемы.

3. Необходимость осторожного применения рубок главного пользования, способных привести к повреждению и дальнейшему распаду экосистемы леса.

4. Оправданность применения природосберегающих рубок, затраты на которые в дальнейшем окупаются благодаря сохранению экосистемы.

5. Необходимость своевременного предсказания вспышек массового размножения насекомых-вредителей и их пресечения в начальных фазах; осуществление необходимых антропогенных мероприятий на подъеме вспышки оказывается бесполезным.

Изложенные выводы, а также методы, на основании которых они были сделаны, подтверждают, что необходимо рассматривать лес как сложную систему, учитывая все многообразие ее компонентов и их взаимоотношения; имитационное моделирование, основанное на системном анализе лесных биогеоценозов, является необходимым и эффективным средством решения задач лесоведения.

Отметим в заключение, что описанные принципы и методы успешно используются и при решении конкретных задач [5, 7].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гидрович С. Р., Сыроежин И. М. Игровое моделирование экономических процессов. Деловые игры.— М.: Экономика, 1976. 117 с.
2. Горстко А. Б. Математическое моделирование и проблемы использования водных ресурсов.— Ростов-на-Дону, 1976. 64 с.
3. Горстко А. Б., Угольницкий Г. А. Влияние загрязнения окружающей среды и потребления природных ресурсов на качество природной среды региона.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1986, т. 9, с. 27—41.
4. Динамика численности лесных насекомых/А. С. Исаев, Р. Г. Хлебопрос, Л. В. Недорезов и др.— Новосибирск: Наука, 1984. 224 с.
5. Киселев В. В., Кофман Г. Б., Медалье М. В. Имитационная модель состояния лесной территории.— В кн.: Математическое моделирование в проблемах рационального природопользования. Тезисы докладов X школы-семинара. Ростов-на-Дону, 1986, с. 42.
6. Корзухин М. Д., Седых В. Н. О программе прогноза динамики лесов.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1982, т. 5, с. 91—102.
7. Моделирование влияния хозяйственной деятельности на состояние горных лесов Северного Кавказа/А. Б. Горстко, М. В. Медалье, Г. А. Угольницкий и др.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1987, т. 10, с. 199—214.
8. Сукачев В. Н. Основные понятия лесной биогеоценологии.— В кн.: Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964, с. 5—49.
9. Четвериков А. Н. Моделирование лесных биогеоценозов.— В кн.: Моделирование биогеоценотических процессов. М.: Наука, 1981, с. 37—51.

SIMULATION MODELLING OF THE NATURAL AND MAN-INDUCED DYNAMICS OF FOREST BIOGEOCENOSES

*A. B. Gorstko, Ya. M. Demyanenko, M. V. Medaliye,
E. M. Rud'*

Rostov State University

Simulation modelling of the natural and anthropogenic dynamics of forest biogeocenoses is claimed to be based on systems analysis of modelled communities. Simulation model of the forest biogeocenoses (wood — pest insects) is being analyzed as an example of model construction; the model is involved into business simulation. Practical value of the obtained results for forestry is inferred.

КРОНОВАЯ И КОРНЕВАЯ КОНКУРЕНЦИЯ В ЛИНЕЙНОЙ ПОСАДКЕ СОСНЫ

A. I. Гурцев

Лаборатория лесоведения АН СССР

M. D. Корзухин

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

Мы попытались сформулировать простую динамическую модель роста и конкуренции деревьев и отладить ее на материале одновозрастной посадки сосны. Полевой материал и модель описаны позже, здесь же остановимся на наших целях и месте модели в имеющихся подходах к описанию конкуренции между деревьями.

Коротко, нынешнее положение дел в этой области таково. Наибольшую группу составляют работы, в которых конкуренция количественно описывается так или иначе сконструированным «индексом конкуренции» CI . В наиболее общем случае CI имеет вид функции координат и параметров особей, окружающих выбранную центральную особь, а также ее собственных параметров. Ряд индексов вводится на основе понятия площади питания особи S [2, 18, 22, 35, 36]. Предполагается, что свободно растущему дереву данного размера соответствует площадь питания S_0 ; наличие окружения сокращает эту площадь, что ведет к уменьшению прироста центральной особи. Этот подход фактически моделирует корневую конкуренцию, происходящую в одной плоскости, хотя косвенно отражает и световую — кроновую. Площадь питания берется пропорциональной поверхности кроны или квадрату диаметра ствола. Другой способ расчета CI основан на тех или иных способах учета взаимного затенения деревьев и сводится к заданию CI как функции разностей высот центрального дерева и его соседей [20, 23, 30]. Еще один подход связан с использованием в качестве CI выражений типа локальной плотности деревьев в точке, занятой центральной особью [12], суммы площадей сечений соседей [36] или вовсе формальных функций от параметров соседей [24—26].

Способы использования найденного CI варьируют от поиска корреляции CI с приростом по диаметру до использования CI как аргумента в уравнениях роста типа Берталанфи. В первом случае корреляция с CI объясняет, как правило, 50—70 % общей вариации прироста.

Основной недостаток применяемых «индексов» — их слабая биологическая обоснованность, состоящая в формальном описании

взаимодействия и, следовательно, в формальном использовании индексов.

Другая группа моделей конкуренции опирается на усредненными по популяции величинами (на рассчитывает особей) [4, 6, 16, 27]. Трудность этого подхода — необходимость усреднения конкурентного взаимодействия по пространственным координатам деревьев с помощью априори заданного закона распределения. Результатом (для световой конкуренции) является распределение интенсивности света по вертикали. К корневой конкуренции такой подход применен Корзухиным [5]. Как ни странно, предложенные модели этого типа более «экологичны», т. е. используют реальные величины с механическими связями.

Промежуточное положение занимают модели, описывающие рост и взаимодействие особей, но без задания их пространственных координат. Это группа имитационных гар-моделей [19, 34], а также [17].

Помимо гар-моделей, нам известна только одна попытка (удачная) описания роста и динамики популяции «в особях» с расчетом физического взаимодействия крон [28, 29] для посадок ели и дугласии. Физиологические уравнения роста не используются, и он описан эмпирической формулой. Работа носит типично имитационный характер — в ней используются десятки зависимостей и заранее измеренных параметров. Рассматривается только световая конкуренция. Как это обычно бывает с имитационными моделями, результаты расчетов по ним могут быть сопоставлены лишь с небольшим количеством простых кривых, ради описания которых, как кажется, можно было бы предпринять и менее громоздкое построение, а также измерять гораздо меньше параметров.

Задача предлагаемой ниже модели — описание взаимодействия деревьев в более физических терминах, чем это делает большинство моделей «в особях». Исследование упрощенный характер, модель роста особи носит экофизиологический характер, т. е. опирается на балансовым (для углерода) уравнением роста и формулой для скорости ассимиляции, явно зависящей от ресурсов фотосинтеза. В отличие, например, от [28, 29], мы как раз не стремились описывать рост и взаимодействие деревьев «как есть», т. е. используя массу сведений по морфологии и физиологии, но пытались упростить модель так, чтобы привести в качественное соответствие ее сложность со сложностью полевых данных, которые ей надлежит описать. Поскольку данные типичны, мы хотели получить в результате сравнительно несложный модельный инструмент анализа и прогноза роста одновозрастной посадки в условиях конкуренции. Упрощение модели и соответствующее уменьшение числа параметров влечет за собой ряд выгод.

Во-первых, появляется возможность подогнать на машине значительную часть параметров вместо того, чтобы измерять их (а это иногда почти невозможно); здесь наш подход принципиально отличается от принятого в имитационном моделировании, где параметры задают, а не подгоняют. Подгонка часто ведет

к неожиданным результатам, вынуждая усомниться в правильности модели. Вообще, исследовательские возможности подгонки параметров в экологических моделях используются пока слабо. Для нашего объекта мы в качестве такого примера попытались выявить относительную роль световой и корневой конкуренции. Интересен также методический вопрос о том, сколько параметров позволяют найти имеющиеся данные, т. е. вопрос об «информационной адекватности» данных и модели. Способ анализа всех этих вопросов — изучение зависимости от параметров среднеквадратического отклонения теоретических и эмпирических траекторий роста.

Во-вторых, простая модель легче применима на практике: если модель отлажена, для ее использования надо измерить несколько параметров и подогнать на машине остальные. В-третьих, простая модель, хотя и «меньше может», но мы по крайней мере узнаем, почему она чего-то не может, в отличии от большой модели, где множество связей и возможностей создает иллюзию правильности механизмов, использованных при описании.

МАТЕРИАЛ

Объектом исследования было искусственное насаждение сосны, на юго-востоке Московской области, на территории Егорьевского лесхоза. Возраст культур — 25 лет. Деревья располагались по прямым линиям, ориентированным с северо-запада на юго-восток; расстояние между линиями — 2 м, расстояние между деревьями вдоль линии — 1 м. Таким образом, начальная густота посадки составила 5 тыс. экз/га. Сохранность к возрасту учета — 67 %. Средний диаметр ствола на высоте 1,3 м $D_{1,3}^{\text{ср}} = 115$ мм; средняя высота $H_{\text{ср}} = 12$ м; минимальная высота начала кроны $H^{\text{min}} \approx 1,7$ м.

Из насаждения была сделана выборка модельных деревьев, которые подбирались так, чтобы охарактеризовать весь диапазон условий роста. Одна группа (5 деревьев) росла без ближайших соседей по линии посадки. Далее будем называть эти деревья свободно растущими. Эти особи были выбраны экспериментным образом из предварительно обследованных свободных деревьев и использованы для нахождения параметров свободного роста. Вторая группа «взаимодействующих особей» состояла из 34 деревьев, у которых ближайшие соседи были.

У всех 39 деревьев, а также у двух ближайших соседей взаимодействующих деревьев измерялся ход роста по диаметру и по высоте, т. е. величины $D_i(\tau)$ (мм), $H_i(\tau)$ (см) при $\tau = 4, \dots, 21$ год. Величина $D_i(\tau)$ измерялась на высоте 40—50 см взятием керна. За счет неточного попадания в сердцевину ствола возникала определенная погрешность, особенно заметная для начальных значений D .

При выбранной высоте для определения D начальный возраст τ равнялся в большинстве случаев 4 годам. Для нескольких деревьев, у которых $H(4)$ составляло тоже 40 см, т. е. $D(4)$ не существовало, значения $D(4)$ были получены экстраполяцией от значений $D(5)$, $D(6)$, $D(7)$. Ход роста в высоту измерялся по мутовкам. В дальнейшем для удобства абсолютный возраст τ будет заменен относительным t , начинающимся с 1, т. е. $\tau=4, \dots, 21$ будет соответствовать $t=1, \dots, 17$. Начальное и конечное распределение по диаметру взаимодействующих деревьев приведено на рис. 1.

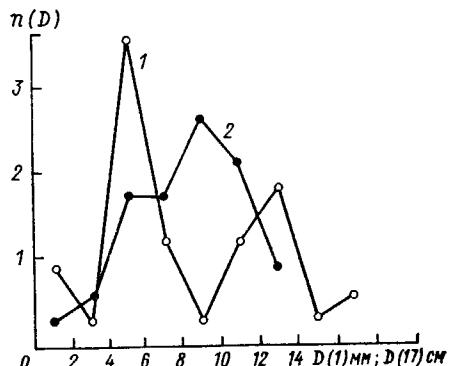


Рис. 1. Начальное (1) и финальное (2) распределение по диаметру D в группе из 34 взаимодействующих особей.
 $n(D)$ — частоты ($\cdot 10$).

Среди этих деревьев имелись 3 «цепочки» из растущих подряд деревьев; длина цепочек — 6, 7, 8 деревьев. Таким образом, ход роста был измерен у 39 центральных деревьев и у 32 их соседей.

МОДЕЛЬ

1. Уравнение роста особи. При выводе уравнения роста мы исходили из обычного в физиологических моделях уравнения динамики биомассы особи m . При его выводе корректно исходить из какой-либо модели, явно содержащей в качестве переменной количество свободных ассимилятов, например из «стехиометрической» модели [8], которую в упрощенном виде можно записать как

$$\begin{aligned} \dot{y} &= \Phi(m) - cy - R(m), \\ \dot{m} &= cy - V(m). \end{aligned} \quad (1)$$

Здесь y — количество свободных ассимилятов особи, Φ — величина нетто-фотосинтеза, R — затраты на дыхание, c — удельная скорость перехода ассимилятов в структурную биомассу, m — структурная биомасса, V — потери ее на отмирание. Считая динамику ассимилятов в (1) квазистационарной, т. е. $\dot{y} \approx 0$, получаем уравнение роста

$$\dot{m} = \Phi - R - V, \quad (2)$$

происхождение которого говорит о том, что при $\Phi < R$ надо брать $y = 0$, т. е. $\dot{m} = -V(m)$. Реально при достаточно длительном равенстве расходов на дыхание и нетто-ассимиляции происходит гибель деревьев. Таким образом, выполнение в течение ряда лет условия $m \approx 0$ можно считать модельным критерием отмирания. Из двух измерявшихся динамических переменных, описывающих дерево — $D(t)$, $H(t)$, — мы оставили в качестве независимой переменной одну — $D(t)$, т. е. описывали динамику роста простейшим образом. Хорошо известно [7, 15], что диаметр и биомасса дерева с высокой точностью связаны аллометрической зависимостью, поэтому для перехода от m к измеряемой переменной D примем, как обычно,

$$D = pm^{\alpha_1}, \quad (3)$$

а также, что суммарный расход на дыхание и отпад аналогичным образом зависит от объема биомассы:

$$V(m) + R(m) = qm^{\alpha_2}. \quad (4)$$

Введем величину удельной ассимиляции на 1 г сырой хвои A , а также общую биомассу хвои S_F , так что

$$\Phi(m) = S_F A. \quad (5)$$

Сделав в (2) замену переменной, получим

$$\begin{aligned} \dot{D} &= a_1 D^{\alpha_1} S_F A - d D^\delta, \\ a_1 &= a_1 p^{1/\alpha_1}; \quad d = a_1 q p \frac{1 - \alpha_2}{\alpha_1}, \\ a_3 &= 1 - 1/\alpha_1, \quad \delta = (\alpha_1 + \alpha_2 - 1)/\alpha_1. \end{aligned} \quad (6)$$

2. Модель фотосинтеза. Нам нужно выражение для скорости ассимиляции A , зависящее от двух ресурсов — светового I и почвенного G ; последний считаем некоторой обобщенной характеристикой качества почвы, включающей доступность воды и минеральных веществ. Исходим из зависимости $A(I)$ в виде полуэмпирической формулы световой кривой:

$$A(I) = \frac{a_2 I}{1 + a_3 I}. \quad (7)$$

Считаем далее, что A зависит от относительной обеспеченности листвьев ресурсом G . Согласно этому подходу, развитому в [11, 13, 30], в A вводится аргумент

$$\omega = GS_R/S_F \quad (8)$$

(S_R — биомасса активной части корневой системы), который является мерой обеспеченности хвои водой и минеральными веществами. Зависимость $A(\omega)$ качественно гиперболическая, т. е. по-

добра световой кривой $A(I)$: $A(0) = 0$, $A(\infty) = \text{const}$. Это позволяет, следуя упомянутым работам, положить $a_3 = a_4/\omega$ или

$$A(I, \omega) = \frac{\frac{a_2 I}{1 + a_4 \frac{I}{\omega}}}{1 + a_4 \frac{S_F}{S_R} \frac{I}{G}} = \frac{a_2 I}{1 + a_4 \frac{S_F}{S_R} \frac{I}{G}}. \quad (9)$$

Если считать, что ресурс G пропорционален количеству доступной воды, то эта формула может быть получена из часто используемого описания скорости ассимиляции кинетикой Михаэлиса—Ментен [1, 3, 21, 30], что, как известно, приближенно дает

$$A = \left[\frac{1}{A^{\max}} + \frac{1}{bI} + \frac{r}{c_a} \right]^{-1}, \quad (10)$$

где r — суммарное сопротивление движению CO_2 в листе, включающее в себя устьичное сопротивление r_s , $c_a = [\text{CO}_2]$ атмосферы. Считая, что суммарное сопротивление за счет устьичной регуляции обратно пропорционально водообеспеченности листа и что максимальный фотосинтез A^{\max} си прямопропорционален, получаем из (10) формулу типа (9).

3. Модель конкуренции. Из-за наличия конкуренции в формуле для скорости ассимиляции (9) количество ресурсов I , G зависит от аргумента Ψ — координат и параметров особей, влияющих на данную особь, а также от параметров самой этой особи:

$$I = I_0 e(D, H, \Psi), \quad G = G_0 g(D, H, \Psi), \quad (11)$$

где I_0 , G_0 — максимальные значения ресурсов, e , g — нормированные на единицу конкурентные функции для соответствующего ресурса. Задача состоит в получении функций e , g , допускающих ясную физическую интерпретацию и несложных с вычислительной точки зрения; последнее существенно, так как e , g используются во внутреннем цикле программы подгонки параметров.

За. Крона каждого дерева была представлена плоским экраном в форме равнобедренного треугольника с вершиной на высоте $H = H^{\text{вер}}$ и основанием на высоте $H^{\text{мин}}$. Длина основания l_1 кроны считалась пропорциональной D :

$$l_1 = k_1 D. \quad (12)$$

Кроны считались ориентированными перпендикулярно линии посадки. Центральное дерево (C) затенялось правым (R) и левым (L) соседями (рис. 2), т. е. было принято «приближение ближайших соседей», что диктовалось материалом и было естественным с методической точки зрения.

Поток света был разбит на две компоненты — прямой солнечный I_* и рассеянный I_D . Были введены два стационарных точечных источника рассеянного света, расположенные симметрично над линией посадки и один стационарный точечный источник прямого света (см. рис. 1). Ориентация линии посадки такова, что сосед R находится с юго-востока, поэтому именно он затеняет для

дерева C источник прямого света. Угловая высота всех источников равнялась ϕ .

Для заданных таким образом геометрических параметров системы находились доли площади кроны особи C , затененные особыми R , L — величины σ_R , σ_L ; соответствующие формулы не приводятся ввиду их простоты и громоздкости. Был введен коэффициент пропускания света после однократного прохождения через крону — γ . Фотосинтез всей кроны дерева C состоит из четырех ча-

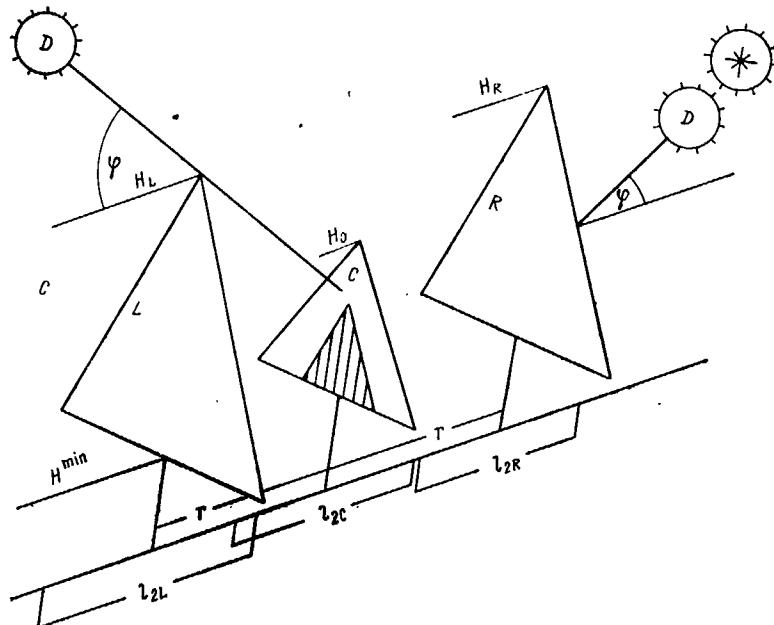


Рис. 2. Геометрия тройки конкурирующих деревьев.

На кроне центрального дерева C заштрихована тень от левого соседа L , корневые системы левого и центрального дерева пересекаются. H_L , C , R — высоты, r — расстояние между деревьями, остальные обозначения см. текст.

стей — фотосинтеза затененной и незатененной части правой и левой сторон кроны, т. е.

$$\Phi = a_5 S \sigma_L \frac{a_2 \gamma I_D \cos \varphi}{1 + a_4 \frac{\gamma I_D \cos \varphi}{\omega}} + a_5 S (1 - \sigma_L) \frac{a_2 I_D \cos \varphi}{1 + a_4 \frac{I_D \cos \varphi}{\omega}} + \\ + a_5 S \sigma_R \frac{a_2 \gamma (I_D + I_*) \cos \varphi}{1 + a_4 \frac{\gamma (I_D + I_*) \cos \varphi}{\omega}} + \\ + a_5 S (1 - \sigma_R) \frac{a_2 (I_D + I_*) \cos \varphi}{1 + a_4 \frac{(I_D + I_*) \cos \varphi}{\omega}}, \quad (13)$$

где $a_5S = S_F$, $2S$ — площадь кроны дерева C , a_5 — коэффициент перехода от площади к биомассе хвои. Как и должно быть, $\Phi(\gamma=1) = \Phi(\sigma_L, \sigma_R=0)$. Из проведенного построения видно, что конкурентная функция для света в (11) $e=\gamma$.

Зв. Модель корневой конкуренции. Корневая система дерева имеет вид стержня, ориентированного вдоль линии посадки с длиной, пропорциональной диаметру особи (см. рис. 2):

$$l_2 = kD. \quad (14)$$

Части стержня, не перекрытые соседними стержнями, соответствуют количеству почвенного ресурса на единицу длины, равному G_0 ; части, перекрытые одним стержнем, — $G_0/2$; части, перекрытые двумя стержнями, — $G_0/3$. Таким образом, принятая гипотеза о «равноМощности» особей при конкуренции за почвенный ресурс. Найденная конкурентная функция для почвенного фактора в (11), очевидно, лежит в интервале $1/3 \leq g(D, \psi) \leq 1$. Формулы для различных вариантов перекрытия стержней не приводятся. Стержневая модель дает то же выражение для $g(D, \psi)$, что и модель корневой системы в виде прямоугольника длиной l_2 с постоянной шириной h . Модели корневой системы в виде круга и квадрата имеют те же асимптотики $1/3$ и 1 , что и стержневая модель, но сложнее с вычислительной точки зрения.

Примем предположение о пропорциональном росте кроны и корней:

$$S_F/S_R = u = \text{const}. \quad (15)$$

Из соображений, связанных с подгонкой параметров (см. ниже), множитель S_F в (6) был заменен на величину, пропорциональную степени D , $S_F = a_6 D^\alpha$. В результате имеем окончательную форму динамической модели в дискретном времени, использованную при расчетах:

$$D(t+1) = D(t) + a D^\alpha F(D, H, \varphi) - d D^\delta, \quad (16)$$

где выражение для F получено из (13):

$$\begin{aligned} F = \mu & \left[\sigma_L \frac{\gamma}{1 + b \frac{\gamma \mu}{g}} + (1 - \sigma_L) \frac{1}{1 + b \frac{\mu}{g}} + \right. \\ & \left. + \sigma_R \frac{\gamma(1 + \lambda)}{1 + b \frac{\gamma \mu (1 + \lambda)}{g}} + (1 - \sigma_R) \frac{1 + \lambda}{1 + b \frac{\mu (1 + \lambda)}{g}} \right]. \end{aligned} \quad (17)$$

Здесь

$$\begin{aligned} a &= a_1 a_2 a_5 a_6 I_D, \quad a = a_3 + a_4, \quad \mu = \cos \varphi, \\ \lambda &= I_*/I_D; \quad b = a_4 u I_D / G_0. \end{aligned} \quad (18)$$

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПАРАМЕТРОВ

Параметры определялись различными способами. Как видно из формул (6) и (17), часть введенных параметров в раздельном определении не нуждается.

При изучении и описании конкуренции исследователь стоит перед следующей альтернативой. Один вариант подхода состоит в том, что все отличия в росте взаимодействующих особей от свободно растущих можно объяснить уменьшением количества доступных ресурсов — аргументов функции F (17). Это значит, что остальные параметры уравнений роста (16)

$$a, b, \alpha, d, \delta \quad (19)$$

можно найти по динамике свободно растущих особей, а затем по динамике взаимодействующих особей следует искать параметры конкуренции, входящие в F . Это узко «ресурсный» подход к конкуренции, предполагающий одинаковость морфологии и физиологии свободно растущих и взаимодействующих особей — именно за эти свойства отвечают параметры (19). В альтернативном варианте морфология и физиология двух типов особей не считается идентичной и по динамике роста взаимодействующих особей подгоняются все параметры. В этой работе мы остановились на более простом первом варианте: во-первых, морфологические и физиологические параметры деревьев не измерялись, так что интерпретация результатов подгонки была бы умозрительной; во-вторых, определение семи параметров (19) и двух параметров конкуренции по не очень большой выборке весьма гладких кривых роста нельзя считать достоверными.

1. Расчет параметров свободного роста проводился по группе пяти свободно растущих деревьев, для которых выполнялось

$$3,8 < D_i(1) < 6,5, \quad 162 < D_i(17) < 215.$$

Как видно из основного уравнения (16), свободный рост описывается уравнением

$$D(t+1) = D(t) + fD^\alpha - dD^\delta, \quad (20)$$

где $f = aF_0$, F_0 — значение F при $\gamma = 1$, $g = 1$.

Согласно оценкам, приводимым в специальной литературе по онтогенезу [1, 32, 33], величина α_2 в (4) близка к единице (затраты ассимилятов плюс отпад пропорциональны биомассе), откуда следует, что можно взять $\delta = 1$. Тестовые расчеты с вариацией δ показали, что в интервале $0,8 \leq \delta \leq 1,5$ значение δ слабо сказывается на результатах.

Вместо того чтобы использовать разрозненные литературные данные по интенсивности дыхания и опада и определять из них значение d , мы выбрали более простой и точный способ, а именно искали d из условия выхода D на максимальное значение D_{\max} при $t \rightarrow \infty$. Это дает $d = fD_{\max}^{\alpha-1}$. Было взято значение $D_{\max} = 350$ мм; его варьирование в пределах 300—500 мм слабо сказы-

вается на результатах. Именно выбранным способом определены d , а также желанием уменьшить число параметров объясняется замена S_F в (6) степенью D : при использовании уравнения (6) надо было бы задавать максимальное значение размера кроны S_{\max} — величину, определяемую с низкой точностью.

Исходя из оценок минимальной высоты (начала) кроны было положено $H_{\min}(17) = 170$ см и взят линейный рост $H^{\min}(t)$, т. е.

$$H^{\min}(t) = 10t,$$

Оставшиеся два параметра — a , α — уравнения свободного роста (20) подгонялись на машине путем минимизации среднеквадрати-

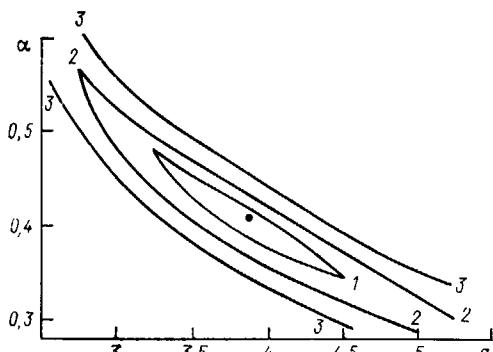


Рис. 3. Линии уровня функции σ_0 (21) в координатах параметров уравнения свободного роста (16).

1-3 — значения $\sigma_0 = 0,1; 0,12; 0,16$;
жирная точка — значения a, α , выбранные при расчетах для способов с взаимодействием; $a = f/F_0$; $f = 3,79$
найдено подгонкой, $F_0 = F(\mu = 0,78)$,
 $b = 1$, $\lambda = 2$) — 1,14.

ческого относительного отклонения суммарно для всех 5 эталонных особей:

$$\sigma_0 = \left[\frac{1}{N} \sum_i^N \sum_t^{17} (D_i^{\text{teop}}(t)/D_i^{\text{expt}}(t) - 1)^2 \right]^{1/2}, \quad N=5, \quad (21)$$

причем бралось $D_i^{\text{теор}}(1) \equiv D_i^{\text{эксп}}(1)$. Результат удобно привести в виде линий уровня функции $\sigma_0(a, \alpha)$ (рис. 3). Точное значение $\sigma_0^{\min}(a_0, \alpha_0) = 0,095$, где $a_0 = 3,79$; $\alpha_0 = 0,413$. Среднеквадратическое

отклонение относительно среднего по группе \bar{D}_i равно 0,12.

Если считать, что приемлемая точность описания достигается при $\sigma_0(f, \alpha) \leqslant 0,1$, то в пределах вытянутой области, ограниченной этой изолинией, параметры f, α связаны почти линейной зависимостью и могут меняться в довольно широких пределах:

$$3,1 \leqslant a \leqslant 4,5; \quad 0,345 \leqslant \alpha \leqslant 0,48.$$

Таким образом, налицо типичный «овраг», хотя и не очень узкий; в системе имеется «параметрическое вырождение» — данные по динамике свободно растущих особей позволяют в пределах заданного отклонения σ_0 от $\sigma_{\text{шип}}$ найти лишь соотношение между a и α .

2. Относительную мощность источников света λ в (18) можно оценить по многолетним климатическим данным, относящимся к величине λ для различной степени облачности — от ясного неба, для которого $\lambda \sim 5-10$, до пасмурного, для которого $\lambda \sim 1$. Данные по частотам облачности для Московской области можно почерпнуть из [10]. При оценке λ следует также учесть коэффициенты J перехода от полной интенсивности света к той его части, которая фотосинтетически значима (ФАР); согласно [14], $J_* \sim 0,4$; $J_D \approx 0,65$. Полученные нами оценки дают $\lambda \approx 2$, однако следует помнить о приблизительности этой величины.

Параметр b в (18) исходя из видов световых кривых для светлохвойных пород [9] был взят равным единице. Расчетами по модели (см. ниже) было установлено, что результаты подгонки параметров конкуренции очень устойчивы к вариациям λ , b , так что скрупулезное их определение для нашей задачи не нужно.

Угловая высота источников света φ варьировалась при подгонке от 0 до $\pi/4$; ниже для удобства используется $z = \tan \varphi$.

3. Поскольку в функции F (17) используются доли теней σ_L , σ_R , параметр l_1 из (12) на величину F не влияет. Оставшиеся свободными параметры конкуренции γ , k находились минимизацией функции (21).

Расчеты проводились для троек деревьев $[L, c, R]$, полученных путем усреднений по разному числу исходных 34 троек; таким образом, всем случаям в (21) соответствовало $N=1$.

3а. Максимальная степень усреднения: тройка была найдена по всей группе взаимодействующих особей, будем называть ее «тройка-1», т. с. бралось

$$D_C^{\text{эксп}}(t) = \frac{1}{34} \sum_1^{34} D_{C_i}^{\text{эксп}}(t),$$

то же для D_L , D_R и для всех высот. Для уменьшения влияния ошибки, связанной с полевыми измерениями начального значения $D_C^{\text{эксп}}(1)$, в число подгоняемых параметров было включено также начальное значение — $D_C^{\text{теор}}(1)$.

Основные свойства функции $\sigma(\gamma, k, \varphi)$ таковы. При $0 \leq z \leq 0,6$ σ имеет единственный минимум, и этот минимум внутренний, т. е. $0 < \gamma < 1$, $k > 0$. При $z \geq 0,6$ у σ возникают два локальных минимума, каждый из которых расположен на границе, т. е.,

$$\sigma_1^{\min} = \sigma(1, k'), \quad \sigma_2^{\min} = \sigma(\gamma', 0), \quad (22)$$

где k' , γ' — значения k , γ , доставляющие соответствующий минимум. При $z \leq 0,4$ минимум σ сравнительно хорошо локализован — линии уровня эллипсоидальны с небольшим эксцентрикитетом. По мере увеличения z они вытягиваются по γ , и возникает резкий по k «ковраг» (рис. 4). Для того чтобы изучить влияние световой и корневой конкуренции по отдельности, граничные зна-

чения $\sigma_{1,2}$ (22) искались при всех z . Результаты поиска параметров конкуренции для тройки-1 приведены ниже:

$z = \operatorname{tg} \Phi$	$\sigma^{\min} (\gamma, k, \Phi)$	γ	k	σ_1^{\min}	k'	σ_2^{\min}	γ'
0,0	0,018	0,67	1,1	0,073	1,7	0,13	0,47
0,2	0,021	0,55	0,98	0,073	1,7	0,09	0,44
0,4	0,027	0,42	0,82	0,063	1,7	0,05	0,35
0,6				0,057	1,7	0,036	0,29
0,8				0,055	1,7	0,046	0,24
1,0				0,053	1,7	0,071	0,18

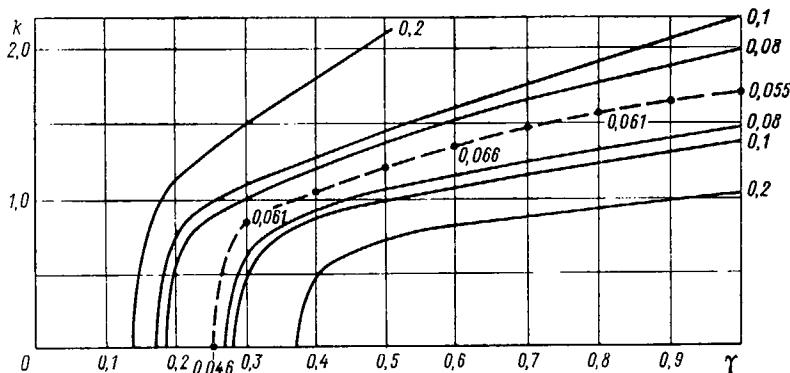


Рис. 4. Зависимость среднеквадратичного отклонения σ от параметров конкуренции k, γ .

Нанесены линии уровня $\sigma(k, \gamma)$ при угле наклона источника света $\operatorname{tg} \Phi=0,8$; числа у кривых — значения σ ; штрихпунктирная кривая — линия оврага, связывающая минимальные значения σ по k при каждом данном γ .

Из таблицы видно, что при внутреннем минимуме совместное действие кроновой и корневой конкуренции значительно улучшает результат подгонки по сравнению с действием этих видов конкуренции по отдельности. Несколько неожиданно то, что $\min \sigma^{\min}$ по z достигается при $z=0$. Однако сравнение теоретических и эмпирических траекторий показывает, что основной вклад в изменение $\gamma(z)$ вносят первые три точки траектории — среднее отклонение для каждой из них растет от 0,01 до 0,07 при изменении z от 0 до 0,6. Качество подгонки остальной части траектории остается практически одинаковым. По-видимому, отсюда, а также из худшей точности измерения $D_{\text{рак}}^{\text{сп}}$ для первых трех точек траектории можно заключить, что зависимость $\sigma(z)$ слаба или отсутствует.

Наиболее интересно возникновение оврага, которое происходит именно при тех значениях z , которые следует считать наиболее реалистичными:

$$0,6 \leq z \leq 1,0. \quad (23)$$

Значение σ вдоль оврага довольно постоянно, т. е. максимум не сильно отличается от двух локальных минимумов рис. 4. Наличие оврага естественно интерпретировать как указание на взаимозависимость светового и корневого ресурса. С модельной точки зрения это говорит о том, что модели только с корневой (разные типы зон влияния и площадей питания) и только со световой конкуренцией могут быть эквивалентны. В нашем случае так и оказалось; пример траскторий для двух локальных минимумов приведен на рис. 5. Налицо еще один пример параметрического вырождения — использование всего массива данных в виде тройки-1 не позволяет различать два типа взаимодействия. В качестве примера чувствительности модели к вариации параметров b , λ (18) приведены результаты подгонки при $z=0,4$ — значение, при котором у σ имеется один глобальный минимум (тройка чисел при данных b , λ соответствует σ^{\min} , k , γ):

b	σ^{\min}	k	γ
1,5	0,028	0,030	0,030
	0,81	0,79	0,75
	0,40	0,35	0,31
1,0	0,027	0,027	0,028
	0,86	0,82	0,80
	0,46	0,42	0,38
1,5	0,026	0,027	0,027
	0,97	0,91	0,87
	0,55	0,51	0,48
λ	1,0	2,0	3,0

Значения σ^{\min} почти одинаковы, а вариации k , γ лежат в пределах точности возможных полевых измерений этих величин, что говорит об устойчивости модели к изменению b , λ .

36. Для троек-2, 3 были взяты по 10 самых угнетенных и самых больших деревьев из группы взаимодействующих деревьев. Для тройки-2 выполнялось $D_i(17) \leq 82,8$; для тройки-3 — $D_i(17) > 121$. Для всего диапазона по z результаты подгонки близки к полученным для тройки-1, и мы их приводим. Овраги с двумя локальными минимумами возникают при $z \approx 0,7$.

Обозначим функцию $\sigma(\gamma, k, \phi)$ для троек-2, 3 через $\sigma_{2,3}$. Сравнение этих функций, как нам кажется, позволяет указать «истинные» значения γ , k , избавившись от неопределенности, связанной с оврагами и параметрическим вырождением. Исходим из того, что если модель правильна, то значение параметров, найденные для групп особей, находящихся в заметно разных условиях, должны быть близки; собственно, это есть один из критериев правильности модели. Если так, то взяв (для выбранного значения z) те значения γ , k , при которых овраги функций σ_2 и σ_3 пересекаются, мы найдем область, содержащую «правильные» значения этих

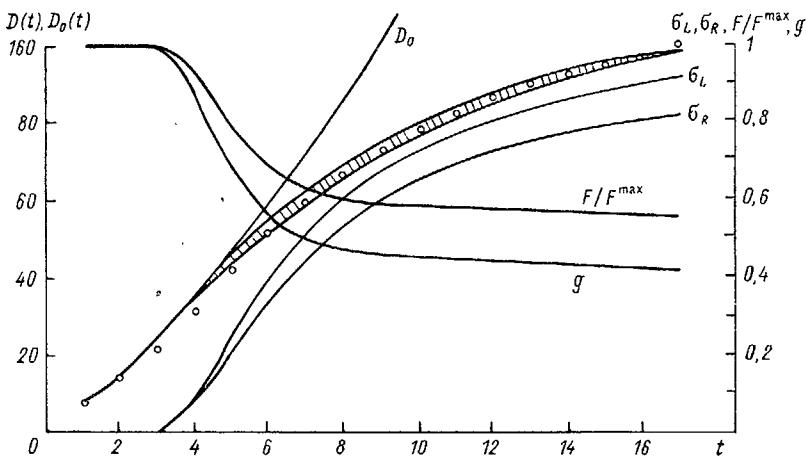


Рис. 5. Расчет динамики диаметра $D(t)$ центральной особи из тройки взаимодействующих деревьев, средней для всей выборки.

Кружки — эмпирические значения $D(t)$; заштрихован коридор, в котором проходят теоретические траектории при γ, k , взятых на линии оврага функции $\sigma(k, \gamma)$ на рис. 4; доли теней σ_L, σ_R на кроне центральной особи, нормированная скорость фотосинтеза в уравнении (16) F/F_{\max} и конкурентная функция g для почвенного ресурса приведены для $\gamma=1$, $k=1,67$ — случай только корневой конкуренции; $\sigma_{\min}=0,055$; $D_0(t)$ — рост без конкуренции.

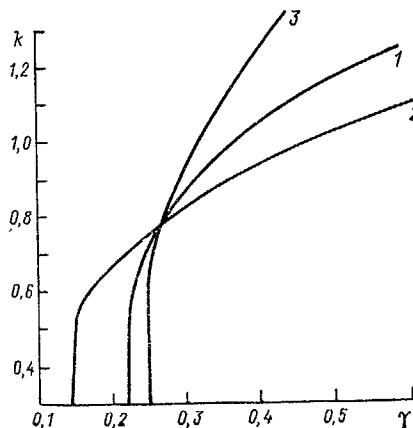


Рис. 6. Овраги среднеквадратичных отклонений $\sigma_1, 2, 3(k, \gamma)$ при $\operatorname{tg} \varphi=0,8$. Точка пересечения дает наилучшие значения параметров конкуренции k, γ .

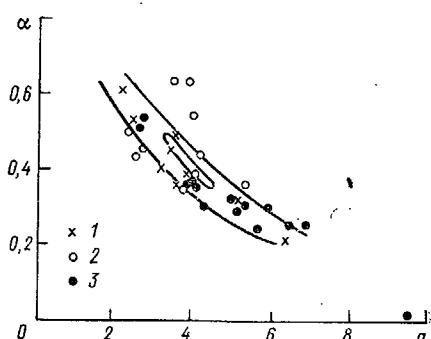


Рис. 7. Результат подгонки параметров a, α уравнения (16) для 34 индивидуальных троек конкурирующих деревьев при параметрах конкуренции $k=0,75$, $\gamma=0,275$.

1 — доминантные деревья, 2 — угнетенные, 3 — средние; показаны линии уровня σ_0^{\min} (1, 3) из рис. 3.

параметров. Наложение σ_2 , σ_3 для $\operatorname{tg} \varphi = 0,8$ показано на рис. 6. Как видим, получены следующие значения коэффициентов конкуренции:

$$k \simeq 0,75, \gamma \simeq 0,275. \quad (24)$$

Овраг для тройки-1 тоже проходит через эту точку.

3в. Чтобы получить представление о разбросе параметров свободного роста у взаимодействующих деревьев, мы отошли от принятой до сих пор схемы расчетов и нашли a , α (а также $D(1)$) при параметрах конкуренции (24) для отдельных особей. Обсчитывались все 34 индивидуальные тройки при $\operatorname{tg} \varphi = 0,8$. Полученное поле точек $(a, \alpha)_i$ показано на рис. 7. Большая часть параметров располагается вдоль оврага $\sigma_0(a, \alpha)$ для свободно растущих особей (рис. 3). Распределение особей по точности подгонки таково:

σ	0,014—0,02	0,02—0,04	0,04—0,06	
Число деревьев	3	8	6	
σ	0,06—0,08	0,08—0,1	0,1—0,14	0,14—0,1
Число деревьев	5	2	5	5

Средняя точность равна 0,074.

Анализ индивидуальной изменчивости с помощью модели был бы значительно интереснее, если бы мы имели результаты измерений морфологических параметров деревьев — это, вероятно, позволило бы объяснить полученные вариации a , α , параметров, зависящих от морфологии деревьев. К сожалению, таких данных нет, и результат, приведенный на рис. 7, выглядит несколько «сухо».

3г. В качестве теста того, как модель описывает рост в условиях конкуренции, мы предприняли расчет динамики трех имевшихся «цепочек» из 6, 7, 8 деревьев, стоящих подряд на линии посадки. Динамика $D(t)$, $H(t)$ для окаймляющих цепочку особей и динамика $H(t)$ для особей в самой цепочке бралась из эксперимента, как и при счете троек. Динамика $D(t)$ для особей в цепочке считалась с параметрами конкуренции (24) при $\operatorname{tg} \varphi = 0,8$. Параметры роста a , α выбирались для сравнения двумя способами:

А. Из роста свободных особей, т. е. $a = 3,79$, $\alpha = 0,413$, $D(1) = D_{\text{эксп}}(1)$.

В. Из результатов подгонки индивидуальных троек, т. е. бралось $[a, \alpha, D(1)]_i$, найденное для каждой центральной особи, при $\operatorname{tg} \varphi = 0,8$.

Для демонстрации качества описания сравним конечные точки траекторий:

Цепочка-1						
$D_{\text{эксп}}(17)$	83	129	88	114	94	118
$D_A^{\text{теор}}(17)$	63	141	76	127	76	115
$D_B^{\text{теор}}(17)$	76	125	85	111	95	113

Цепочка-2								
$D_{\text{эксп}} (17)$	111	73	113	67	137	76	130	71
$D_A^{\text{теор}}$ (17)	131	83	105	82	118	73	131	94
$D_B^{\text{теор}}$ (17)	121	71	114	62	141	70	133	77
Цепочка-3								
$D_{\text{эксп}} (17)$	143	100	89	123	117	76	119	
$D_A^{\text{теор}}$ (17)	116	104	74	109	111	78	90	0,16
$D_B^{\text{теор}}$ (17)	140	90	111	109	119	73	131	0,09

Здесь полужирные цифры — точность вдоль траектории для всей цепочки.

Как нам кажется, точность описания в варианте *B* вполне удовлетворительна и гораздо выше, чем в *A*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Сравнительно большое количество деревьев, имевшихся в нашем распоряжении, позволило провести вычислительный эксперимент по проверке степени пригодности модели роста и конкуренции для описания данных с разной степенью усреднения.

Выяснилось, что модель хорошо ($\sigma_{\min} \approx 0,05$) описывает рост центрального дерева в тройке, полученной усреднением по всему пулу из 34 троек. На этом уровне описания световой и почвенный ресурс взаимозаменяемы, т. е. коэффициенты световой и почвенной конкуренции k , γ могут меняться вдоль некоторой линии $\chi(k, \gamma) = 0$ с сохранением $\sigma_{\min} \approx 0,05$.

Выделение из всего пула 10 самых угнетенных и 10 доминантных особей снимает это вырождение и позволяет однозначно найти параметры конкуренции.

Применение модели к отдельным особям с индивидуальной подгонкой двух параметров роста a , α показало, что точность описания ($\sigma_{\min} = 0,074$) заметно хуже, чем для усредненной тройки. О том же говорит тест, проведенный путем расчета динамики цепочек из растущих подряд особей. Таким образом, на этом уровне описания выясняется, что в модели явно не учтены какие-то индивидуальные особенности деревьев или их окружения.

2. Поскольку в модели участвуют «физические» переменные и их связи, она в случае необходимости естественно и неограниченно усложняется путем учета морфологии крон, изменения с высотой коэффициента поглощения света, введения большего числа соседей, нескольких динамических переменных для описания роста, нескольких компонент дыхания и т. д. Все эти зависимости и величины в нашем случае не требовались. При необходимости в практических приложениях предложенную модель можно довести до уровня технологий «know-how».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бихеле З. И., Молдау Х. А., Росс Ю. К. Математическое моделирование транспирации и фотосинтеза растений при недостатке почвенной влаги.—Л.: Гидрометеоиздат, 1980. 223 с.
2. Галицкий В. Б., Крылов А. А. Моделирование динамики растительных сообществ. Двумерная модель одновидового одновозрастного сообщества.—Пущино, Институт почвоведения, 1984.—47 с.
3. Геофизические факторы, влияющие на продуктивность растений//Д. М. Гейтс, Х. Б. Джонсон, К. С. Искум и др.—В кн.: Теоретические основы фотосинтетической продуктивности.—М.: Наука, 1972, с. 406—419.
4. Карев Г. И. Математическая модель роста в светолимитированных древостоях.—Журн. общ. биол., 1983, т. 44, № 4.
5. 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.
6. Корзухин М. Д., Седых В. И., Тер-Микаэлян М. Т. Формулировка прогнозной модели восстановительно-возрастной динамики лесов.—Изв. СО АН СССР, сер. биол. наук, 1987, № 20, вып. 3, с. 58—67.
7. Кузьмичев В. В. Закономерности роста древостояев.—Новосибирск: Наука, 1977. 160 с.
8. Кулль К., Кулль О. Экофизиологическая модель роста сли.—Изв. АИЭ СССР, сер. биол., 1984, т. 33, с. 268—277.
9. Лархер В. Экология растений.—М.: Мир, 1978. 384 с.
10. Матвеев Л. Т. Курс общей метеорологии. Л.: Гидрометеоиздат, 1976. 356 с.
11. Оя Т. Простая адаптационная модель роста растения. I. Описание модели.—Изв. АИЭ СССР, сер. биол., 1985, № 4, с. 289—294.
12. Плотников В. В. О путях развития древесных растений в связи с динамикой их численности в сообществе.—Экология, 1973, т. 3, с. 44—51.
13. Рачко П. Имитационная модель динамики роста дерева как элемента лесного биогеоценоза.—В кн.: Вопросы кибернетики, вып. 52, 1979, с. 73—111.
14. Росс Ю. К. Радиационный режим и архитектоника растительного покрова.—Л.: Гидрометеоиздат, 1975. 342 с.
15. Уткин А. И., Кашина Н. Ф., Ильина Н. А. Уточнение техники применения регрессионного метода в изучении биологической продуктивности.—Лесоведение, 1987, № 1, с. 40—54.
16. Черкашин А. К. Модель динамики таежного биогеоценоза.—В кн.: Оптимальное управление природно-экономическими системами. М.: Наука, 1980, с. 132—141.
17. Aikman D. P., Watkinson A. R. A model for growth and self-thinning in even-aged monocultures of plants.—Ann. Bot., 1980, v. 45, p. 419—427.
18. Bella I. E. A new competition model for individual trees.—Forest Sci., 1971, v. 17, p. 364—372.
19. Botkin D. B., Janak J. P., Wallis J. R. Some ecological consequences of a computer model of forest growth.—J. Ecol., 1972, v. 60, N 3, p. 849—872.
20. Cannell M. I. R., Rothery P., Ford E. D. Competition in the stands of *Picea sitchensis* and *Pinus contorta*.—Ann. Bot., 1984, v. 53, p. 349—362.
21. Chartier P. Lumier, eau et production de matière sèche du couvert végétal.—Ann. Agron., 1967, v. 18, N 3, p. 301—331.
22. Ek A. R., Monserud R. A. Performance and comparison of stand growth models based on individual tree and diameter-class growth.—Can. J. For. Res., 1979, v. 9, p. 231—244.
23. Ford E. D., Diggle P. J. Competition for light in a plantation monoculture modelled as a spatial stochastic process.—Ann. Bot., 1981, v. 48, p. 481—500.
24. Growth models for tree and stand simulation.—Research Notes of Institutionen för skogsproduktion. Stockholm, N 30, 1974. 379 p.
25. Jaessle A. M. Spacing and competition in natural stands of sand pine.—Ecology, 1965, v. 46, p. 65—72.
26. Lorigan G. G. Tests of age-independent competition indices for ondi-

- vidual trees in natural hardwood stands.—Forest Ecol. and Manag., 1983, v. 6, p. 343—360.
27. Mäkelä A., Hari P. Stand growth model based on carbon uptake and allocation in individual trees.—Ecol. Mod., 1986, v. 33, p. 205—229.
 28. Mitchell K. J. Simulation of the growth of even-aged stands of white spruce.—Yale Univ., School of Forestry Bull. 1969, N 15, 46 p.
 29. Mitchell K. J. Dynamics and simulated yield of Douglas-fir.—Forest Sci. Monogr. 1975, v. 17, p. 1—39.
 30. Moldau H. Model of plant productivity at limited water supply considering adaptation.—Photosynthetica, 1971, v. 5, p. 16—21.
 31. Newnham R. M., Smith J. H. G. Development and testing of stand models for Douglas fir and Lodgepole pine.—Forestry Chronicle, 1964, v. 40, p. 491—502.
 32. Oikawa T. Simulation of forest carbon dynamics based on a dry-matter production model. I. Fundamental model structure of a tropical rainforest ecosystem.—Bot. Mag., Tokyo, 1985, v. 98, p. 225—238.
 33. Pienaar L. V., Turnbull K. J. The Chapman-Richards generalisation of von Bertalanffy's growth model for basal area growth and yield in even-aged stands.—Forest Sci., 1973, v. 19, p. 2—22.
 34. Shugart H. H. A theory of forest dynamics. Springer-Verlag, 1984. 287 p.
 35. Slatkin M., Anderson D. J. A model of competition for space.—Ecology, 1984, v. 65, N 6, p. 1840—1845.
 36. Smith S. H., Bell J. F. Using competitive stress index to estimate diameter growth for thinned Douglas-fir stands.—For. Sci., 1983, v. 29, p. 491—499.
 37. Spurr S. H. Growth and mortality of a 1925 planting of *Pinus radiata* on pumice.—New Zealand J. For., 1962, v. 8, p. 560—569.

CANOPY AND ROOT COMPETITION IN LINEAR PINE-TREE PLANTATIONS

A. I. Gurtsev

USSR Academy of Sciences Forestry Laboratory

M. D. Korzukhin

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

17-year period data on linear single-age pine planting in the Moscow Region have been used to improve a tree-growth model describing root and canopy competition. Plant growth is described with a single equation for carbon balance (Bartalanfi type) modified to equation for diameter D measured along with height H for each out of 34 "central" plants and two neighbours in the line. The rate of assimilation A depends on luminosity I and soil resource G amounts. Triangular tree crowns perpendicular to the planting line shade each other; there are two light sources along the line: spotted and analogue distributed. Rod-shaped root systems intercept equal portions of resource G in the zone of overlapping. Some model parameters have been found in literature. Individual growth parameters (for each central tree), canopy light absorption rate and root overlapping extent have been defined by means of their adjustment to experimental trajectories $D(t)$. Interchangeability of the light and soil resources has been identified. Test prediction of the dynamics of jointly growing chains of 6, 7, 8 trees has been fulfilled.

ОЦЕНКА ВОЗМОЖНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ ГЛОБАЛЬНОГО БАЛАНСА МЕТАНА

A. O. Кокорин, A. X. Остромогильский

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

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время наблюдается быстрый рост концентрации метана в атмосфере. Метан является одним из важнейших климатически активных газов. В октябре 1985 г. на конференции в Филлахе, Австрия (где был сделан вывод о потеплении климата на 0,5—0,7 °C к 2000 г. и на 1,0—1,5 °C к 2010 г.), изменение концентрации метана вслед за изменениями концентраций CO₂ и озона было названо среди важнейших климатических эффектов [4]. Рост содержания метана в атмосфере составляет 1,2—1,5 % в год, 200—300 лет назад его концентрация равнялась только 40 % современной [3, 4]. Потепление климата в свою очередь приводит к активизации ряда важнейших источников метана, таких, как заболоченные земли, тундра, рисовые поля [4, 8, 13].

Целью данной работы было оценить возможные изменения глобального баланса метана, прежде всего рост его содержания в атмосфере. Для этого был проведен анализ динамики естественных и антропогенных источников CH₄. Затем с помощью простой 4-блочной модели имитировался процесс формирования современного содержания метана в атмосфере. По 6 сценариям выполнены прогнозистические расчеты на период до 2050 г.

АНАЛИЗ ИСТОЧНИКОВ ПОСТУПЛЕНИЯ МЕТАНА В АТМОСФЕРУ

Анализ источников проводился ранее во многих работах [7, 8, 12, 16, 19, 20], наиболее полно он был выполнен около 8 лет назад в [16], собранные там данные явились основой и для настоящей работы. Сводка естественных источников, распределенных по четырем широтным зонам, представлена в табл. 1. Естественные источники предполагались неизменными в прошлом (с 1600 по 1985 г.). Ниже по некоторым сценариям при выполнении прогнозистических расчетов учитывалось их изменение при потеплении климата. Мощности источников по заболоченным землям, рисовым полям и тундре основываются на экспериментально измеренных потоках метана и данных об их площади [7, 8, 14, 16].

Сводка антропогенных источников по состоянию на 1985 г. дана в табл. 1. При их оценке принимались во внимание: объемы и темпы производства риса, поголовье скота, мелиорация земель,

Таблица 1

Естественные (1) [7, 8, 16, 18—20] и антропогенные на 1985 г. (2) [7, 8, 13, 15, 16] потоки метана, поступающие в атмосферу (млн. т/год)

Источник	Блок							
	1 (90°—30° с. ш.)		2 (30°—0° с. ш.)		3 (0—30° ю. ш.)		4 (30—90° ю. ш.)	
	1	2	1	2	1	2	1	2
Заболоченные земли, тропические леса, тундра	50	10	30	0	70	0	7	0
Пресные водоемы	4	0	3	0	3	0	0	0
Океан	3	0	4	0	4	0	4	0
Рисовые поля	3	9	28	50	5	15	0	0
Животноводство	10	80	5	15	3	17	0,5	7
Пожары, сжигание биомассы	10	5	5	5	5	5	0	0
Прямой выброс	0	20	0	13	0	10	0	0
Сумма	80	124	75	83	90	47	11,5	0

лесные пожары и использование топлива растительного происхождения, объемы добычи природного газа [5, 8, 13, 15, 16]. Необходимо отметить, что выполненные в разных работах оценки сильно различаются между собой. Так, в [15] выполнена, по-видимому, максимальная оценка — общий поток метана оценен в 1210 млн. т/год, в [13] и [9] минимальные оценки — 412 и 409 млн. т/год. Полученные в данной работе значения (естественные и антропогенные источники): 256,5 + 261 = 517,5 млн. т/год ближе всего к полученным в последних работах — 450 млн. т/год [8], 555 млн. т/год [16]. Подробный обзор большинства этих работ выполнен в [20].

При моделировании процесса формирования современных уровней метана в атмосфере имитировался рост источников начиная с 1600 по 1800 г. с помощью формулы:

$$S_i(t) = S_{0i} - S_{0A_i} + S_{0A_i} e^{b_i(t-1600)}, \quad (1)$$

где $S_i(t)$ — суммарный источник ($i = 1, \dots, 4$ с севера на юг в зависимости от широтного пояса); S_{0i} — естественные источники (см. табл. 1); S_{0A_i} — та их часть, которая на начало счета обусловлена деятельностью человека и возрастает со скоростью b_i ; t — время. Значения S_{0A_i} были, так же как и в [16], приняты равными 14, 15, 11 и 1,5 млн. т/год. Темпы b_i подбирались в процессе счета из условия наилучшего согласия с данными о содержании метана в прошлом (рис. 1) (в ледниковых пробах [11]) и условия достижения к настоящему времени значений $S_i(t)$, равных

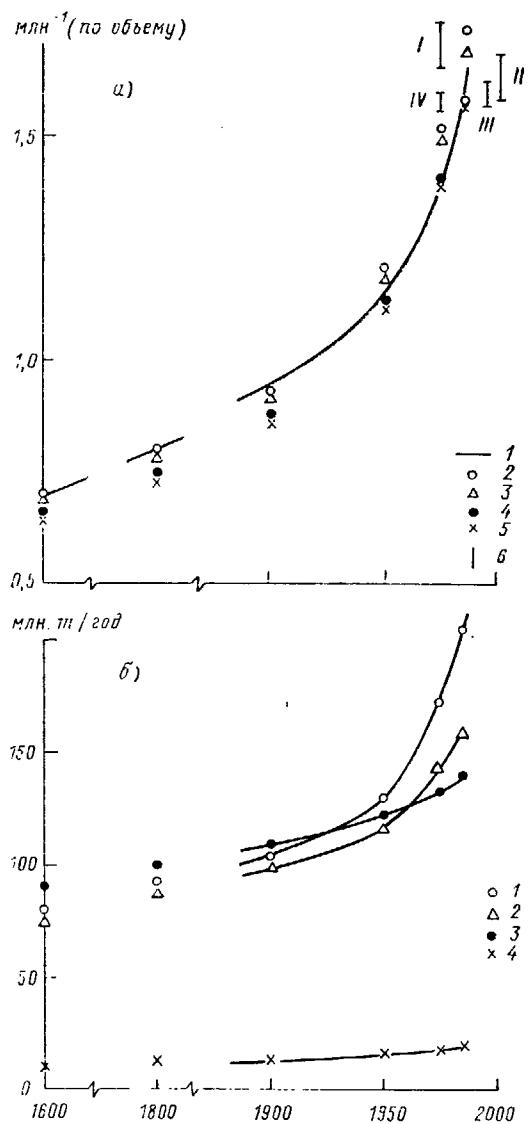


Рис. 1. Рост концентрации метана в атмосфере (а) и увеличение мощности источников поступления метана в атмосферу (б).

а) 1 — экспериментальные данные [11]; 2—5 — расчетные концентрации в I—IV блоках соответственно; 6 — наблюдаемое в настоящее время широтное распределение и разброс концентраций в I—IV блоках [20], разброс связан прежде всего с сезонными колебаниями;
 б) 1—4 — поступление в I—IV блоки.

Таблица 2

Темпы роста поступлений CH_4 (%/год) и времена жизни метана в атмосфере (число лет) для четырех блоков

Годы	Темпы роста				Время жизни			
	1	2	3	4	1	2	3	4
1600—1800	0,3	0,3	0,3	0,3	8	5	5	8
1800—1900	0,7	0,7	0,7	0,7	8	5	5	8
1900—1950	1,5	1,0	1,0	1,0	11	5	5	11
1950—1975	2,5	2,0	1,2	1,2	14	5	5	14
1975—1985	3,0	2,0	1,5	1,5	16	5	5	16

представленным в табл. 1. Задавался ступенчатый рост b_i (табл. 2). После 1800 г. на каждом этапе счета

$$S_i(t) = S_{0i} + S_{Ai}(t_1) e^{b_i(t-t_1)}, \quad (2)$$

где t_1 — начало данного этапа, $S_A(t_1) = S_i(t_1) - S_{0i}$.

Следует особо остановиться на поступлении метана через границу атмосфера—океан. По различным оценкам, оно составляет 5—15 млн. т/год [2, 16] и, следовательно, не может оказать большого влияния на глобальный баланс. С другой стороны, здесь имеется ряд принципиально важных особенностей. Концентрация CH_4 в поверхностных водах океана обычно сильно изменчива и равна $(4\dots 9) \cdot 10^{-5}$ мл/л [2, 18]. Сезонные колебания температуры вод существенно влияют на градиент концентраций на границе (повышение температуры с 5 до 20°C приводит к уменьшению растворимости на 25 %). Однако в масштабах умеренных широт океана это способно привести к изменению общего потока примерно лишь на 0,1 млн. т/мес.

Основываясь на данных по средних по океану скоростях газообмена для O_2 и NH_3 (соответственно $(50\dots 150) \cdot 10^{-4}$ см/с при скорости ветра 10—15 м/с [1] и $86 \cdot 10^{-4}$ см/с [10]) и учитывая, что в настоящее время концентрация CH_4 в поверхностных водах океана в среднем в 1,3 раза больше равновесной [2, 18], можно получить, что общий поток составляет 5—10 млн. т/год. Значение 5 млн. т/год было ранее получено в [2] на основании данных о толщине молекулярного подслоя на поверхности океана и коэффициенте молекулярной диффузии газа сквозь него.

С другой стороны, содержание CH_4 в атмосфере резко возросло (см. рис. 1). Полагая, что его источники в океане остались неизменными, можно получить, что разность концентраций и, следовательно, поток из океана 300 лет назад был в 2—3 раза выше — около 15 млн. т/год. Дальнейшее аналогичное рассмотрение показывает, что через 20—40 лет океан может превратиться из источника в поглотитель CH_4 из атмосферы. Поскольку запас метана в океане примерно 50—100 млн. т, не исключен заметный рост его содержания в океане.

Необходимо отметить, что имеются данные, указывающие на существенное влияние на динамику метана отдельных явлений, в которых океан играет ключевую роль. Например, в 1982—1983 гг. аномально сильное Эль-Ниньо вызвало временную остановку роста содержания метана в атмосфере, которая была эквивалентна изъятию примерно 30 млн. т СН₄ из атмосферы [17]. Возможно, причиной этого явился рост концентрации OH⁻ в приводном слое атмосферы из-за усиления процессов испарения при Эль-Ниньо. Определение зависимости динамики СН₄ от интенсивности испарения и изменения скорости газообмена в штормовых зонах, при прохождении тайфунов, Эль-Ниньо, климатических изменениях и т. п. требует дальнейших исследований.

РАСЧЕТЫ ПО МОДЕЛИ

Динамика метана в атмосфере рассчитывалась с помощью простой 4-блочной модели (блоки 1—4: выше 30° с. ш., 30—0° с. ш., 0—30° ю. ш. и 30—90° ю. ш. соответственно). Модель строилась как упрощенный вариант построенной авторами ранее модели переноса тяжелых металлов и ДДТ [6] и была в целом аналогична использованной в [16]. Содержание СН₄ в блоках C_i рассчитывалось следующим образом:

$$\frac{dC_i}{dt} = \sum_{j \neq i} K_{ij} C_j - C_i/t_{\kappa_i} + S_i(t). \quad (3)$$

Начальные значения $C_i(0)$ на 1600 г. вычислялись при решении соответствующей стационарной системы уравнений. В (3) K_{ij} — коэффициенты обмена (год⁻¹), для обмена между тропическими и полярными блоками они принимались равными 4,8, для обмена через экватор — 1,7 [6, 16].

Время жизни метана t_{κ_i} , так же как и темпы роста источников b_i , задавались ступенчатой функцией (см. табл. 2). Среднее время жизни, по оценкам различных авторов, составляет 8 лет [16], 9—11 лет [8, 20], 10 лет [3, 4, 8, 20], 16,7 и 5 лет в полярных и тропических широтах соответственно [16].

В данной работе была предпринята попытка учесть два фактора, влияющих на разрушение метана в атмосфере: широтный ход содержания OH⁻ и рост концентрации CO, приводящий также к уменьшению концентрации OH⁻. Реакция СН₄ с OH⁻ дает до 97 % его разрушения. Концентрация OH⁻ в тропиках в 2—3 раза выше, чем в умеренных и полярных широтах (в среднем примерно $1,5 \cdot 10^6$ и $0,5 \cdot 10^6$ см⁻³ соответственно) [9, 19]. Обзор работ по антропогенным изменениям в системе СН₄ — OH⁻ — CO выполнен в [19]: за последние 30—40 лет поток CO в атмосферу увеличился на 50 %, а соответствующая этому равновесная концентрация возросла на 100 %, концентрация OH⁻ уменьшилась на 25 %. Это позволяет предположить, что в прошлом среднее время жизни

CH_4 равнялось 6—6,5 лет. На основании этого была принята представленная в табл. 2 динамика и широтное распределение $t_{\text{ш}}$. Выполненные по модели расчеты дали широтное распределение и абсолютные значения концентраций CH_4 , хорошо согласующиеся с результатами натурных наблюдений (см. рис. 1).

ПРОГНОСТИЧЕСКИЕ ОЦЕНКИ

При проведении прогностических оценок использовалось 6 сценариев изменения мощности источников. Во всех сценариях предполагалось, что время жизни CH_4 после 1985 г. и далее в среднем на 20 % больше, чем в 1975—1985 гг. — 20 и 6 лет в тропических и полярных блоках соответственно. Это отражает возможное снижение содержания OH^- , более точная оценка требует совместного рассмотрения динамики CH_4 , CO и ряда других веществ.

Сценарий 1 (максимальный) — быстрый рост всех антропогенных источников (см. табл. 1) со скоростью 3 % в северном и 1,5 % в южном полушарии.

В сценариях 2—6 выделялись климатическая и неклиматическая компоненты источников и задавались различные темпы их роста. К климатическим источникам (общая мощность на 1985 г. — более 150 млн. т/год, по блокам с севера на юг — 100, 32, 20 и 4 млн. т/год) были отнесены поступления с заболоченных земель и тундры (в блоках 3 и 4 частично) и часть поступлений от животноводства в блоке 1. К растущим неклиматическим источникам отнесены (всего около 100 млн. т/год, по блокам — 20, 50, 27 и 3 млн. т/год) большая часть поступлений с рисовых полей и от животноводства в тропических широтах и поступления от пожаров и частично от животноводства в блоке 1. Остальные источники полагались неизменными.

Сценарий 2 — максимальный рост неклиматических (3 % в год) и климатических (1 % в год) источников. Выделение климатических источников отражает обратную связь между ростом концентраций CO_2 и CH_4 и потеплением климата [12, 13]. Рост среднегодовой температуры на 1 $^{\circ}\text{C}$ приводит к увеличению мощности ряда источников (заболоченные земли, деструкция биомассы и органических отходов) на 6—12 % [20] и 20 % [8].

Сценарий 3 — умеренный и дифференцированный по блокам рост климатических источников (1 % в год в полярных и 0,5 % в год в тропических широтах). Рост неклиматических источников пропорционален прогнозируемому росту численности населения — 1 % в блоке 1 и 1,5 % в остальных.

Сценарий 4 — постоянство неклиматических и такой же, как в сценарии 3, рост климатических источников.

Сценарий 5 (минимальный) — постоянство всех источников.

Сценарий 6 представляет собой попытку ориентировочно оценить последствия таяния метаносодержащих газгидратов на шельфе в северном полушарии при потеплении климата. Рост всех

источников такой же, как по сценарию 3, за исключением того, что климатический источник в блоке I уменьшен до 50 млн. т/год, и оставшиеся 50 млн. т/год полагаются быстро растущими (на 5 % в год). Результаты расчетов представлены на рис. 2.

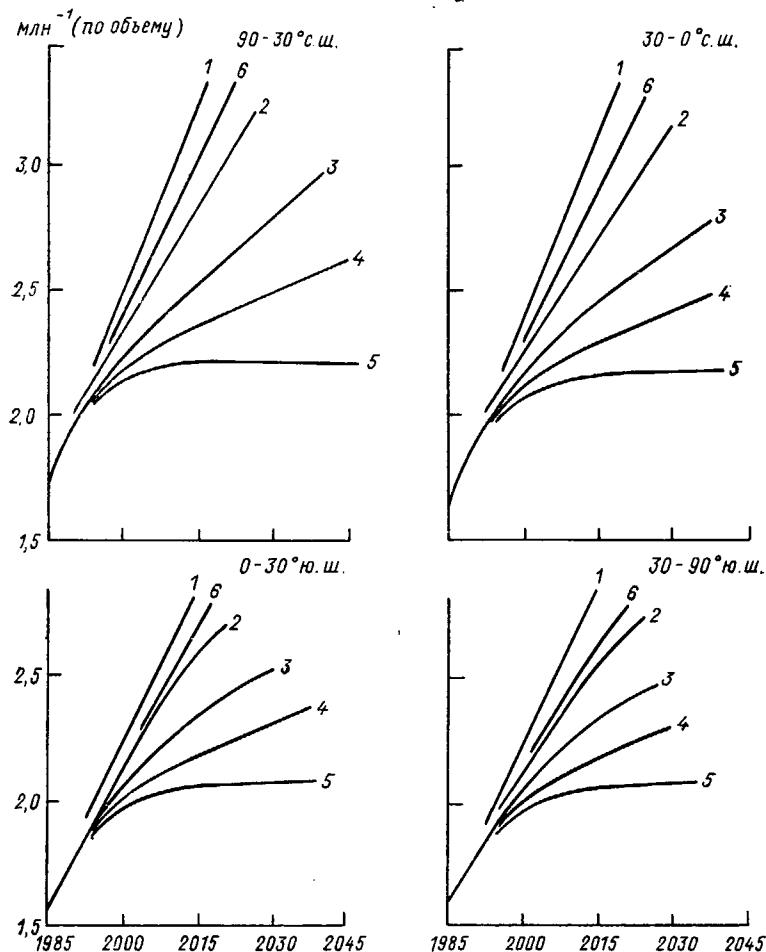


Рис. 2. Прогностические оценки роста концентрации метана в атмосфере.
1-6 — сценарии изменения мощности источников.

Третий вариант, предусматривающий небольшой рост всех источников, представляется наиболее вероятным. В соответствии с ним концентрация CH_4 возрастает к 2000 г. на 0.5 млн^{-1} или на 30 %, темпы ее роста несколько меньше 2 % в год. После 2000 г. темпы роста снижаются примерно до 1,5 %. Распределение по широтам остается неизменным, градиент в направлении север—юг — около 10 %.

Максимальные варианты (2 и особенно 1) приводят к значительно большим концентрациям CH_4 в 2015 г., хотя на 2000 г. они дают превышения только на 0,1 и 0,3 млн^{-1} соответственно.

Вариант 4, предусматривающий только обусловленный потенциалом климата умеренный рост источников, дает к 2000 г. рост концентраций на 25 % (или примерно на 1,5 % в год). Этот вариант промежуточный между третьим и пятым, где предполагается постоянство всех источников.

По сценарию 5, концентрация метана к 2000 и 2015 г. на 0,1 и 0,3 млн^{-1} меньше, чем по сценарию 3. К 2015 г. они выходят на насыщение и далее практически неизменны.

Сценарий 6, предусматривающий очень быстрый рост небольшой части источников в блоке 1 (таяние газгидратных месторождений на полярном шельфе), приводит к резкому росту концентраций. К 2015 г. этот сценарий «догоняет» максимальный. Однако действие такого источника в течение длительного времени маловероятно.

Дальнейшее совершенствование прогностических оценок, по-видимому, требует совместного, детального рассмотрения системы $\text{CH}_4-\text{OH}^--\text{CO}$ (включая, например, влияние метеорологических факторов и климатических изменений на содержание OH^- и других примесей в атмосфере над океаном) и учета дополнительных воздействий, обусловленных изменениями концентраций озона, окислов азота и хлора в атмосфере.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ариель И. З., Бютнер Э. К., Стрекина Л. А. Оценки скорости газообмена через границу раздела океана и атмосферы.— Изв. АН СССР, сер. Физика атмосферы и океана, 1981, т. 17, № 10, с. 1056—1064.
2. Безбородов А. А., Еремеев В. Н. Физико-химические аспекты взаимодействия океана и атмосферы.— Киев: Наукова Думка, 1984. 192 с.
3. Будыко М. И., Бютнер Э. К., Винников К. Я. Обнаружение антропогенного изменения климата.— Метеорология и гидрология, 1986, № 12, с. 5—16.
4. Голицын Г. С. Изменения климата в настоящем и будущем.— Метеорология и гидрология, 1987, № 6, с. 116—121.
5. Производство естественного газа в мире по отдельным группам стран (по данным Госкомстата СССР).— Экономическая газета, 1987, № 50 (8172), с. 7.
6. Свинец, кадмий, мышьяк и ртуть в окружающей среде: моделирование глобального круговорота/А. Х. Остромогильный, В. А. Петрухин, А. О. Коркин и др.— В сб.: Мониторинг фонового загрязнения природных сред.— Л.: Гидрометеоиздат, 1987, вып. 4, с. 122—147.
7. Atmospheric methane sources: Alaska tundra bogs, an alpine fen and subarctic boreal marsh/Sebacher D. I., Hareis R. C., Bartlett K. B., Sebacher S. M., Grice S. S.— Tellus, 1986, v. B38, N 1, p. 1—10.
8. Blake D. K., Rowland F. S. World-wide increase in tropospheric methane.— J. Atm. Chem., 1986, v. 4, N 1, p. 43—62.
9. Crutzen P. J., Gidel L. T. A two-dimensional photochemical model of the atmosphere. 2: The tropospheric budgets of the anthropogenic CO_v , CH_4 , CH_3Cl .— J. Geophys. Res., 1983, v. 86, N C11, p. 6641—6661.
10. Duce R. A., Van Neste A., Lee C. Methylamines in the marine atmosphere.— Geophys. Res. Lett., 1987, v. 14, N 7, p. 711—714.

11. Evidence of changing concentrations of atmospheric CO₂, N₂O and CH₄ from air bubbles in Antarctic ice/Pearman G. I., Etheridge D., de Silva R., Fraser R. J.— Nature, 1986, v. 320, N 6059, p. 248—250.
12. Guthrie P. D. Biological methanogenesis and the CO₂ greenhouse effect.— J. Geophys. Res., 1986, v. D91, N 10, p. 10847—10851.
13. Hameed S., Cess R. D. Impact of global warming on biospheric sources of methane and its climatic consequences.— Tellus, 1983, v. 35B, N 1, p. 1—7.
14. Holzapfel-Pschorn A., Seiler W. Methane emission during a cultivation period from an Italian rice paddy.— J. Geophys. Res., 1986, v. D91, N 11, p. 11803—11814.
15. Inventory of global methane sources and their producing rates/Sheppard J. C., Westberg H., Hopper J. F., Ganeson K., Zimmerman P.— J. Geophys. Res., 1982, v. 87, p. 1305—1312.
16. Khalil M. A. K., Rasmussen R. A. Sources, sinks and seasonal cycle of atmospheric methane.— J. Geophys. Res., 1983, v. C88, N 9, p. 5131—5144.
17. Khalil M. A. K., Rasmussen R. A. Interannual variability of atmospheric methane. Possible effects of the El-Nino—Southern Oscillation.— Science, 1987, v. 232, N 4746, p. 56—58.
18. Lamontagne R. A., Swinerton J. W., Linnenbom V. J. Methane concentrations in various marine environments.— J. Geophys. Res., 1973, v. 78, N 24, p. 5317—5324.
19. Levine J. S., Rinsland C. P., Tennille G. M. The photochemistry of methane and carbon monoxide in the troposphere in 1950 and 1985.— Nature, 1985, v. 318, N 6043, p. 254—257.
20. Methane, carbon monoxide and methylchloroform in the Southern Hemisphere/Fraser R. J., Hyson P., Rasmussen R. A., Crawford A. J., Khalil M. A. K.— J. Atm. Chem., 1986, v. 4, N 1, p. 3—42.

THE ASSESSMENT OF ANTICIPATED CHANGES IN THE GLOBAL METHANE BALANCE

A. O. Kokorin, | A. H. Ostromoguilsky

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

Global methane balance is considered and dynamics of the sources of methane atmospheric input analyzed. A simple box model is used to simulate the process of current methane concentration occurrence in the atmosphere. Peculiarities of methane transfer over the atmosphere—ocean interface are considered. Prediction estimates have been made for 6 scenarios accounting for agriculture and industry growth, effect of climate warming on the methane source intensity. In the nearest future, the rate of atmospheric methane concentration growth is expected to make up 1.5—2.0 % a year.

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ВЛИЯНИЯ O_3 , SO_2 И NO_2 НА ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ

A. X. Островогильский, И. М. Кунин

Лаборатория мониторинга природной среды
и климата Госкомгидромета и АН СССР

Проблема нормирования загрязнения атмосферы занимает важное место в современных научных изысканиях. Теоретические основы этой проблемы разработаны Ф. Н. Семевским. В этой работе для получения зависимостей доза—эффект были собраны фактические данные, имеющиеся в специальной литературе по влиянию низких концентраций O_3 , SO_2 и NO_2 на рост деревьев и SO_2 , NO_2 на рост сельскохозяйственных культур. Использовались лишь результаты продолжительных экспериментов, в которых в конце опытов измерены значения общей биомассы растений или биомассы надземной части под влиянием перечисленных загрязняющих веществ.

Фактические данные, касающиеся влияния озона на биомассу хвойных и лиственных деревьев, взяты из работ [10, 18, 27, 31, 34, 49, 57]. Аналогичные данные по влиянию NO_2 взяты из работ [21, 22, 34], по влиянию SO_2 — из [10, 20, 22—25, 31, 40, 43, 52].

При расчете использованы результаты экспериментов по влиянию NO_2 на биомассу различных сельскохозяйственных культур [4, 6, 26, 33, 38, 39, 47, 48, 50, 58]. Фактические данные, касающиеся действия SO_2 на биомассу сельскохозяйственных растений взяты из работ [3—9, 11—17, 19, 26, 28—30, 32, 33, 35—39, 41, 42, 44—48, 50, 51, 53—56, 58, 59]. Фактические данные по влиянию озона на сельскохозяйственные культуры и соответствующие коэффициенты, характеризующие ущерб, были определены в предыдущих работах [1, 2].

Все собранные экспериментальные данные мы обрабатывали, основываясь на предположении, что в диапазоне низких концентраций дозо-ответные зависимости в логарифмическом масштабе носят линейный по времени характер. А именно, предполагалось, что в контроле

$$\ln B(\tau) = r\tau + \ln B(0), \quad (1)$$

где $B(0)$ — биомасса в начальный момент времени, $B(\tau)$ — биомасса в момент времени τ с начала эксперимента, r — коэффициент пропорциональности.

Предполагалось также, что в условиях загрязнения зависимость (1) видоизменяется следующим образом:

$$\ln B(\tau) = \ln B(0) + r\tau + \int_0^\tau u(c(\xi)) d(\xi), \quad (2)$$

где $c(\xi)$ — концентрация загрязняющего вещества, а $u(c)$ — некоторая функция от концентрации.

Учитывая соотношения (1) и (2), можно получить следующую оценку для B_1 и B — значений биомассы растения в конце эксперимента в опыте и контроле соответственно:

$$\ln B_1 - \ln B = \int_0^t u(c(\xi)) d(\xi). \quad (3)$$

Каждый типовой блок экспериментальных данных содержал значения постоянных концентраций $c_0 < c_1 < \dots < c_n$, при которых проводился эксперимент, значения биомассы растения (или его надземной части) B_0, B_1, \dots, B_n в конце соответствующих экспериментов, а также суммарное время экспозиции t .

Заметим, что для постоянных концентраций формула (3) преобразуется к виду

$$u(c) = \frac{1}{t} \ln \frac{B_1}{B},$$

что и дает возможность выяснить характер зависимости $u(c)$. Вычислим для каждого описанного выше типового блока экспериментальных данных значения

$$u_i = \frac{1}{t} \ln \frac{B_i}{B_0}, \quad i = 0, \dots, n.$$

В использованных экспериментальных работах, где обработка загрязняющим веществом проводилась круглосуточно, мы приравнивали время воздействия вещества на растения к длительности фотопериода. Если опыты проводились при естественном освещении, мы считали, что в течение вегетационного сезона (март—октябрь) среднее значение фотопериода равно 16 ч, а в зимний период — 12 ч.

Далее были образованы пары чисел

$$x_i = (c_i + c_{i+1})/2,$$

$$y_i = \frac{u_{i+1} - u_i}{c_{i+1} - c_i},$$

для $i = 0, \dots, n-1$. Объединив все пары (x_i, y_i) по всем блокам информации, относящимся к соответствующему поллютанту и выбранной группе растений, мы определили коэффициенты регрессионной зависимости $y = ax + b$.

Таким образом, для каждой двух значений концентрации c^1 и c^2 соответствующие значения эффекта u^1 и u^2 удовлетворяют соотношению

$$\Delta u / \Delta c = ac + b.$$

Результаты обработки данных по действию O_3 , NO_2 и SO_2 на фитомассу деревьев представлены в табл. 1, а результаты обра-

Таблица 1

Результаты обработки данных по влиянию O_3 , NO_2 и SO_2 на фитомассу деревьев

Статистические оценки	O_3		NO_2		SO_2	
	x	y	x	y	x	y
Средние значения	0,071	-0,0284	0,037	-0,0335	0,0399	-0,0201
Дисперсия	0,0012	0,0030	0,0001	0,0038	0,0009	0,0039
Стандартное отклонение	0,0342	0,0549	0,0103	0,0614	0,0305	0,0625
Коэффициент корреляции K	-0,2322		-0,8267		-0,4849	
t -критерий для K	-1,68		-6,73		-3,76	
Число степеней свободы	50		21		46	
a	-0,37		-4,9		-0,98	
b	$-1,92 \cdot 10^{-3}$		0,15		0,02	

ботки данных по действию NO_2 и SO_2 на сельскохозяйственные культуры — в табл. 2. Значение x в этих таблицах соответствует среднему значению концентрации загрязняющего вещества (c), значения y — величине $\Delta u/\Delta c$.

Таблица 2

Результаты обработки данных по влиянию NO_2 и SO_2 на сельскохозяйственные культуры

Статистические оценки	NO_2		SO_2	
	x	y	x	y
Средние значения	0,0648	-0,0786	0,0753	-0,0529
Дисперсия	0,0012	0,0277	0,0079	0,0241
Стандартное отклонение	0,0350	0,1665	0,0887	0,1551
Коэффициент корреляции K	-0,4458		-0,6619	
t -критерий для K	-3,95		-14,07	
Число степеней свободы	63		254	
a	-2,12		-1,158	
b	0,058		$3,43 \cdot 10^{-2}$	

При этих оценках концентрации поллютанта x измерялись в $млн^{-1}$, время экспозиции t — в часах, эффект u — в 10^{-3} ч^{-1} .

Авторы признательны д-ру биол. наук Ф. Н. Семевскому за научное руководство данной работой и помочь при ее осуществлении.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Куинна И. М. Влияние озона на растения.— В сб.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1986, т. 9, с. 44—87.

2. Кунина И. М. Оценка влияния озона на фитомассу и урожай растений.— В сб.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1987, т. 10, с. 115—127.
3. Ashenden T. W. Growth reductions in cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.) as a result of SO₂ pollution.— Env. Poll., 1978, v. 15, N 2, p. 161—166.
4. Ashenden T. W. The effects of long-term exposures to SO₂ and NO₂ pollution on the growth of *Dactylis glomerata* L. and *Poa pratensis* L.— Env. Poll., 1979, v. 18, N 4, p. 249—258.
5. Ashenden T. W., Mansfield T. A. Influence of wind speed on the sensitivity of ryegrass to SO₂.— J. Exp. Bot., 1977, v. 28, N 104, p. 729—735.
6. Ashenden T. W., Williams I. A. D. Growth reductions in *Lolium multiflorum* Lam. and *Phleum pratense* L. as a result of SO₂ and NO₂ pollution.— Env. Poll. (ser. A), 1980, v. 21, N 2, p. 131—139.
7. Ayazloo M., Bell J. N. B. Studies on the tolerance to sulphur dioxide of grass populations in polluted area. I. Identification of tolerant populations.— New Phytol., 1981, v. 88, N 2, p. 203—222.
8. Ayazloo M., Bell J. N. B., Garsed S. G. Modification of chronic sulphur dioxide injury to *Lolium perenne* L. by different sulphur and nitrogen nutrient treatments.— Env. Poll., 1980, v. 22, N 4, p. 295—307.
9. Bell J. N. B., Rutter A. J., Relton J. Studies of the effect of low levels of sulphur dioxide on the growth of *Lolium perenne* L.— New Phytol., 1979, v. 83, N 3, p. 627—643.
10. Chappelka (III) A. H., Chevone B. I., Burk T. E. Growth response of yellow poplar (*Liriodendron tulipifera* L.) seedlings to ozone, sulphur dioxide and simulated acidic precipitation alone and in combination.— Env. Exp. Bot., 1985, v. 25, N 3, p. 233—244.
11. Chronic ozone or sulphur dioxide exposure, or both, affect the early vegetative growth of soybean/Tingeay D. T., Reinerl R. A., Wickliff C., Heck W. W.— Can. J. Pl. Sci., 1973, v. 53, N 4, p. 875—879.
12. Cowling D. W., Koziol M. J. Growth of ryegrass (*Lolium perenne* L.) exposed to SO₂.— J. Exp. Bot., 1978, v. 29, N 112, p. 1029—1036.
13. Cowling D. W., Lockyer D. R. Growth of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) exposed to a low concentration of sulphur dioxide.— J. Exp. Bot., 1976, v. 27, N 98, p. 411—417.
14. Crittenden P. D., Read D. J. The effects of air pollution on plant growth with special reference to sulphur dioxide. II. Growth studies with *Lolium perenne* L.— New Phytol., 1978, v. 80, N 1, p. 49—62.
15. Effects of ozone and sulphur dioxide on tuber yield and quality of potatoes/Foster K. W., Timm H., Labanauskas C. K., Oshima R. J.— J. Environ. Qual., 1983, v. 12, N 1, p. 75—80.
16. Effects of ozone on sulphur dioxide on growth and yield of rice/Kats G., Dawson P. J., Bytnerowicz A., et al.— Agricult., Ecosyst. and Envir., 1985, v. 14, N 1—2, p. 103—117.
17. Effects of sulphur dioxide and ambient ozone on winter wheat and lettuce/Olszyk D. M., Bytnerowicz A., Kats G., et al.— J. Env. Qual., 1986, v. 15, N 4, p. 363—369.
18. Effects of ozone and acid rain on white pine (*Pinus strobus*) seedlings grown in five soils. I. Net photosynthesis and growth/Reich P. B., Schoettle A. W., Stroo H. F., et al.— Can. J. Bot., 1987, v. 65, N 5, p. 977—987.
19. Ernst W. H. O., Tonnenijck A. E. C., Pasman F. J. M. Ecotypic response of *Silene cucubalus* to air pollutants (SO₂, O₃).— J. Plant Physiol., 1985, v. 118, p. 439—450.
20. Farrar J. F., Relton J., Rutter A. J. Sulphur dioxide and the growth of *Pinus sylvestris*.— J. Appl. Ecol., 1977, v. 14, N 3, p. 861—875.
21. Freer-Smith P. H. The responses of six broadleaved trees during long-term exposure to SO₂ and NO₂.— New Phytol., 1984, v. 97, N 1, p. 49—61.
22. Freer-Smith P. H. The influence of SO₂ and NO₂ on the growth, development and gas exchange of *Betula pendula* Roth.— New Phytol., 1985, v. 99, N 3, p. 417—430.

23. Garsed S. G., Farrar J. F., Rutter A. J. The effects of low concentrations of sulphur dioxide on the growth of four broadleaved tree species.—*J. Appl. Ecol.*, 1979, v. 16, N 1, p. 217—226.
24. Garsed S. G., Rutter A. J., Relton J. The effects of sulphur dioxide on the growth of *Pinus sylvestris* in two soils.—*Env. Poll.*, ser. A., 1981, v. 24, N 3, p. 219—232.
25. Garsed S. G., Rutter A. J. The effects of fluctuating concentrations of sulphur dioxide on the growth of *Pinus sylvestris* L. and *Picea sitchensis* (Bong.) Carr.—*New Phytol.*, 1984, v. 97, N 2, p. 175—195.
26. Godzik S., Ashmore M. R., Bell J. N. B. Responses of radish cultivars to long-term and short-term exposures to sulphur dioxide, nitrogen dioxide, and their mixture.—*New Phytol.*, 1985, v. 100, N 2, p. 191—197.
27. Growth response of two varieties of slash pine seedlings to chronic ozone exposures/Hogsett W. E., Plocher M., Wildman V., et al.—*Can. J. Bot.*, 1985, v. 63, N 12, p. 2369—2376.
28. Heagle A. S., Boddy D. E., Neely G. E. Injury and yield responses of soybean to chronic doses of ozone and sulphur dioxide in the field.—*Phytopathol.*, 1974, v. 64, N 1, p. 132—136.
29. Hofstra G., Ormrod D. P. Ozone and sulphur dioxide interaction in white bean and soybean.—*Can. J. Pl. Sci.*, 1977, v. 57, N 4, p. 1193—1198.
30. Horsman D. C., Roberts T. M., Bradshaw A. D. Studies on the effect of sulphur dioxide on perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). II. Evolution of sulphur dioxide tolerance.—*J. Exp. Bot.*, 1979, v. 30, N 116, p. 495—501.
31. Jensen K. F. Growth analysis of hybrid poplar cuttings fumigated with ozone and sulphur dioxide.—*Env. Poll.*, ser. A, 1981, v. 26, N 4, p. 243—250.
32. Jones T., Mansfield T. A. The effect of SO₂ on growth and development of seedlings of *Phleum pratense* under different light and temperature environments.—*Env. Poll.*, ser. A, 1982, v. 27, N 1, p. 57—71.
33. Klarer C. I., Reinert R. A., Huang J. S. Effects of sulphur dioxide and nitrogen dioxide on vegetative growth of soybean.—*Phytopathol.*, 1984, v. 74, N 9, p. 1104—1106.
34. Kress L. W., Skelly J. M. Response of several eastern forest tree species to chronic doses of ozone and nitrogen dioxide.—*Plant Dis.*, 1982, v. 66, N 12, p. 1149—1152.
35. Laurence J. A. Response of maize and wheat to sulphur dioxide.—*Pl. Dis. Rep.*, 1979, v. 63, N 6, p. 468—471.
36. Lockyer D. R. The effect of sulphur dioxide on the growth of *Lolium perenne* L., *Lolium multiflorum* Lam., *Dactylis glomerata* L., and *Phleum pratense* L.—*J. Exp. Bot.*, 1985, v. 36, N 173, p. 1851—1859.
37. Lockyer D. R., Cowling D. W. Growth of lucerne (*Medicago sativa* L.) exposed to sulphur dioxide.—*J. Exp. Bot.*, 1981, v. 32, N 131, p. 1333—1341.
38. Lorenzini G., Mimack A., Ashmore M. R. Differential response of alfalfa strains to chronic and acute fumigations with O₃, SO₂, NO₂ and a mixture of SO₂ and NO₂.—*Rivista di Pat. Veg. SIV*, 1985, v. 21, N 1, p. 13—27.
39. Marie B. A., Ormrod D. P. Tomato plant growth with continuous exposure to sulphur dioxide and nitrogen dioxide.—*Env. Poll.*, ser. A, 1984, v. 33, N 3, p. 257—265.
40. Marshall P. E., Furnier G. R. Growth responses of *Ailanthus altissima* seedlings to SO₂.—*Env. Poll.*, ser. A, 1981, v. 25, N 2, p. 149—153.
41. Mejstřík V. The influence of low SO₂ concentrations on growth reduction of *Nicotiana tabacum* L. cv. Samson and *Cucumis sativus* L. cv. Unikát.—*Env. Poll.*, ser. A, 1980, v. 21, N 1, p. 73—76. .
42. Murray F. Responses of subterranean clover and ryegrass to sulphur dioxide under field conditions.—*Env. Poll.*, ser. A, 1984, v. 36, N 3, p. 239—249.
43. Murray F. Effects of sulphur dioxide on three eucalyptus species.—*Aust. J. Bot.*, 1984, v. 32, N 2, p. 139—145.
44. Murray F. Changes in growth and quality characteristics of lucerne (*Medicago sativa* L.) in response to sulphur dioxide exposure under field conditions.—*J. Exp. Bot.*, 1985, v. 36, N 164, p. 449—457.

45. Murray F. Some responses of ladino clover (*Trifolium repens* L. cv. Regal) to low concentrations of sulphur dioxide.—New Phytol., 1985, v. 100, N 1, p. 57—62.
46. Pande P. C. An examination of the sensitivity of five barley cultivars to SO₂ pollution.—Env. Poll., ser. A, 1985, v. 37, N 1, p. 27—41.
47. Pande P. C., Mansfield T. A. Responses of spring barley to SO₂ and NO₂ pollution.—Env. Poll., ser. A, 1985, v. 38, N 1, p. 87—97.
48. Pande P. C., Mansfield T. A. Responses of winter barley to SO₂ and NO₂ alone and in combination.—Env. Poll., ser. A, 1985, v. 39, N 3, p. 281—291.
49. Reich P. B., Lassoie J. P., Amundson R. G. Reduction in growth of hybrid poplar following field exposure to low levels of O₃ and (or) SO₂.—Can. J. Bot., 1984, v. 62, N 12, p. 2835—2841.
50. Reinert R. A., Gray T. N. The response of radish to nitrogen dioxide, sulphur dioxide, and ozone, alone and in combination.—J. Env. Qual., 1981, v. 10, N 2, p. 240—243.
51. Response of SO₂-sensitive and resistant genotypes of ryegrass (*Lolium perenne* L.) to prolonged exposure to SO₂/Kozioł M. J., Shelye J. D., Lockyer D. R., Whatley F. R.—New Phytol., 1986, v. 102, N 2, p. 345—357.
52. Roberts B. R. The influence of sulphur dioxide concentration on growth of potted white birch and pin oak seedlings in the field.—J. Am. Soc. Hort. Sci., 1975, v. 100, N 6, p. 640—642.
53. Shimizu H., Furukawa A., Totsuka T. Effects of low concentrations of SO₂ on the growth of sunflower plants.—Env. Contr. in Biol., 1980, v. 18, N 2, p. 39—47.
54. Studies on the effect of sulphur dioxide on perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). I. Characteristics of fumigation system and preliminary experiments/Horsman D. C., Roberts T. M., Lambert M., Bradshaw A. D.—J. Exp. Bot., 1979, v. 30, N 116, p. 485—493.
55. The response of sweet corn to HF and SO₂ under field conditions /Mandl R. H., Weinstein L. H., Dean M., Wheeler H.—Env. Exp. Bot., 1980, v. 20, N 4, p. 359—365.
56. Tingey D. T., Heck W. W., Reinert R. A. Effect of low concentrations of ozone and sulphur dioxide on foliage, growth and yield of radish.—J. Am. Soc. Hort. Sci., 1971, v. 96, N 3, p. 369—371.
57. Wang D., Karnosky D. F., Borman F. H. Effects of ambient ozone on the productivity of *Populus tremuloides* Michx. grown under field conditions.—Can. J. For. Res., 1986, v. 16, N 1, p. 47—55.
58. Whitmore M. E., Mansfield T. A. Effects of long-term exposures to SO₂ and NO₂ on *Poa pratensis* and other grasses.—Env. Poll., ser. A, 1983, v. 31, p. 217—235.
59. Wilson G. B., Bell J. N. B. Studies on the tolerance to SO₂ of grass populations in polluted area.—New Phytol., 1985, v. 100, N 1, p. 63—77.

QUANTITATIVE PATTERN OF THE EFFECT OF O₃, SO₂ AND NO₂ ON HIGHER PLANTS

A. H. Ostromoguilsky, I. M. Kunina

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

Collected and processed realistic data show the effect of O₃, NO₂ and SO₂ on biomass increment in trees and farm crops. The results obtained are required for setting content standards of these air pollutants.

МОДЕЛЬ РОСТА И РАЗВИТИЯ АГРОЦЕНОЗА ЯРОВОГО ЯЧМЕНЯ С УЧЕТОМ ЦЕНОТИЧЕСКОГО ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ

С. П. Поленок

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

Традиционные динамические модели продукции процесса растений характеризуются тем, что их структура заранее задается исследователем, т. е. априорно полностью устраивается структурная неопределенность изучаемого объекта. Однако наличие у сложных, развивающихся систем принципиально неустранимой неопределенности приводит к тому, что применение для их исследования моделей с жесткой структурой становится все менее эффективным. Неопределенность реального объекта должна устраиваться не априорно, а в процессе функционирования модели. Такой подход позволяют реализовать, в частности, модели с использованием принципов оптимальности.

Здесь будет предложена одна из таких моделей — динамическая модель роста и развития агроценоза ярового ячменя, в которой для нахождения ростовых функций растений используются оптимизационные принципы, отражающие целенаправленный и адаптивный характер продукции процесса.

Впервые описание ростовых функций на основе принципов оптимальности было предложено в работах [1, 3]. Это позволило избежать трудностей, связанных с экспериментальным определением этих функций. Предлагаемая модель является дальнейшим развитием подхода, изложенного в работах [1, 3], и несет в себе ряд новых, принципиально важных моментов. Так, в модель включены: описание ценотического взаимодействия растений в посеве, учет «критических» периодов в развитии растений и описание процесса старения.

УРАВНЕНИЯ РОСТА

Общая концепция продукции процесса в модели следующая. В зеленой биомассе растения (в основном в листьях) под воздействием ФДР при определенных сочетаниях внешних условий образуется органическое вещество (ассимиляты), которое затем распределяется по всем органам растения, увеличивая их биомассу. При этом суммарный прирост биомассы растения есть результат двух противоположных процессов: образования биомассы в процессе фотосинтеза и расхода ее в процессе дыхания.

Пусть $x_1(t)$ — биомасса листьев в момент времени t ($\text{г}/\text{м}^2$), $x_2(t)$ — биомасса стеблей, $x_3(t)$ — биомасса корней и $x_4(t)$ — биомасса колосьев. И пусть $V(t) = (v_1(t), \dots, v_4(t))$ — вектор

параметров внешней среды, где v_1 — интенсивность ФАР над посевом ($\text{кал} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$); v_2 — влажность почвы (%); v_3 — концентрация CO_2 в воздухе ($\text{г} \cdot \text{м}^{-3}$); v_4 — среднесуточная температура окружающего воздуха ($^{\circ}\text{C}$).

Тогда балансовые уравнения модели можно записать в виде

$$\left\{ \begin{array}{l} x_i(t + \tau) = \{x_i(t) + e_i(t)y[X(t), V(t)]\tau\}(1 - w_i), \\ i = 1, \dots, 4; \quad t = m\tau, \quad m = 0, \dots, N; \\ X(t) = (x_1(t), \dots, x_4(t)), \quad V(t) = (v_1(t), \dots, v_4(t)); \\ \sum_{i=1}^4 e_i(t) = 1; \quad e_j(t) \geq 0, \quad j = 1, \dots, 4, \end{array} \right. \quad (1)$$

где $y(t)$ — скорость прироста биомассы в момент времени t ($\text{г} \cdot \text{сут}^{-1}$), представляющая собой разность между валовой продуктивностью фотосинтеза и расходом биомассы при дыхании; $e_i(t)$, ($i = 1, \dots, 4$) — доли новой биомассы, которые идут в листья, стебли, корни и колосья соответственно; τ — шаг по времени; w_i , ($i = 1, \dots, 4$) — коэффициенты отмирания для листьев, стеблей, корней и колосьев соответственно.

Система разностных уравнений (1) с начальными условиями $X(0) = X^0$ является системой с управлением. Для ее решения необходимо определить функции $e_i(t)$, ($i = 1, \dots, 4$) в моменты времени $t = m\tau$, ($m = 0, \dots, N$). Обычно эти функции задаются в явном виде [2], однако это сопряжено со значительными трудностями их экспериментального определения и аналитического выражения. Поэтому в данной работе для нахождения ростовых функций ярового ячменя, используются общебиологические принципы оптимальности, которые в математическом отношении являются некоторыми локальными вариационными принципами..

ПРИНЦИПЫ ОПТИМАЛЬНОСТИ

Сформулируем закон распределения новой биомассы по органам ярового ячменя, при этом весь вегетационный период разобъем на две части: до и после появления репродуктивных органов (т. е. на периоды вегетативного и репродуктивного роста).

Гипотеза. В период вегетативного роста новая биомасса распределяется по листьям, стеблям и корням ярового ячменя в соответствии с принципом максимальной продуктивности [4], т. е. таким образом, чтобы обеспечить максимальную скорость прироста общей биомассы растения в следующий момент времени при условии, что состояние среды не меняется.

В период репродуктивного роста новая биомасса распределяется таким образом, чтобы обеспечить максимальный прирост биомассы колосьев, скорость роста которых ограничена некоторой предельной относительной величиной l . Оставшиеся ассимиляты распределяются между листьями, стеблями и корнями ярового ячменя в соответствии с принципом максимальной продуктивности.

Заметим, что момент появления репродуктивных органов (колосьев) определяется в модели как накопление некоторой суммы эффективных температур.

Сформулированный закон распределения ассимилятов математически можно выразить следующим образом:

$$\left\{ \begin{array}{ll} e_4(t) = \begin{cases} \min \left\{ 1; \frac{l x_4(t)}{y[X(t), V(t)]} \right\} & \text{при } t \neq t_r, \\ 0,01 & \text{при } t = t_r; \end{cases} \\ e_1(t), e_2(t), e_3(t) \text{ являются решением задачи на экстремум:} \\ y(t + \tau) = y[X(t + \tau), V(t)] \rightarrow \max \\ \text{при условии } \sum_{i=1}^4 e_i(t) = 1; e_i(t) \geq 0 \quad (i = 1, \dots, 4); \\ t = m\tau, \quad m = 0, \dots, N, \end{array} \right. \quad (2)$$

где l — предельная относительная скорость прироста колосьев; t_r — момент появления репродуктивных органов. Величина t_r находится из условия $ST(t_r) \geq TREP$, $ST(t_r - \tau) < TREP$, где $ST(t) = \sum_{j=0}^t (t_j - 5)$ — сумма эффективных температур; t_j — среднесуточная температура воздуха j -го дня; $TREP$ — сумма эффективных температур, необходимая для появления репродуктивных органов.

По поводу величин l и $e_4(t_r)$ можно сказать следующее. Значение ростовой функции $e_4(t_r)$ характеризует в модели закладку репродуктивных органов в первый день колошения. Параметр l описывает скорость роста колосьев в период от начала колошения до конца цветения, так как именно с этого момента $e_4(t) = 1$, $e_i(t) = 0$, $i = 1, 2, 3$. При этом коэффициент l непосредственно зависит от количества колосьев и зерен во время фаз колошения и цветения. Однако в модели не делалось никаких специальных предположений относительно этих величин. Коэффициент l брался равным константе, а значение ростовой функции $e_4(t)$ в момент t_r приравнивалось 0,01.

Таким образом, мы замкнули модель и получили, что система (1) совместно с условием (2) и начальными условиями $X(0) = X^0$ полностью определяет динамическое поведение агроценоза ярового ячменя в течение всего вегетационного периода.

При этом следует заметить, что указанные оптимизационные принципы (2) являются весьма удобным средством для задания ростовых функций растений. Они позволяют качественно правильно интерпретировать эмпирические ростовые функции, если учитывать при этом механизмы саморегуляции посева.

Так, например, если предположить, что в вегетативную фазу биологическим поведением агроценоза управляет принцип максимальной продуктивности [4], а в репродуктивный период посев стремится максимизировать биомассу колосьев, пока не начнется резкое снижение фотосинтеза вследствие старения, то механизм распределения ассимилятов между органами растения в течение вегетационного периода сводится к следующему.

В начале вегетации все ассимиляты распределяются между листьями и корнями, что приводит к увеличению продуктивности посева. Затем, когда листья и корни достигают своих «оптимальных» размеров и их дальнейшее увеличение приводит к снижению продуктивности ценоза из-за ухудшения условий произрастания (увеличения конкуренции за ресурсы) и усиления дыхания, часть ассимилятов направляется в листья и корни для поддержания их «оптимальных» значений вследствие отмирания, а оставшаяся часть ассимилятов поступает в стебель. Причем, с одной стороны, увеличение биомассы стебля позволяет несколько уменьшить затенение в посеве, а с другой — стебель служит своего рода глав-

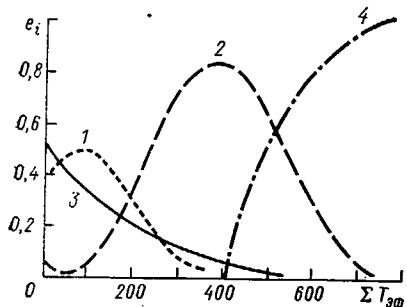


Рис. 1. Эмпирические ростовые функции ярового ячменя.
1 — листья, 2 — стебли, 3 — корни, 4 — колосья.

ным местом «utiлизации» продуктов фотосинтеза, которые не могут быть использованы на листья, корни и колосья (так как колосья обладают некоторой предельной относительной скоростью роста). Таким образом, хотя рост стебля генетически обусловлен, однако интенсивность этого роста определяется «избыtkом» структурной биомассы, образуемой при фотосинтезе. Следует заметить, что такой механизм распределения ассимилятов обеспечивает «оптимальную» структуру посева в течение всего вегетационного периода.

На рис. 1 приведены экспериментальные (сглаженные) кривые распределения ассимилятов между органами ярового ячменя [2].

Как видно из рисунка, «генетически обусловленная» последовательность распределения ассимилятов между органами ячменя полностью (в качественном смысле) совпадает с картинкой, полученной нами как следствие механизмов саморегуляции растений в агроценозе (в частности, ценотического взаимодействия) в предположении, что поведение агроценоза определяется указанными выше принципами оптимальности. Иными словами, оптимизационные принципы (2) в сочетании с механизмом ценотической регуляции задают такое поведение агроценоза, которое не противоречит экспериментальным данным.

ФОРМУЛА ДЛЯ ПРИРОСТА БИОМАССЫ

Определим конкретный вид функции $y(t)$ — скорости образования новой биомассы.

Для описания продуктивности посева в зависимости от интенсивности ФАР, концентрации CO_2 и количества воды можно использовать следующую полуэмпирическую формулу [7]:

$$y_0 = \frac{a\lambda_1 S_1 - a\lambda_1 \sum_{i=1}^4 c_i S_i}{1 + a\lambda_1 S_1 \frac{b(1+\gamma)}{v_3} \frac{\lambda_2}{S_3}} - \sum_{i=1}^4 R_i S_i, \quad (3)$$

где a — начальный наклон кривой фотосинтеза ($\text{г CO}_2 \cdot \text{м}^{-2} \times \text{сут}^{-1}/\text{кал} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$); λ_1 — средняя освещенность листьев ($\text{кал} \times \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$); λ_2 — параметр, характеризующий водный режим посева; S_i , ($i=1, 2, 3, 4$) — поверхность листьев, стеблей, корней и колосьев на единице площади поля ($\text{м}^2 \cdot \text{м}^{-2}$); c_i , ($i=1, 2, 3, 4$) — коэффициенты фотодыхания для листьев, стебля, корней и колосьев соответственно (эти коэффициенты определяют ту долю образовавшейся при фотосинтезе биомассы, которая сразу же расходится);

R_i , ($i=1, 2, 3, 4$) — коэффициенты темнового дыхания для листьев, стебля, корней и колосьев соответственно ($\text{г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$); b — отношение коэффициентов молекулярной диффузии и CO_2 ; γ — коэффициент, определяющий изменение суммарного сопротивления устьиц листьев и воздуха на их поверхности к воде при изменении сопротивления мезофильных клеток и CO_2 .

Температурный множитель. Формула (3) определяет скорость образования органического вещества при постоянной, оптимальной температуре внешней среды. Для того чтобы описать зависимость этой скорости от температуры, введем в формулу (3) температурный множитель $\mu(v_4)$:

$$y = y_0 \mu(v_4),$$

$$\mu(v_4) = \left(\frac{v_4 - T_{\min}}{T_{\text{opt}} - T_{\min}} \right)^\beta \left(\frac{T_{\max} - v_4}{T_{\max} - T_{\text{opt}}} \right)^\beta \frac{T_{\max} - T_{\text{opt}}}{T_{\text{opt}} - T_{\min}},$$

где T_{\min} , T_{opt} , T_{\max} — соответственно минимальная, оптимальная и максимальная температура для фотосинтеза; β — коэффициент.

Функция $\mu(v_4)$ учитывает снижение скорости прироста биомассы за счет отклонения температурного режима от биологического оптимума, причем чем больше значение параметра β , тем сильнее прирост биомассы реагирует на изменение температуры.

Влияние ценотического взаимодействия. Одним из основных механизмов саморегуляции посева является ценотическое взаимодействие растений, которое означает «недобор» ценозом сухой биомассы из-за взаимодействия растений и дефицита ресурсов [4].

Приведем зависимости, которые использовались для описания взаимодействия растений. Так как наиболее существенным для фотосинтеза являются условия освещенности и водный режим посева, то в модели подробно учитывались только эти два фактора.

1. Радиационный (световой) режим посева. В формуле (3) поглощение света посевом описывается при помощи параметра λ_1 , который трактуется как средняя освещенность листьев или среднее количество ФАР, доступное единице листовой поверхности.

С ростом растений средняя освещенность листьев в посеве меняется вследствие их самозатенения, поэтому в модели использовалась следующая зависимость для параметра λ_1 :

$$\lambda_1 = c_p v_1 k(x_1, x_2),$$

где c_p — коэффициент ($0 < c_p \leq 1$); $k(x_1, x_2)$ — коэффициент цено-тического взаимодействия, описывающий уменьшение средней освещенности листьев вследствие их затенения (k меняется от 1 до 0).

Для того чтобы описать изменение условий освещенности посева, необходимо учитывать затенение внутри растения и затенение между соседними растениями в посеве. Поэтому коэффициент $k(x_1, x_2)$ можно выразить следующим образом:

$$k(x_1, x_2) = \exp[-k_1(x_1, x_2) - k_2(x_1, x_2)],$$

где k_1 — коэффициент затенения внутри одного растения; k_2 — коэффициент затенения между растениями в ценозе, причем k_1 и k_2 меняются от нуля до бесконечности. (Если положить $k_2=0$, то можно получить модель поглощения света отдельным растением.)

Затенение внутри одного растения пропорционально насыщенности пространства ассимилирующими органами, т. е. величине S_1/H , где S_1 — листовой индекс, а H — высота растения.

Поэтому для коэффициента k_1 в модели использовалась зависимость вида

$$k_1(x_1, x_2) = \delta \frac{S_1^{\alpha+1}}{H}; \quad \alpha > 0, \quad \delta > 0,$$

где δ — коэффициент; α — показатель, характеризующий степень влияния самозатенения на фотосинтез. При этом: 1) чем меньше δ , тем позже (т. е. при больших S_1) начинается самозатенение растения; 2) чем больше α , тем сильнее самозатенение влияет на фотосинтез. Кроме того: 1) чем меньше δ , тем позже начинается рост стебля; 2) чем больше α , тем интенсивнее происходит этот рост.

Для описания затенения между растениями в ценозе в модели использовалась величина эффективной площади ассимиляционной поверхности посева S_e [4]. Она определяется как сумма площади листьев и площади осевого сечения стеблей, т. е. $S_e = S_1 + S_2/\pi$, где S_1 — площадь листовой поверхности; S_2 — площадь боковой поверхности стеблей.

Коэффициент затенения k_2 имел следующий вид:

$$k_2 = \theta \left(S_1 + \frac{1}{\pi} S_2 \right)^v; \quad v > 1, \quad \theta > 0,$$

где θ — коэффициент; v — показатель, характеризующий степень влияния затенения между растениями на величину фотосинтеза посева. При этом: 1) чем меньше θ , тем позже в посеве начинается затенение между растениями; 2) чем больше v , тем сильнее это затенение влияет на фотосинтез.

Следует заметить также, что вид зависимостей, выбранных для коэффициентов k_1 и k_2 , подтверждается экспериментальными данными [5].

2. «Конкуренция» за воду. Условия влагообеспеченности посева учитываются в формуле (3) в виде выражения S_3/λ_2 , которое описывает поток воды через корневую поверхность. Параметр λ_2 в этом выражении характеризует водный режим посева, причем чем меньше значения λ_2 , тем больше в почве воды, доступной для растений. В качестве модельной зависимости для λ_2 была выбрана следующая:

$$\frac{1}{\lambda_2} = \frac{1}{w_c} v_2 S_3^p k_3(S_3), \quad (4)$$

где $1/\lambda_2$ — количество воды, доступное единице корневой поверхности; w_c — коэффициент, характеризующий тип почвы; параметр $(0 < p < 1)$; $k_3(S_3)$ — коэффициент ценотического взаимодействия корней, который выражается в модели следующим образом:

$$k_3(S_3) = \exp[-\Delta S_3^\varepsilon]; \quad \Delta > 0, \quad \varepsilon > 1,$$

где Δ — параметр; ε — показатель, характеризующий интенсивность «конкуренции» за воду в посеве.

Выражение S_3^p в формуле (4) описывает увеличение количества доступной для растений воды вследствие проникания корней в более глубокие слои почвы. При этом чем меньше значение параметра p , тем медленнее увеличивается с глубиной количество доступной для растений воды.

Учет процесса старения. Существенной стороной продукционного процесса растений является процесс старения, который характеризует изменение функций растения в процессе онтогенеза и приводит к резкому снижению фотосинтеза и дыхания в конце вегетационного периода [4, 5].

Для описания снижения фотосинтеза вследствие старения ассимиляционного аппарата растений в выражение $a\lambda_1 S_1$ в модели вводится дополнительный множитель η , характеризующий пожелание некоторой части фотосинтезирующей ткани, уменьшение хлорофилла в клетках растения и т. п.

Коэффициент η имеет вид

$$\eta = \exp[-\rho(ST - TREP)^\alpha]; \quad \alpha > 1, \quad ST > TREP,$$

где ρ — коэффициент скорости старения; ST — текущее значение суммы эффективных температур; $TREP$ — значение суммы

эффективных температур, соответствующее моменту появления репродуктивных органов; α — показатель, характеризующий интенсивность снижения фотосинтеза за счет старения.

Выражение ($ST - TREP$) является некоторым аналогом возраста фотосинтетического аппарата. При этом предполагается, что влияние старения начинает складываться только после появления репродуктивных органов.

В модели предполагается, что $\alpha > 1$, т. е. считается, что фотосинтез не падает в соответствии с кинетикой первого порядка, но резко уменьшается после определенного момента [5].

Процесс старения, который сказывается на всех сторонах жизнедеятельности растения, приводит также к уменьшению интенсивности дыхания, так как более старые ткани характеризуются меньшей диссипацией энергии.

Для учета этого фактора в модели использовались следующие зависимости для коэффициентов темнового дыхания:

$$R_i = r_i \exp[-\zeta_i(ST - TREP)], \quad i = 1, 2, 3,$$

где r_i, ζ_i — коэффициенты.

Учет «критических» периодов. Известно, что в жизни каждого растения имеются отдельные периоды, когда оно наиболее чувствительно к какому-либо фактору среды (влаге, свету, теплу). Эти периоды получили название критических.

В модели учитывался только один критический период — от цветения до восковой сплости, — когда ячмень наиболее чувствителен к изменению температуры [6]. В связи с этим для периода от цветения до конца вегетации в модели бралось более высокое значение коэффициента β , характеризующего степень снижения прироста биомассы при отклонении температурного режима от биологического оптимума. Это позволило учесть повышенную чувствительность растений к теплу в период налива зерна.

В модели предполагается, что критический период наступает через неделю после появления репродуктивных органов (т. е. в этот момент коэффициент β меняет свое значение на более высокое).

Детальный учет других критических периодов потребовал бы включения в модель блока фенологического развития растений для определения моментов наступления фенофаз, и поэтому в модели не рассматривается.

ИДЕНТИФИКАЦИЯ И ВЕРИФИКАЦИЯ МОДЕЛИ

Изложенная модель была реализована в виде программ на языке фортран на мини-ЭВМ «Кулон» с временным шагом одни сутки.

Для идентификации и верификации модели использовались данные Курской биосферной станции ИГ АН СССР. При этом пло-

щади поверхностей всех органов ячменя считались пропорциональными соответствующим биомассам, т. е. $S_i = p_i x_i$, $i = 1, \dots, 4$, где p_i — поверхность 1 г массы i -го органа. Коэффициенты p_i определялись по экспериментальным данным для Курской области.

Для идентификации модели использовались данные за 1974 г., а верификация проводилась на данных за 1973 и 1986 гг., причем выбранные годы существенно отличались по погодным условиям. Так, урожай ячменя в 1973 г. составил 15 ц/га, в 1974 г. — 30 ц/га, в 1986 г. — 42 ц/га.

Верификация модели показала хорошее совпадение рассчитанных на ЭВМ значений биомасс органов ячменя с экспериментальными данными: отклонения составили не более 25 %, что не превышает относительной ошибки биометрических измерений. Это позволяет говорить о достаточной степени адекватности модели.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе работы с моделью было установлено, что использование принципов оптимальности для определения ростовых функций растений имеет ряд преимуществ перед способом задания этих функций в явном виде, а именно:

1) с помощью принципов оптимальности можно учитывать адаптивный и целенаправленный характер поведения растений;

2) ростовые функции получаются в модели исходя из некоторых внутренних механизмов саморегуляции агроценоза, что позволяет избежать трудностей, связанных с экспериментальным определением и аналитическим заданием этих функций в явном виде.

Кроме того, описание в модели механизмов саморегуляции посева (цислотической регуляции) в сочетании с использованием принципов оптимальности позволяет более точно отразить некоторые реальные процессы, происходящие в агроценозе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Рачко П. Имитационная модель дерена как элемента лесного биогеоценоза.— В кн.: Вопросы кибернетики. М.: Научный совет по комплексной проблеме «Кибернетика» АН СССР, 1979, вып. 52, с. 73—110.
2. Сиротенко О. Д. Математическое моделирование водно-теплового режима и продуктивности агрокосистем.— Л.: Гидрометеоиздат, 1981. 167 с.
3. Тарко А. М., Садуллоев Р. И. Математическая модель роста и развития хлопчатника с учетом азотного питания.— М.: ВЦ АН СССР, 1984. 40 с.
4. Томониг Х. Г. Экологические принципы максимальной продуктивности посевов.— Л.: Гидрометеоиздат, 1984. 264 с.
5. Торнли Дж. Г. М. Математические модели в физиологии растений.— Киев: Наукова думка, 1982. 312 с.
6. Шульгин А. М. Агрометеорология и агроклиматология.— Л.: Гидрометеоиздат, 1978. 200 с.
7. Moldau H. Model of plant productiviti at limited water supply considering adaptation.— Photosynthetica, 1971, v. 5, N 1, p. 16—21.

MODEL OF SPRING BARLEY AGROGENOSIS GROWTH AND DEVELOPMENT, ACCOUNTING FOR CENOTIC INTERACTIONS

S. P. Polenok

Moscow State University

Plant growth functions in the barley agrogenosis model are prescribed in a non-explicit form of the optimum control principle. Due account of cenotic interaction and ontogenetic variability of plant parameters has significantly improved the model.

АНАЛИЗ И ОБОБЩЕНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ДАННЫХ В МАССИВАХ С ИЕРАРХИЧЕСКОЙ СТРУКТУРОЙ

A. A. Ройтман

Лаборатория мониторинга природной среды
и климата Госкомгидромета и АН СССР

ВВЕДЕНИЕ. НЕФОРМАЛЬНАЯ ПОСТАНОВКА ЗАДАЧИ

Во многих задачах теоретической и прикладной экологии возникает ситуация, когда необходимо получить возможно более точную обобщенную оценку некоторого параметра по результатам тестовых измерений в лабораторных экспериментах или в полевых условиях. Упомянем лишь две типичные задачи.

Пусть мы изучаем поле загрязнения однородного участка физического пространства каким-либо веществом. В нашем распоряжении имеются оценки (результаты измерений) концентраций $c'(x_1), \dots, c'(x_n)$ в n точках пространства x_1, \dots, x_n . Как по этим данным получить оценку \bar{c} среднего уровня загрязнения изучаемой территории? Стандартный ответ $\bar{c} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n c'(x_i)$. Этот ответ, вообще говоря, не является лучшим. Действительно, ведь $\bar{c}_1 = \sum_{i=1}^n a_i c'(x_i)$ при любом наборе a_i , $\sum_{i=1}^n a_i = 1$ является несмещенной оценкой истинного среднего уровня загрязнения. Какая из таких оценок наиболее эффективна, т. е. имеет наименьшую дисперсию, зависит от вероятностной природы поля $c(x)$ и расположения точек x_1, \dots, x_n в пространстве. Например, если точки x_1, \dots, x_{n-1} расположены кучно, а точка x_n — далеко от остальных; то при естественном допущении о том, что в физически близких точках пространства x_1, x_2 истинные значения поля $c(x_1), c(x_2)$ близки, оценка $c'(x_n)$ должна входить в оценку \bar{c} с большим весом, чем $c'(x_1), \dots, c'(x_{n-1})$. Таким образом, стандартный ответ $\bar{c} = \frac{1}{n} \times \sum_{i=1}^n c'(x_i)$ не будет, вообще говоря, эффективной оценкой искомого уровня загрязнения.

Пространственная организация точек x_1, \dots, x_n , в которых проводились измерения, весьма часто в прикладных задачах является иерархической. Например, при определении среднего уровня загрязнения листвы (хвои) тяжелыми металлами в каком-либо проблемном древостое типичная структура измерений выглядит следующим образом (рис. 1). В этом случае два измерения считаются тем

более близкими в пространстве, чем ближе в иерархии рис. 1 они расположены.

В практических ситуациях структура данных часто бывает неоднородной, т. е. на каких-то пробных площадках измерения проводились на большом количестве деревьев, а на каких-то — на единичных. На каких-то деревьях было выполнено много измерений, на каких-то — мало. Возникает описанная выше ситуация с неравномерным распределением точек измерений в географическом пространстве и, следовательно, встает вопрос об эффективной оценке среднего уровня по результатам измерений.

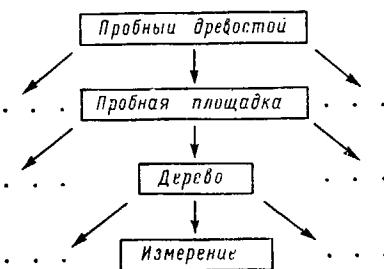


Рис. 1. Типичная структура измерений уровня загрязнений.
«Географическое» пространство.

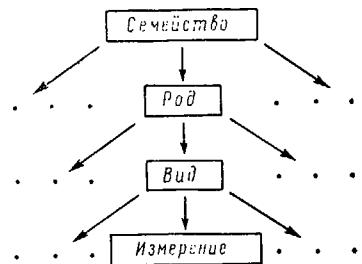


Рис. 2. Типичная структура организации экологических данных.
«Систематическое» пространство.

Последний вопрос не единственный. Можно, например, наиболее эффективно оценивать средний уровень загрязнения на какой-либо одной пробной площадке по результатам всех измерений по всему пробному древостою. Или, например, наиболее эффективно оценивать уровень загрязнения листвы (хвоя) какого-либо из неисследованных деревьев по результатам всех измерений.

В общем, речь идет о построении эффективных оценок для значений поля загрязнений путем интерполяции результатов измерений с некоторой измерительной сетью, имеющей иерархическую пространственную (географическую) организацию.

Эта проблема имеет и другую, негеографическую, интерпретацию. Очень часто экотоксикологические данные о воздействии загрязняющих веществ носят весьма отрывочный характер, распределены неравномерно для представителей различных систематических групп, неравноточно и т. д.

В то же время экологическая практика требует обобщений, опирающихся на весьма ограниченную базу экотоксикологических данных. Например, исходя из ограниченного числа измерений параметров зависимости концентрация — эффект для воздействия SO_2 на некоторые хвойные растения, требуется дать наиболее эффективную оценку средних значений этих параметров для хвойных растений вообще (или для какой-либо систематической группы) и указать ошибку определения этих значений. При этом экотокси-

кологические данные организованы иерархически в соответствии с систематическими категориями (рис. 2).

Эта ситуация совершенно аналогична описанной выше, но пространство здесь не географическое, а «систематическое». Его часто называют филогенетическим деревом.

Задачи указанного выше типа для своего решения требуют:

- проанализировать вклад каждого из уровней иерархии данных в их общее варьирование;
- построить эффективные обобщенные оценки измеряемых параметров для иерархических классов по заданному массиву результатов измерений и оценить ошибки этих оценок.

Таким образом, несколько упрощая ситуацию, можно сказать, что это задача о выборе наилучшего метода усреднения результатов экспериментов.

МАТЕМАТИЧЕСКАЯ ПОСТАНОВКА ЗАДАЧИ

В этой работе мы будем иметь дело с вполне определенными иерархическими структурами — конечными деревьями с корнем. Не вдаваясь в детали определения [1, 3], сформулируем свойства, которыми будем пользоваться.

Итак, прежде всего мы имеем конечное множество точек, называемых вершинами дерева. Некоторые вершины соединены между собой отрезками, называемыми ветвями дерева. Одна из вершин выделена и называется корнем дерева. Любые две вершины соединены между собой последовательностью ветвей, причем единственным образом. Количество ветвей, входящих в эту последовательность, называется расстоянием между данными вершинами. Расстояние от любой вершины до корня дерева называется уровнем данной вершины. Таким образом сам корень имеет уровень 0. Максимальное значение уровня среди всех вершин, т. е. уровень самой удаленной от корня вершины, называется уровнем всего дерева. Если две вершины соединены ветвью, то мы будем говорить, что вершина с большим уровнем подчинена вершине с меньшим уровнем. Вершины, не имеющие подчиненных себе вершин, называются висячими.

Теперь введем обозначения, которых будем придерживаться до конца данной работы. Вершины дерева мы будем обозначать парой чисел (i, j) , где i — уровень вершины, а j — порядковый номер данной вершины среди всех вершин i -го уровня. Корень дерева, таким образом, обозначается как $(0, 1)$. Уровень дерева мы будем обозначать через n , а количество вершин i -го уровня — через r_i . Если вершина дерева (i, j) подчинена вершине $(i - 1, k)$, то мы будем обозначать это как $k = j'$. Это обозначение не вполне корректно, так как в обозначении j' не отражена зависимость от i , однако из контекста это всегда будет ясно. На рис. 3 приведен пример дерева и проиллюстрированы введенные обозначения.

Предположим теперь, что каждой вершине (i, j) нашего дерева соответствует некоторая величина $x_{i,j}$. Эти величины имеют следующее происхождение: в корневой вершине дерева задана величина $x_{0,1}$, а при переходе по ветви дерева от вершины $(i-1, j')$ к вершине (i, j) , к значению $x_{i-1,j'}$, соответствующему предыдущей вершине, добавляется результат реализации случайной величины ξ_i , нормально распределенной, с математическим ожиданием 0 и дисперсией D_i , зависящей только от уровня вершины. На висячих вершинах (k, l) значения $x_{k,l}$ вычислены с дисперси-

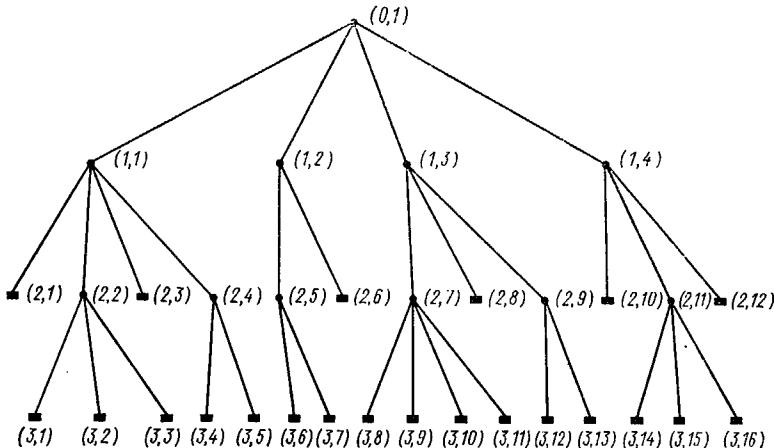


Рис. 3. Пример дерева.

Уровень дерева — 3, корень — $(0,1)$, висячие вершины помечены заштрихованным квадратом.

ями $d_{k,l}$. Требуется найти эффективные оценки величин $x_{i,j}$ для невисячих вершин (i, j) (включая корневую) и дисперсии этих оценок.

Решение этой задачи мы разобьем на два этапа:

- 1) нахождение оценок дисперсий случайных величин D_i ,
- 2) нахождение оценок значений $x_{i,j}$ и дисперсий этих оценок.

НАХОЖДЕНИЕ ОЦЕНОК ДИСПЕРСИЙ D_i

Оценки дисперсий D_i мы будем находить из принципа максимального правдоподобия [2]. Мы определим функцию правдоподобия $F(D_1, \dots, D_n)$, т. е. плотность вероятности получения для висячих вершин (k, l) известных значений $x_{k,l}$ с известными же дисперсиями $d_{i,j}$ в ходе описанного выше процесса. Значение (D_1^M, \dots, D_n^M) , в котором функция правдоподобия $F(D_1, \dots, D_n)$ принимает максимальное значение определяет искомые дисперсии.

К сожалению, функцию правдоподобия, которую мы изучаем, не удается привести к аналитическому виду, что позволило бы

вычислить выражения для D_1^M, \dots, D_n^M в явном виде. Однако мы приведем сейчас алгоритмический способ вычисления функции правдоподобия $F(D_1, \dots, D_n)$, что дает возможность определить точку максимума D_1^M, \dots, D_n^M вычислительными методами с применением ЭВМ.

Вычислительная трудоемкость предлагаемого алгоритма имет порядок $O(N)$, где N — общее число вершин дерева.

Прежде всего напишем выражение для плотности вероятности — функцию максимального правдоподобия для процесса перехода по одной ветви нашего дерева, т. е. плотность вероятности получения при описанном процессе значения $x_{i,j}$ в вершине (i, j) исходя из значения $x_{i-1,j'}$ в вершине $(i-1, j')$. Это просто плотность нормального распределения с соответствующими параметрами, которая имеет вид [2]

$$\frac{1}{\sqrt{2\pi D_{i,j}}} e^{-\frac{(x_{i,j} - x_{i-1,j'})^2}{2D_{i,j}}}, \quad (1)$$

где $D_{ij} = \begin{cases} D_i & \text{для невисячих вершин } (i, j), \\ D_i + d_{i,j} & \text{для висячих вершин } (i, j). \end{cases}$

Функция максимального правдоподобия всего процесса является произведением выражений (1) по всем ветвям дерева или, что то же самое, по всем некорневым вершинам (i, j) , $i > 0$.

Для определения функции правдоподобия $F(D_1, \dots, D_n)$ нужно получавшееся выражение проинтегрировать по всем неизвестным $x_{i,j}$, т. е. $x_{i,j}$ для невисячих вершин (i, j) :

$$F(D_1, \dots, D_n) = \prod_{(i,j)} \frac{1}{\sqrt{2\pi D_{i,j}}} \int_{-\infty}^{+\infty} \dots \int_{-\infty}^{+\infty} e^{-\frac{1}{2} G(\{x_{i,j}\})} \times \\ \times dx_{0,1} dx_{1,1} \dots dx_{k,l}, \quad (2)$$

$$G(\{x_{i,j}\}) = \sum_{(i,j)} \frac{(x_{i,j} - x_{i-1,j'})^2}{D_{i,j}}. \quad (3)$$

В этих выражениях и произведение, и сумма берутся по всем некорневым вершинам дерева (i, j) , $i > 0$, а интегрирование производится по значениям $x_{i,j}$ для невисячих вершин. Напомним, что значения $x_{i,j}$ в висячих вершинах известны.

Для того чтобы вычислить выражение $F(D_1, \dots, D_n)$ необходимо преобразовать квадратичную форму $G(\{x_{i,j}\})$, собирая вместе члены, относящиеся к одной вершине дерева. Мы будем преобразовывать подынтегральное выражение таким образом, чтобы можно было последовательно производить интегрирование по неизвестным, соответствующим невисячим вершинам в порядке убывания их уровня.

Выделим часть квадратичной формы (3), относящуюся к одной вершине (k, l) , непосредственно примыкающей к висячей, т. е. такой, что все подчиненные ей вершины висячие:

$$G_{k,l} = \frac{(x_{k-1,l'} - x_{k,l})^2}{D_k} + \sum_m \frac{(x_{k,l} - x_{k+1,m})^2}{D_{k+1} + v_m}. \quad (4)$$

Здесь суммирование ведется по всем m , таким, что вершина $(k+1, m)$ подчинена (k, l) , т. е. $l = m'$. Обозначив $x_{k+1,m} = z_m$, $d_{k+1,m} = v_m$ (напомним, что это известные величины), преобразуем выражение (4), собрав вместе члены, содержащие $x_{k,l}$:

$$\begin{aligned} G_{k,l} &= \frac{(x_{k-1,l'} - x_{k,l})^2}{D_k} + \sum_m \frac{(x_{k,l} - z_m)^2}{D_{k+1} + v_m} - \\ &= \left(\frac{1}{D_k} + \sum_m \frac{1}{D_{k+1} + v_m} \right) (x_{k,l} - R)^2 + \\ &+ \sum_m \frac{(x_{k-1,l'} - z_m)^2}{(D_{k+1} + v_m) \left(1 + \sum_m \frac{D_k}{D_{k+1} + v_m} \right)} + \\ &+ \frac{\sum_m \frac{1}{D_{k+1} + v_m} \sum_m \frac{z_m^2}{D_{k+1} + v_m} - \left(\sum_m \frac{z_m}{D_{k+1} + v_m} \right)^2}{\frac{1}{D_k} + \sum_m \frac{1}{D_{k+1} + v_m}}. \end{aligned} \quad (5)$$

Здесь R — некоторое выражение, не зависящее от $x_{k,l}$, которое не войдет в окончательный ответ, поэтому вычислять его не требуется.

Разложение (5) дает возможность произвести интегрирование выражения (2) переменной $x_{k,l}$. Действительно, от $x_{k,l}$ зависит только первое слагаемое (5), которое дает легко интегрируемый сомножитель с учетом известного соотношения [2]:

$$\int_{-\infty}^{+\infty} e^{-\frac{(x-r)^2}{2d}} dx = \sqrt{2\pi d} \quad (d > 0).$$

Третье слагаемое в (5) вообще не зависит от $x_{k,l}$ и дает постоянный сомножитель, а второе — имеет такой же вид, что и (3), но с измененными значениями для $D_{i,j}$. Применяя все три соображения, получаем

$$F(D_1, \dots, D_n) = \frac{1}{\sqrt{1 + \sum_m \frac{D_k}{D_{k+1} + v_m}}} e^{-U/2} F_1(D_1, \dots, D_n), \quad (6)$$

где

$$U = \frac{\sum_m \frac{1}{D_{k+1} + v_m} \sum_m \frac{z_m^2}{D_{k+1} + v_m} - \left(\sum_m \frac{z_m^2}{D_{k+1} + v_m} \right)^2}{\frac{1}{D_k} + \sum_m \frac{1}{D_{k+1} + v_m}}$$

— третье слагаемое в (5), а $F_1(D_1, \dots, D_n)$ — такая же функция максимального правдоподобия, что и $F(D_1, \dots, D_n)$, но для другого дерева. Это модифицированное дерево получается из исходного удалением вершины (k, l) , а вершина, которой она подчинена $(k-1, l)$, соединяется напрямую с вершинами $(k+1, m)$ (рис. 4). Кроме того, для вершин $(k+1, m)$ изменяются значения дисперсий

$$d'_{k+1, m} = d_{k+1, m} + (D_{k+1} + d_{k+1, m}) \sum_m \frac{D_k}{D_{k+1} + d_{k+1, m}}. \quad (7)$$

С помощью преобразования (6) мы сводим процесс вычисления $F(D_1, \dots, D_n)$ к дереву, имеющему на одну невисячую вер-

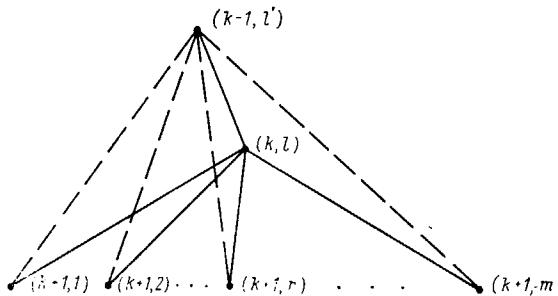


Рис. 4. Модификация дерева; удаление промежуточной вершины.

Сплошные линии — фрагмент дерева до удаления вершины, штриховые — фрагмент дерева после удаления.

шину меньше. Продолжая этот процесс, мы придем к дереву уровня 1, т. е. дереву, состоящему только из корневой и висячих вершин. Вычисление функции максимального правдоподобия для такого дерева легко провести непосредственно. Действительно, применяя разложение (4), получаем

$$\begin{aligned} F(D_1) &= \frac{1}{\prod_m \sqrt{2\pi (D_1 + v_m)}} \int_{-\infty}^{+\infty} e^{-\frac{1}{2} \sum_m \frac{(x_{0,1} - x_{1,m})^2}{D_1 + v_m}} dx_{0,1} = \\ &= \frac{\sqrt{2\pi}}{\sqrt{\sum_m \frac{1}{D_1 + v_m}}} \prod_m \frac{1}{\sqrt{2\pi (D_1 + v_m)}} \times \\ &\quad - \frac{\sum_m \frac{1}{D_1 + v_m} \sum_m \frac{z_m^2}{D_1 + v_m} - \left(\sum_m \frac{z_m}{D_1 + v_m} \right)^2}{2 \sum_m \frac{1}{D_1 + v_m}} \\ &\quad \times e \end{aligned} \quad (8)$$

Отметим, что аналогичные формулы можно получить и для $\frac{\partial F}{\partial D_i}$, $\frac{\partial^2 F}{\partial D_i \partial D_j}$, что полезно при численном нахождении

максимума функции $F(D_1, \dots, D_n)$. Действительно, дифференцируя (6), получаем

$$\begin{aligned} \frac{\partial F(D_1, \dots, D_n)}{\partial D_i} = & \frac{\partial}{\partial D_i} \left(\frac{e^{-U/2}}{\sqrt{1 + \sum_m \frac{D_k}{D_{k+1} + v_m}}} \right) F_1(D_1, \dots, D_n) + \\ & + \frac{e^{-U/2}}{\sqrt{1 + \sum_m \frac{D_k}{D_{k+1} + v_m}}} \frac{\partial F_1(D_1, \dots, D_n)}{\partial D_i}. \end{aligned} \quad (9)$$

Некоторая дополнительная трудность состоит в том, что при вычислении $F_1(D_1, \dots, D_n)$ используются измененные (по сравнению с $F(D_1, \dots, D_n)$) значения v_m (7), зависящие от D_i . Поэтому последний член в (9) следует переписать в виде

$$\frac{\partial}{\partial D_i} F_1(D_1, \dots, D_n, \{v_m'\}) + \sum_m \frac{\partial F_1}{\partial v_m'} \frac{\partial v_m'}{\partial D_i}.$$

Выражение (9) позволяет вычислить $\frac{\partial}{\partial D_i} F(D_1, \dots, D_n)$ при помощи такой же процедуры исключения вершин, что и $F(D_1, \dots, D_n)$. Аналогичные выражения можно написать и для $\frac{\partial^2}{\partial D_i \partial D_j} F(D_1, \dots, D_n)$.

НАХОЖДЕНИЕ ОЦЕНОК ЗНАЧЕНИЙ $x_{i,j}$ И ИХ ДИСПЕРСИИ

После того как дисперсии D_i вычислены, мы можем приступить к вычислению наилучших оценок значений $x_{i,j}$ в невисячих вершинах (i, j) .

Прежде всего необходимо отметить, что вычисление оценок значений $x_{i,j}$ не зависит от способа вычисления дисперсий D_i , а только от самих значений D_i . Поэтому после вычисления значений D_i на основе описанного выше алгоритма (или любого иного) возможна коррекция полученных значений, например на основе экспертиных оценок.

Фиксируем теперь некоторую невисячую вершину (i, j) и будем искать оценку значения $x_{i,j}$ в классе линейных интерполяционных оценок $\sum c_{k,l} x_{k,l}$, где сумма берется по всем известным значениям $x_{k,l}$ для висячих вершин (k, l) . Мы можем опять написать функцию максимального правдоподобия для процесса получения известных значений в висячих вершинах исходя из значения $x_{i,j}$ в вершине (i, j) , причем дисперсия случайной величины, добавляемой при переходе от (i, j) к (k, l) равна сумме уже известных дисперсий D_1, \dots, D_n по единственному пути от (i, j) к (k, l) .

Для большей наглядности мы можем рассмотреть теперь новое, модифицированное дерево. Все вершины и ветви этого нового де-

рева те же, что и у старого, но корнем является теперь вершина (i, j) (рис. 5). Путь от вершины этого нового дерева к его некоторой висячей вершине совпадает с путем от вершины к этой же висячей вершине в старом дереве.

Функция максимального правдоподобия будет пропорциональна (по модулю постоянного сомножителя, не зависящего от $x_{i, j}$; напомним, что D_1, \dots, D_n заданы)

$$F(x_{i, j}) \sim e^{-\frac{1}{2} \sum_{k, l} \frac{(x_{i, j} - x_{k, l})^2}{D_{k, l}^{l, i}}}.$$

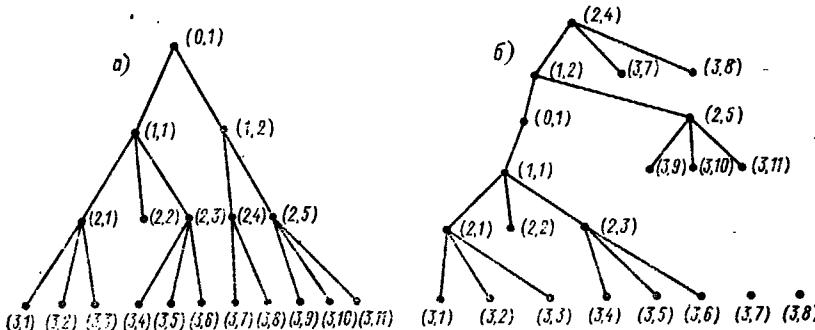


Рис. 5. Модификация дерева; изменение корня.
а — исходное дерево, б — вершина (2,4) в качестве корневой.

Здесь сумма берется по всем висячим вершинам (k, l) , а $D_{k, l}^{l, i} = d_{k, l} + \sum D_r$, где $\sum D_r$ — сумма дисперсий переходов по пути, соединяющем вершины (i, j) и (k, l) .

Максимизация $F(x_{i, j})$ в этом случае не вызывает затруднений:

$$x_{i, j}^{\max} = \sum_{k, l} \frac{x_{k, l}}{D_{k, l}^{l, i}} / \sum_{k, l} \frac{1}{D_{k, l}^{l, i}}.$$

Дисперсия этой оценки равна

$$d_{i, j} = 1 / \left| \sum_{k, l} \frac{1}{D_{k, l}^{l, i}} \right|.$$

НАХОЖДЕНИЕ НАЧАЛЬНЫХ ЗНАЧЕНИЙ D_1^0, \dots, D_n^0

При реализации численного нахождения точки максимума функции максимального правдоподобия $F(D_1, \dots, D_n)$ существенное значение имеет выбор начального приближения D_1^0, \dots, D_n^0 [4].

В нашем случае существует достаточно хорошее начальное приближение. Для того чтобы его получить, напишем функцию максимального правдоподобия — плотность вероятности того, что известные значения $x_{n, l}$ в висячих вершинах уровня n образовались

из величины $x_{n-1, l'}$ в ходе розыгрыша нормально распределенной величины ξ_n с математическим ожиданием 0 и дисперсией D_n :

$$F(D_n, \{x_{n-1, l'}\}) = \prod_l \frac{1}{\sqrt{2\pi} (D_n + d_{n, l})} e^{-\frac{1}{2} \sum_l \frac{(x_{n-1, l'} - x_{n, l})^2}{D_n + d_{n, l}}}. \quad (10)$$

Максимизация выражения (10) при любом фиксированном D_n не вызывает затруднений:

$$x_{n-1, l'} = \sum_l \frac{x_{n, l}}{D_n + d_{n, l}} / \sum_l \frac{1}{D_n + d_{n, l}}.$$

Здесь сумма берется по таким значениям l , что вершина (n, l) подчинена вершине $(n-1, l')$.

Так же легко вычисляется дисперсия оценки $x_{n-1, l'}$:

$$d_{n-1, l'} = 1 / \sum_l \frac{1}{D_n + d_{n, l}}.$$

Подставляя найденные выражения для $x_{n-1, l'}$ в (10), мы получаем функцию одной переменной D_n , максимизация которой проводится также численными методами, но значительно проще (и быстрее), чем максимизация функции нескольких переменных (2).

После этого мы оказываемся в аналогичной ситуации, но уже на уровне $(n-1)$ нашего дерева, и тем же образом можем вычислять D_{n-1} и т. д.

В результате этой процедуры мы получаем начальные значения D_1^0, \dots, D_n^0 для дисперсий.

Исходя из физического смысла конструкции можно сделать вывод о том, что эти дисперсии являются достаточно хорошими приближениями и могут сами участвовать в вычислении оценок для $x_{i, j}$, как описано ранее.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Возрастающие объемы экологической информации как об измеренных в полевых условиях параметрах природных объектов, так и о результатах лабораторного исследования различных биологических организмов требуют развития адекватных методов обработки этой информации.

В простейших случаях типовая процедура обработки информации сводится к получению обобщенных оценок, осредненных характеристик. Те объемы систематизированной информации, с которыми имеет дело современная экология, достаточно велики для того, чтобы проводить обобщение, но недостаточно велики для того, чтобы это обобщение (чаще всего сводящееся к процедуре усреднения) можно было бы проводить как угодно.

Поэтому именно на современном этапе развития науки об окружающей среде (в том числе ее экологических разделов) явля-

ется актуальной задача построения наилучших обобщенных оценок на базе заданного массива данных.

В этой работе последняя задача рассмотрена для специально организованных массивов данных — иерархических массивов. Проведен теоретический анализ процедур определения вклада каждого уровня иерархии в общее варьирование изучаемого показателя. Построены эффективные обобщенные оценки для иерархических классов и определены их точность. Проведенные в данной работе исследования позволяют начать построения необходимых программных средств для практического получения оценок.

Первоначальная идея реализованного в этой статье подхода принадлежит Ф. Н. Семевскому, руководство этой работой осуществлял С. М. Семенов. Автор им благодарен за плодотворные обсуждения и доброжелательную критику.

Автор также благодарен Г. Э. Инсарову, который прочел первый вариант этой работы и сделал ряд ценных замечаний.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Евстигнеев В. А. Применение теории графов в программировании.— М.: Наука, 1985. 352 с.
2. Крамер Г. Математические методы статистики.— М.: Мир, 1975. 647 с.
3. Оре О. Теория графов.— М.: Наука, 1980. 336 с.
4. Форсайт Дж., Малькольм М., Моулер К. Машины методы математических вычислений.— М.: Мир, 1980. 279 с.

ANALYSIS AND GENERALIZATION OF ECOLOGICAL DATA CONTAINED IN HIERARCHICAL DATA SETS

A. A. Roitman

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

The problem of obtaining summarized averaged estimates of irregular data is examined for specially established hierarchical data sets. The obtained results have been verified in terms of their accuracy. The work done enables to initiate software development for operational application.

МОДЕЛЬ ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЙ ДИНАМИКИ ЛЕСОВ ПРИ ВОЗДЕЙСТВИИ ПОЖАРОВ

M. T. Тер-Микаэлян

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

B. B. Фуряев

Институт леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР

Нашей целью является построение пространственной модели долговременной динамики лесов с учетом периодического воздействия пожаров. Пространственной мы называем модель, описывающую динамику лесов на большой территории, не обязательно однородной в смысле экологических условий, с учетом взаимодействия составляющих территорию ландшафтных единиц. Под долговременной мы понимаем динамику на времснах порядка 10^1 — 10^2 лет, а не изменения состояния растительности в результате воздействия пожаров в течение одного пожароопасного сезона.

Лесные пожары являются главным фактором, влияющим на формирование и динамику бореальных лесов [14, 21]. Современные бореальные леса представляют собой мозаику «пятен» после-пожарного происхождения, основные характеристики которой (возрастная структура, средний размер одного «пятна» и т. д.) во многом определяются пирологическим режимом, т. е. повторяемостью пожаров, размером отдельного пожара, его интенсивностью и т. д. Описание динамики лесов большого региона и в особенности прогноз ее с учетом возможных сдвигов климатических параметров требуют корректного учета пирологических режимов природных комплексов этого региона. Между тем, случайный характер возникновения и распространения пожаров и длительные времена протекания лесовозобновительного процесса на проходимых пожарам терриориях весьма затрудняют применение традиционных для лесоведения «описательных» методов исследования и приводят к отсутствию единого мнения по таким ключевым вопросам, как, например, устойчивость во времени возрастной структуры большой лесной территории, вид зависимости вероятности возникновения пожаров от возраста стадий и т. д. Единственно возможным путем получения ответа на эти вопросы нам представляется построение моделей, описывающих на основании имеющихся данных механизм влияния пожаров на формирование лесов.

Несмотря на обилие литературы, посвященной различным проблемам моделирования лесных пожаров, мы, приступив к построению модели, пригодной для прогноза состояния больших лесных

территорий, столкнулись с практически полным отсутствием пространственных моделей долговременной динамики лесов с учетом воздействия пожаров. Составление приводимого ниже обзора предполагало две цели: 1) оценить общее состояние дел в области моделирования лесных пожаров и 2) проанализировать существующие модели с точки зрения стоящей перед авторами задачи.

А. В соответствии с указанными в начале работы характеристиками модели, описывающие распространение лесных пожаров и обусловленную ими динамику лесов, можно разделить на 4 класса: 1) локальные, краткосрочные; 2) пространственные, краткосрочные; 3) локальные долговременные; 4) пространственные долговременные. Дальнейшее обсуждение моделей будем вести, придерживаясь этой классификации.

1. Локальные, краткосрочные модели. Этот класс, представляющий для нас наименьший интерес, является наиболее представленным в лесопирологической литературе. Перечислим основные известные нам направления моделирования. Это — работы по определению индекса пожароопасности леса [8, 18, 19], модели взаимодействия горючих материалов [10, 13], модели скорости распространения и интенсивности горения фронтальной кромки лесного пожара [2, 6], аэротермохимические модели лесных пожаров [5, 7]. Основные черты моделей этого класса таковы:

- малые характерные времена (месяцы, дни) и точечный характер протекания описываемых процессов;
- отсутствие связи между возникновением и распространением лесного пожара и возрастом леса (временем, прошедшим с момента последнего разрушительного пожара);
- присущее многим моделям дробное описание «элементов» леса (учет недревесных ярусов растительности, характера древесного опада, детальное описание деревьев вплоть до отдельных хвощиков и т. д.).

Перечисленные черты не позволяют рассчитывать на использование этих моделей при решении нашей задачи, поэтому мы не будем заниматься более подробным их обсуждением. Собранная по этому классу библиография не претендует на полноту; в нее включены типичные, на наш взгляд, представители названных направлений. Хороший обзор моделей этого класса содержится в монографии Г. А. Доррера [9].

2. Пространственные, краткосрочные модели. Модели этого класса описывают процесс распространения отдельного лесного пожара. Во всех моделях лес рассматривается как однородный плоский проводник огня. Скорость (или вероятность) распространения пожара считается зависящей от направления движения (тем самым учитывается влияние ветра). Используются два способа описания собственно процесса распространения.

В работах В. В. Баженова (в качестве примера сошлемся на исследование из известных нам работ [1]) для точки, являющейся в данный момент источником огня, задается окрестность точек,

загорающихся в следующий момент времени («окрестность сгорания»). Само «горящее» пятно является объединением всех горевших в предыдущие моменты времени точек с их окрестностями сгорания. Таким образом, определяется незатухающий процесс распространения пожара, для которого аналитически исследуется задача локализации, т. е. окружения горящего пятна заградительной полосой.

Другой способ описания процесса распространения используется в работах [3, 4, 9, 28], в которых рассматривается случайный процесс распространения огня в узлах правильной решетки. Для горящего узла задается вектор вероятностей передачи огня в соседние узлы; величины вероятностей передачи не зависят от номера горящего узла, т. е. решетка также однородна. Этот процесс распространения является затухающим; частным случаем (при вероятностях передачи пожара, равных единице) является дискретный аналог процесса Баженова. Определенный таким образом процесс распространения пожара моделируется на ЭВМ, и для него решается ряд задач (например, определение среднего размера сгоревшей территории). Совпадение результатов расчетов с данными полевых наблюдений достаточно хорошее. Сам подход представляется нам заслуживающим внимания и может быть использован в имитационных моделях долговременной динамики для моделирования сгорающей за один пожароносный сезон территории.

3. Локальные, долговременные модели. Этот класс состоит из двух групп — статистических моделей и марковских моделей (будем называть так модели, описывающие последовательности смен возрастных стадий леса в ходе сукцессии). Остановимся вначале на первой группе.

В статистических работах исследуется возможность описания вероятностными распределениями либо возрастных распределений леса на большой территории, либо интервала времени между последовательными пожарами на одном небольшом участке леса. Поясним, что понимается под возрастным распределением; пусть $s(1)$ — доля территории, занятая лесом возраста 1 год, $s(2)$ — лесом возраста 2 года, $s(3)$ — лесом возраста 3 года и т. д. $\sum s(\tau) = 1$ (возрастом леса называется время, прошедшее с момента последнего разрушительного пожара). Получающееся возрастное распределение $s(\tau)$ аппроксимируется либо отрицательным экспоненциальным [23, 31, 33], либо распределением Вейбулла [23]. Эти же вероятностные распределения используются и для описания длительности интервала между последовательными пожарами [22]. Остановимся на основных чертах названных работ.

Эвристический способ выбора используемого вероятностного распределения. В работах, использующих Вейбулловское распределение, вообще отсутствует какое-либо обоснование выбора именно этого распределения. В работах, использующих отрицательное экспоненциальное распределение, делается попытка обо-

сновать его выбор; наиболее последовательно она предпринимается в [33]. Однако авторы этих работ существенно опираются на предположение о стационарности возрастных распределений, т. е. о том, что они не изменяются в течение длительных промежутков времени. Это предположение, с нашей точки зрения, отнюдь не является бесспорным. Во-первых, ему противоречит значительная часть натурных распределений, имеющих явный пик, приходящийся на интервал возраста 40—100 лет; в то же время стационарному состоянию должно соответствовать монотонное падение с возрастом леса доли занятой им территории. Стандартным объяснением существования этого пика является ссылка на усиление противопожарной охраны лесов, повлекшее за собой резкое снижение числа пожаров. Нам, конечно, трудно судить о том, насколько эффективно работали противопожарные организации Австралии 80 лет назад (все приводимые в [31] распределения немонотонны и имеют пик, приходящийся на интервал возрастов 80—100 лет), однако в убедительность таких объяснений для Западной Сибири, где возрастные распределения также немонотонны верится с трудом. Во-вторых, стационарности противоречит периодическое возникновение крупных пожаров, охватывающих большую территорию (см., например, [20, 32]); ниже мы подробно обсудим это явление. Заметим, что вопрос о стационарности возрастных распределений хорошо иллюстрирует один из основных недостатков статистического подхода — даже в случае хорошего совпадения с результатами полевых наблюдений он нисколько не приближает нас к пониманию описываемых явлений.

Большой разброс значений параметров. Например, в [22] в результате подгонки параметров распределения Вейбулла к возрастным распределениям, снятым с четырех пробных площадей одного и того же региона, значения одного из параметров отличаются для двух (из четырех описываемых) площадей в 3 (!) раза (заметим, что это ключевой параметр, отвечающий за качественный вид возрастного распределения).

В целом статистический подход для решения нашей задачи непригоден; единственным возможным способом использования накопленного опыта статистического моделирования было бы построение двумерных статистических моделей, т. е. подгонка параметров двумерных вероятностных распределений случайных величин — площади сгоревшей территории и интервала времени между последовательными пожарами. Однако при имеющихся натурных данных корректное построение таких моделей вряд ли возможно.

Модели второй группы основаны на марковском подходе к описанию динамики лесов. Суть его заключается в следующем: для моделируемого участка лесной территории (достаточно небольшого, чтобы его можно было считать экологически однородным) выделяются одна или несколько сукцессионных линий, по которым может протекать развитие растительности данного участка; выделенные линии разбиваются на возрастные стадии (стадии сукцессии); совокупность всех возрастных стадий определяет,

таким образом, набор состояний соообществ на данном участке; задаются постоянные (не зависящие от времени) вероятности перехода леса из одного состояния в другое за один шаг по времени; пожарам в зависимости от их интенсивности соответствует переход в более ранние возрастные стадии (с меньшим возрастом), в частности, разрушительным пожарам — переход в нулевое состояние — гарь, возраст которой равен нулю.

Описанный механизм реализуется двумя способами. Первый из них — построение динамических моделей, представляющих собой систему дифференциальных уравнений, переменными которой являются вероятности пребывания моделируемого участка в одном из возможных состояний. Второй способ — построение имитационных моделей: территория моделируется на ЭВМ в виде большого числа однородных одновозрастных участков леса, динамика которых моделируется случайным образом в соответствии с заданными вероятностями переходов из стадии в стадию. Обсудим конкретных представителей марковской группы.

Изложенный выше способ моделирования сукцессионной динамики впервые предлагается в [29], правда, без учета пожаров; приводится пример построения марковской модели, которая используется для долгосрочного (~ 500 лет) прогноза изменения долей территории, занятых различными возрастными стадиями леса.

В отечественном моделировании марковский подход применяется в работах [12, 15—17]. В работах [15—17], так же как и в [29], моделируется чисто эндогенная динамика лесов; не должны вводить в заблуждение неоднократно употребляемые в этих работах слова «пространственная динамика»: в действительности пространственных эффектов динамики эти модели не описывают, да и описывать не могут, так как матрица интенсивностей переходов из стадии в стадию от состояния соседних участков не зависит, т. е. собственно пространственное влияние соседних участков леса друг на друга отсутствует. Единственной отечественной работой, в которой учитывается влияние на динамику леса пожаров, является [12]: в ней содержится наиболее полное на сегодняшний день математическое описание модели, формулируются требования к данным и методам их сбора и приводится иллюстративный пример модельной оценки изменения состояния леса при изменении вероятностей сгорания.

Из известных нам зарубежных работ этого направления влияние пожаров на динамику леса учитывается в [11, 25, 27]. Наиболее законченной является модель, приведенная в [11]. Описание ее лесной сукцессии (модель отлажена на полевых данных, собранных в Северных Скалистых горах, США) учитывает воздействие пожаров двух интенсивностей — малой (с высотой пламени менее 10 м) и большой. Работа примечательна тем, что в ней обсуждается необходимость учета взаимодействия соседних участков леса и впервые предлагается конкретный способ его моделирования, а именно введение в модель обмена семенами между

соседними участками. К сожалению, нам не встретились более поздние работы этого автора, хотя, как следует из его текста, стыковка описанной модели с моделью рассеяния семян уже находилась в стадии осуществления.

В качестве резюме выскажем следующие соображения. Используемый в работах этой группы способ описания динамики лесов представляется нам на данном этапе наиболее правильным; более подробное описание (например, введение в модель размерных характеристик участков леса — суммарной численности, суммарного запаса и т. д.) является преждевременным. Вместе с тем, еще раз подчеркнем: только учет взаимодействия соседних участков позволит правильно описать пространственные эффекты лесной динамики. При этом путь, указываемый в [11] (учет только переноса семян), является в некотором смысле противоречивым: при независимом для каждого участка леса моделировании пожара вероятность возникновения отдельного большого сгоревшего пятна (состоящего из многих смежных участков) мала, а это как раз та ситуация, когда учет расстояния, на которое переносятся семена, окажется малоэффективным — при малых размерах сгоревшего пятна, видимо, можно с достаточно хорошей точностью считать его полностью одновременно заселяемым.

В заключение упомянем две работы [24, 30], также учитывающие влияние пожаров. Обе относятся к серии работ, в которых моделируется “gap-dynamics” — динамика заселения небольшого (размером в проекцию кроны взрослого дерева) пятна (gap). Помимо того, что к ним относится все сказанное выше ввиду их локального характера, в них используется слишком детальное описание заселения моделируемого пятна деревьями и их дальнейшего роста и отмирания, что предъявляет высокие требования к объему информации, необходимой для расчетов по модели и, что более важно, привязки последней к объекту.

4. Пространственные долговременные модели. Единственная известная нам модель, которая может быть отнесена к этому классу, описана в [26]. В ней в простейшей форме реализовано предложение Кессела [11] об учете рассеяния семян, а именно: в вероятность перехода гари в следующую возрастную стадию включена в качестве сомножителя доля моделируемой территории, покрытая лесами, достигшими репродуктивного возраста. Недостаточность такого подхода для описания пространственной динамики обсуждалась нами в предыдущем разделе; модификация модели позволила ее автору немного уточнить расчеты, выполненные С. Кесселем.

Б. Переходим к формулировке модели, изложив предварительно наши представления об объекте.

Описание динамики лесов мы предполагаем проводить на ландшафтной основе. Выбор ландшафтного подхода обусловлен, с одной стороны, имеющимися картами послепожарной динамики лесов, выполненными на ландшафтной основе, а с другой —

накопленными знаниями о соответствии каждому природному территориальному комплексу сукцессионных рядов, позволяющем с достаточной определенностью прогнозировать послепожарную динамику растительности отдельного природного территориального комплекса.

Исходным картографическим материалом для нас являются ландшафтные карты моделируемого ключевого участка, выполненные на уровне уроцищ [14]. Будем считать, что каждому виду уроцищ соответствует одна сукцессионная линия, выделенная по фоновой фации; кроме того, пренебрегая возможной разнонаправленностью восстановительной динамики в пределах одного уроцища, мы будем исходить из того, что лесообразовательный процесс протекает только через короткопроизводную смесь пород и что переход от одной сукцессионной стадии в другую (при отсутствии пожаров) осуществляется в строгом соответствии со средними данными о длительности стадий. Таким образом, вся территория представляет собой «мозаику» уроцищ, каждому из которых соответствует свой сукцессионный ряд и номер сукцессионной стадии (последний может быть заменен возрастом леса, т. е. времнем, прошедшим с момента последнего разрушительного пожара).

Изложим наши представления об идеализированном механизме воздействия пожаров на «мозаику» уроцищ. При этом будем рассматривать пожары, «отбрасывающие» лесообразовательный процесс в пульевое состояние (гарь), пренебрегая воздействием слабых пожаров, не приводящих к полной гибели существующего древостоя, а лишь изменяющих характер нижних ярусов насаждений.

Допустим, что на территории некоторого уроцища появляется источник огня. При достаточном уровне пожарной зрелости насаждения возникает пожар, который приводит к полному уничтожению древостоя на территории данного уроцища. В случае недостаточной пожарной зрелости растительности соседних уроцищ пожар «останавливается» на границах уроцища; в противном случае пожар переходит на территорию соседнего уроцища, которое также выгорает целиком и т. д. В подобной идеализации для нас существенным является тот факт, что контуры образующейся гары совпадают с географическими границами одного или нескольких соседних уроцищ — этим снимается проблема «переплощадирования» мозаики уроцищ в ходе динамики. Отметим, что уроцище является, видимо, максимальной (в смысле размера) ландшафтной единицей, которую, не вступая в грубое противоречие с реальностью, можно считать однородной с точек зрения процессов: 1) лесовозобновления (т. е. полагать, что она вся занята одной стадией одной сукцессионной линии) и 2) горания (в случае возникновения пожаров она выгорает целиком).

В механизме распространения пожаров требует расшифровки понятие пожарной зрелости насаждений. Так как мы предполагаем описывать долговременную динамику, то минимальным приемлемым для нас шагом по времени является 1 год. В этих условиях естественными характеристиками пожарной зрелости

растительности отдельного урочища являются параметры типа «вероятность возникновения пожара» и «вероятность передачи пожара на территорию данного урочища с территории соседнего», усредненные для всего пожароопасного сезона. Указанные вероятности мы полагаем зависящими только от типа урочища и номера сукцессионной стадии, а не от расположения урочища внутри моделируемой территории.

Возможны два подхода к моделированию изложенного воздействия пожаров на лесообразовательный процесс: построение имитационных и динамических (или дифференциальных) моделей (последние должны быть существенно нелинейными, в отличие от локальных долговременных моделей, описанных в п. 3). Мы остановимся на имитационном подходе ввиду его большей наглядности и простоты учета пространственного взаимодействия урочищ, т. е. «обмена» в ходе динамики семенами и пожарами. Перейдем к формулировке собственно модели.

Рассмотрим правильную квадратную решетку размером $l \times m$, которая будет играть роль «образа» моделируемой территории. С целью избежания граничных эффектов будем полагать решетку замкнутой наподобие тора, т. е. вершины $(1, i)$ и $(j, 1)$ будем считать соседними для вершин (l, i) и (j, m) соответственно. Предположим, что каждая вершина решетки представляет собой одно урочище (тем самым делается предположение о равенстве размеров всех урочищ¹). Для простоты предположим, что на всей территории лесообразовательный процесс идет по одному ряду, максимальная продолжительность которого равна N (предположение о единственности сукцессионной линии сделано исключительно в целях простоты изложения). Таким образом, состояние каждой вершины (урочища) в момент времени t характеризуется только одной величиной — возрастом τ (временем, прошедшим с момента последнего разрушительного пожара). Пусть τ_r — репродуктивный возраст (возраст начала плодоношения), $0 < \tau_r \leq N$, а d_r — среднее расстояние переноса семян; последнее означает, что если вершина (i, j) находится в состоянии $\tau \geq \tau_r$, то семена, «производимые» этой вершиной, могут достигать всех вершин (i_1, j_1) , для которых

$$|i - i_1| + |j - j_1| \leq d_r. \quad (1)$$

Пусть далее q — вероятность появления источника огня (например, удара молнии) на территории одного урочища в течение

¹ Это предположение в принципе не является обязательным. Так как рассматриваемая решетка фактически является результатом наложения квадратной сетки на ландшафтную карту моделируемой территории, то можно допустить попадание нескольких вершин на территорию одного урочища. Однако в силу предположения об однородности урочища это означает, что при моделировании динамики эти вершины будут выступать как одна «макропершина», т. е. будут сгорать и заселяться одновременно. Такое рассмотрение ведет к технически более громоздкой реализации модели на ЭВМ и на этом этапе неоправданно, так как целью данной работы является проверка работоспособности модели, а не привязка ее к конкретной ландшафтной карте.

одного года, p_t , $t = 1, \dots, N$ — вероятность сгорания уроцища в состоянии t при наличии источника огня. Динамика решетки за 1 год (временной шаг модели) описывается следующим образом.

Пусть вершина (i, j) в момент t находится в состоянии τ . В течение $t+1$ -го года на территории вершины может появиться источник огня; последний либо возникает на территории самой вершины (с вероятностью q), либо передается с одной из уже «горящих» соседних вершин $(i-1, j)$, $(i+1, j)$, $(i, j-1)$, $(i, j+1)$. При возникновении источника огня вершина (i, j) сгорает с вероятностью p_τ и переходит в состояние 0 (гарь); при этом она сама становится источником огня для «еще не сгоревших» соседних вершин. «Сгоревшая» вершина при наличие источника семян (вершин в репродуктивном возрасте на расстоянии не большем чем d_r заселяется и к моменту $t+1$ переходит в состояние 1; в противном случае вершина остается в состоянии 0. В случае отсутствия пожара возраст вершины увеличивается на 1, т. е. к моменту $t+1$ она переходит в состояние $\tau+1$. Для замыкания динамики предполагается, что если вершина в момент t находилась в состоянии N и не сгорела, то она «саморазрушается» и к моменту $t+1$ переходит в состояние 1.

Таким образом, пространственное взаимодействие в ходе динамики в соответствии с моделью осуществляется посредством учета вероятностей возникновения пожара в каждом уроцище, перехода пожара из одного уроцища в соседнее и переноса семян из насаждений (стадий) репродуктивного возраста на выгоревшую площадь.

В. Для применения модели к описанию динамики конкретной территории необходимо задаться значениями вероятностей q и p_τ , $\tau = 1, \dots, N$ (в случае нескольких сукцессионных рядов соответствующий вектор вероятностей сгорания при наличии источника возникновения пожаров должен быть задан для каждого ряда). В пирологической литературе для большинства случаев отсутствуют количественные оценки вектора p_τ и нет единого мнения по поводу качественного вида зависимости вероятности сгорания p_τ от возраста τ . Например, в [21] содержится дискуссия по поводу того, возрастает ли величина p_τ с увеличением τ или ее следует считать независимой от τ ; в [34] высказывается предположение о том, что величина p_τ вначале растет с ростом τ , затем убывает и вновь начинает возрастать, т. е. зависимость p_τ от возраста τ носит бимодальный характер. Подобные рассмотрения носят качественный характер и чаще всего не подкрепляются какими-либо результатами полевых измерений. В сложившейся ситуации единственным корректным способом оценки p_τ мы считаем расчет его значений применительно к реально наблюдаемым эффектам после-пожарной динамики лесов на конкретной территории.

При подгонке параметров модели мы вынуждены отказаться и от идеи сравнения предельных (стационарных) возрастных рас-

пределений, получаемых в модели, с имеющимися натурными распределениями. Обсудим подробнее причины этого отказа.

Как уже отмечалось в п. 3, большинство натурных возрастных распределений, снятых на больших территориях, имеют ярко выраженный немонотонный характер. Возможны две совершенно различные интерпретации этой немонотонности. Согласно первой из них, немонотонность вызвана резким усиливением противопожарной охраны лесов в начале текущего столетия; современные возрастные распределения рассматриваются как некое промежуточное состояние между двумя стационарными возрастными распределениями, первое из которых соответствует периоду до начала борьбы с пожарами, а второе — периоду активной борьбы с пожарами. Фактически в основе такой интерпретации лежит гипотеза о том, что при любом постоянном режиме борьбы с пожарами (в том числе «нулевом») возрастные распределения леса на большой территории стабильны, т. е. не изменяются в течение длительных промежутков времени. Согласно второй интерпретации, немонотонность возрастных распределений связана с периодическим возникновением пожаров большой интенсивности, при которых выгорают обширные территории, занятые лесом; последующее заселение этих территорий вызывает наличие пиков возрастных распределений. Заметим, что если первая интерпретация допускает возможность сравнения модельных и натурных возрастных распределений, то во втором случае такое сравнение бессмысленно, так как непонятно, что с чем следует сравнивать.

Для проверки работоспособности модели (и, в частности, подгонки r_t) нами использован упомянутый эффект периодического возникновения крупных пожаров. Выбор его был обусловлен, во-первых, тем, что это единственный пространственный эффект долговременной динамики лесов, для которого существуют натурные данные, а во-вторых, тем, что вопрос об устойчивости этого эффекта является центральным для понимания настоящей и предсказания будущей пространственной динамики лесов.

Подробное описание обсуждаемого эффекта содержится в [20, 32]. В [20] приводится восстановленная «история» пожаров за период 1610—1972 гг. для лесной территории площадью 180 000 га, расположенной на севере штата Миннесота, США; в [32] аналогичные данные для периода 1665—1975 гг. приведены для Джасперского национального парка (штат Альберта, Канада); при этом площадь обследованной территории была равна 43 200 га. Ценность этих работ состоит в том, что в них дана хронологическая последовательность восстановленных карт пожаров исследуемых территорий с указанием географических границ гарей; фактически мы для каждой точки территории имеем информацию не только о последнем, но и о предыдущих основных пожарах, имевших место в этой точке за исследуемый промежуток времени. В сводных таблицах, приведенных в [20, 32], для каждого года дается общая площадь сгоревших за этот год лесов, т. е. без разделения на площади отдельных гарей. Соответствующая динамика

доля сгоревших за год лесов приведена на рис. 1. Период начиная с 1900 г. специально опущен, так как, по утверждению обоих авторов, в начале столетия указанная динамика претерпела существенные изменения в связи с появлением противопожарной охраны лесов.

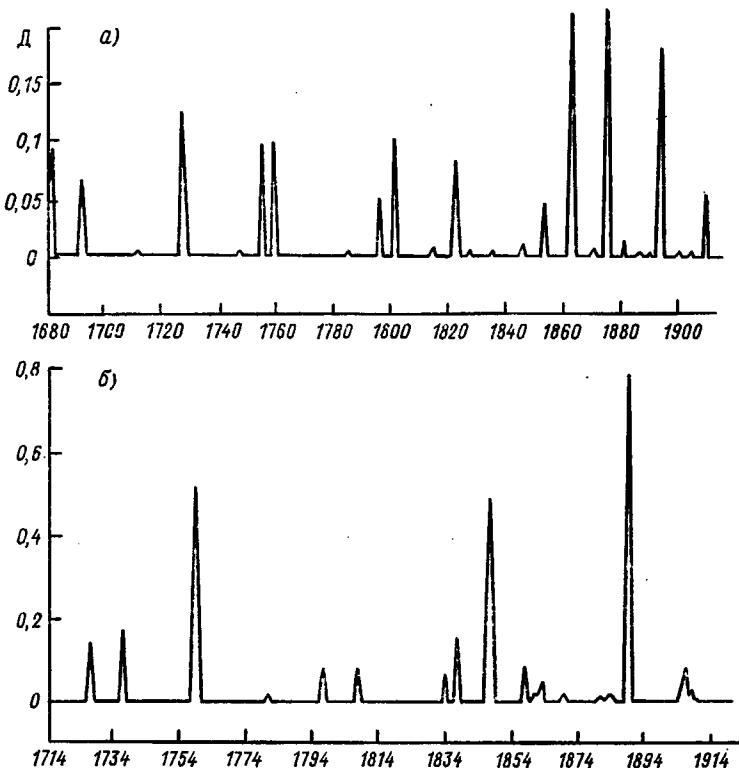


Рис. 1. Динамика (D) сгоревшей за год территории, построенная по данным работы [20] (а) и работы [32] (б).

Как видно из рис. 1, годы, отмеченные малой пожарной активностью, т. с. с малой долей сгоревших за год лесов, перемежаются годами, для которых эта доля высока. Очевидно, что здесь имеет место эффект «пульсирования» доли площадей лесов, проходимых за год пожарами. Наличие таких вспышек пожарной активности авторы работ [20, 32] склонны объяснять флуктуациями климатических параметров, влияющих на возникновение и распространение лесных пожаров. Нам представляется, что не менее существенной причиной и даже необходимым условием проявления вспышек крупных и катастрофических пожаров является концентрация на больших территориях мощных запасов горючих материалов. Эффект синхронизации за длительные времена увеличения на большой территории возраста насаждений и запасов горючих материа-

лов при очередном чрезвычайно пожароопасном сезоне обусловливал вспышку крупных пожаров. Следствием этого являлась смена возрастных поколений одновременно на больших площадях, выражающаяся в пикообразном распределении долей лесов разного послепожарного возраста.

Предпринимая попытку описания с помощью модели эффекта «пульсирования» доли сгоревших за год лесов, мы не могли рассчитывать на прямое сравнение модельных кривых динамики этой

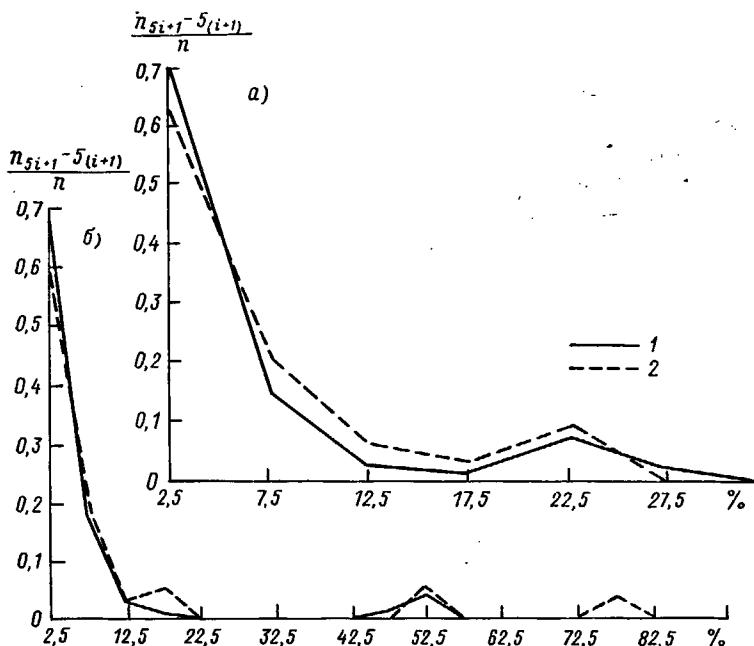


Рис. 2. Модельные и натурные распределения лет по долям сгоревшей территории (способ построения описан в тексте).

1 — модельные распределения, 2 — натурные распределения по данным работы [20] (а) и работы [32] (б).

доли с натурными данными. Вместо этого мы оперировали распределениями лет по долям сгоревших лесов, которые строились следующим образом. Пусть за период наблюдений в T лет зарегистрировано n лет, в течение которых действовали пожары. Пусть $n_1 \dots 5$ — число лет, за которые доля выгоревшей территории составляла 1—5 % от общей, $n_6 \dots 10$ — число лет, за которые доля выгоревшей территории составляла 6—10 % общей и т. д., $\sum n_{5i+1} \dots 5_{(i+1)} = n$. Величины $n_1 \dots 5/n$, $n_6 \dots 10/n$ и т. д. дают нам искомое распределение числа лет с пожарами по долям сгоревших за эти годы лесов, построенное с шагом 5 %. На рис. 2 приведены соответствующие распределения, построенные по данным работ [20 и 32]. Качество подгонки параметров оценивалось по

результатам сравнения этих распределений с аналогичными, построенными с помощью модели.

Заметим, что качественный вид этих распределений является еще одним подтверждением недостаточности чисто климатической интерпретации обсуждаемого эффекта. Как видно из рис. 2, натурные распределения имеют несколько пиков (2 для данных работы [20] и 4 — для [32]). Если бы вспышки крупных пожаров вызывались только колебаниями климатических параметров, то это означало бы, что распределения среднегодовых значений этих параметров, построенные за длительный ($\sim 10^2$ лет) промежуток времени, также имели бы полимодальный вид, что, как известно, противоречит действительности. Для нас это означает, что при расчетах по модели в качестве первого приближения значения вероятностей горения p_t можно брать постоянными (соответствующими среднемноголетним значениям климатических параметров); если при этом не удается добиться хотя бы качественно правдоподобной динамики доли горевших лесов, то ввиду вышеизложенного нет оснований рассчитывать на ее появление и при введении климатических флуктуаций.

Численные эксперименты были организованы следующим образом. В качестве образа моделируемой территории была взята решетка размером 50×50 . Ввиду недостатка экологической информации об объекте вся решетка предполагалась принадлежащей к одному сукцессионному ряду, продолжительность которого была взята равной $N = 300$ лет. Начальное состояние решетки моделировалось таким образом, чтобы соответствующее возрастное распределение было равномерным, т. е. $s_\tau = 1/300$ для $\tau = 1, \dots, 300$ (напомним, что s_τ — доля вершин возраста τ). С целью сокращения числа неизвестных параметров весь сукцессионный ряд был разбит на 5 стадий продолжительностью 60 лет каждая; вероятность горения полагалась одинаковой в пределах каждой стадии. Таким образом, параметрами, требующими подгонки, были вероятность возникновения источника огня в одной вершине q и вектор вероятностей горения p_i , $i = 1, \dots, 5$ — номер стадии. Все эксперименты проводились для трех значений расстояния переноса семян $d_r = 1, 5, \infty$ (последний случай означает обязательное заселение любой вершины к следующему после пожара году).

С целью сравнения результатов прогнозов с данными [20, 32] вся моделируемая траектория разбивалась на отрезки по 300 лет и для каждого строилось распределение лет по долям горевших лесов так, как это было описано выше; получаемые модельные распределения сравнивались с натурными.

Результаты прогнозов модели таковы. Распределения лет по долям горевших за год лесов, качественно близкие к натурным, получены при следующих значениях параметров:

$$d_r = 5; q = 0,001; p_i = \{0,1; 0,15; 0,2; 0,6; 0,7\} \quad (2)$$

для распределения работы [20] и

$$d_r = 5; q = 0,001; p_i = \{0,1; 0,15; 0,2; 0,65; 0,75\} \quad (3)$$

для распределения работы [32]. На рис. 2 приведены соответствующие модельные распределения, полученные в модели через $t \sim 1800$ лет (шагов) для набора (2) и через $t \sim 1500$ лет для набора (3). Полученный режим отличается устойчивостью, т. е. качественный вид распределений сохраняется в течение длительного промежутка времени (на большом отрезке траектории).

Прогоны модели с монотонно убывающим p_i и $p_i = \text{const}$ для всех испробованных значений d_r приводят к распределениям лет по долям сгоревших лесов монотонно убывающего вида, т. е. качественно отличным от натурных. При расчетах с $d_r = \infty$ и p_i монотонно возрастающего вида удается получить только вырожденный случай, соответствующий периодическому режиму со сгоранием в годы пожаров 100 % лесов; этот режим является неустойчивым, т. е. при малом изменении p_t мы опять получаем монотонно убывающий вид распределений лет по долям сгоревшей территории. Последнее означает существенность принятого нами ограничения на перенос семян для получения качественно правильной динамики.

Г. Результаты расчетов подтверждают работоспособность модели, т. е. правильное описание ею пространственного аспекта долговременной динамики лесов при воздействии пожаров. Нам представляется, что ряд утверждений может быть высказан и относительно самого объекта моделирования.

1. Современное состояние бореальных лесов определяется устойчивым пирологическим режимом, при котором периоды малой пожарной активности (отрезки времени, в течение которых выгорает относительно малая часть лесной территории) перемежаются вспышками высокой пожарной активности, сопровождающимися значительными (по площади охвата) пожарами. Это состояние не является промежуточным между двумя стабильными с точки зрения возрастной структуры состояниями, как это утверждают сторонники теории изменения возрастных распределений под влиянием усилившейся охраны лесов от пожаров.

2. Вероятность сгорания монотонно растет с увеличением возраста леса. Полученные при расчетах значения нельзя рассматривать как количественные оценки этих вероятностей из-за принятых упрощающих предположений о единственности сукцессионной линии на моделируемой территории и об отсутствии воздействия на динамику колебаний климатических параметров, однако качественный вид зависимости вероятностей сгорания от возраста нам представляется бесспорным; разумеется, речь при этом идет о прозрастающих в моделируемом регионе хвойных породах.

СИСТОМЫ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Баженов В. В. Моделирование распространения лесных пожаров и их локализации.— В кн.: Моделирование процессов в природно-экономических системах. Новосибирск: Наука, 1982, с. 72—97.
2. Валенчик Э. Н., Исааков Р. В. Об интенсивности лесного пожара.— В кн.: Прогнозирование лесного пожара. Красноярск, 1978, с. 40—55.

3. Воробьев О. Ю., Валенчик Э. И. Вероятностное множественное моделирование распространения лесных пожаров. Новосибирск: Наука, 1978. 159 с.
4. Воробьев О. Ю., Доррер Г. А. Вероятностная модель распространения лесного пожара.—В кн.: Вопросы лесной пирологии. Красноярск, 1974, с. 118—134.
5. Гусев В. Г., Коленов Е. В. Оценка параметров конвективной колонки, возникающей при пятнистом загорании от верхового пожара.—В кн.: Лесные пожары и борьба с ними. Л., 1986, с. 54—66.
6. Гусев В. Г., Корчунова Н. Ю. О методе расчета скорости распространения лесного изнозового пожара.—В кн.: Лесные пожары и борьба с ними. Л., 1986, с. 31—50.
7. Гришин Л. М. Математическое моделирование лесных пожаров. Томск: ТГУ, 1981. 161 с.
8. Дорогов Б. И. Пространственная интерполяция показателей пожарной опасности в лесу по условиям погоды.—В кн.: Вопросы лесной пирологии. Красноярск, 1974, с. 211—225.
9. Доррер Г. А. Математические модели динамики лесных пожаров. М.: Лесная промышленность, 1979. 161 с.
10. Доррер Г. А. Модель суточной динамики влагосодержания проводников горения.—В кн.: Лесные пожары и их последствия. Красноярск, 1985, с. 110—124.
11. Кессел С. Р. Разработка обобщенных моделей вторичной сукцессии растений.—В кн.: Биосферные заповедники. Труды II Советско-американского симпозиума. Л.: Гидрометеоиздат, 1982, с. 183—213.
12. Корзухин М. Д., Седых В. И. О фоновом мониторинге лесов Западной Сибири.—В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1983, т. 6, с. 122—130.
13. Основные направления развития и совершенствования системы оценки и прогноза пожарной опасности/Г. Н. Коровин, В. Д. Покрывайло, З. М. Гришман и др.—В кн.: Лесные пожары и борьба с ними. Л., 1986, с. 18—31.
14. Фуряев В. В., Киреев Д. М. Изучение послепожарной динамики лесов на ландшафтной основе. Новосибирск: Наука, 1979. 159 с.
15. Черкашин А. К. Модель управления динамикой таежного ландшафта.—В кн.: Модели управления природными ресурсами. М.: Наука, 1981, с. 140—154.
16. Черкашин А. К. Прогноз пространственной и временной динамики лесов таежного ландшафта.—В кн.: Динамика эколого-экономических систем. Новосибирск: Наука, 1981, с. 107—111.
17. Черкашин А. К. Модель динамики лесонасаждений лесхоза и ее применения для решения прогнозных задач.—В кн.: Планирование и прогнозирование природно-экономических систем. Новосибирск: Наука, 1984, с. 68—81.
18. Fire danger rating and wildfire occurrence in the Northeastern United States/Haines D. A., Main W. A., Frost J. S., Simard A. J.—Forest Science, 1983, v. 29, N 4, p. 679—696.
19. Griffin G. F., Portlock H. F., Price N. F. Wildfires in the central Australian Rangelands.—J. Env. Man., 1983, v. 17, p. 311—323.
20. Heinselman M. L. Fire in the virgin forests of the boundary waters Canoe Area, Minnesota.—Quaternary Research, 1973, v. 3, p. 329—382.
21. Heinselman M. L. Fire and succession in the conifer forests of Northern North America.—In: Forest succession: concepts and application. N. Y.: Springer, 1981, p. 374—405.
22. Johnson E. A. Fire recurrence in the subarctic and its application for vegetation composition.—Canadian J. Botany, 1979, v. 57, p. 1374—1379.
23. Johnson E. A., Wagner C. E. Van. The theory and use of two fire history models.—Canadian J. Forest Research, 1985, v. 15, N 1, p. 214—220.
24. Kershner J. R., Axelrod M. C. A process model of fire ecology and succession in a mixed-conifer forest.—Ecology, 1984, v. 65, N 6, p. 1725—1742.
25. Landscape pattern and successional dynamics in the boreal forest/Hall F. G., Strelbel D. E., Goetz S. J., Woods K. D., Botkin D. B.—In: Proceed-

inds 1987 IEEE International Geoscience and Remote Sensing Symposium, University of Michigan, Ann Arbor, 1987, p. 473—482.

26. Marsden M. A. Modelling the effect of wildfire frequency of forest structure and succession in the Northern Rocky Mountains.—*J. Env. Man.*, 1983, v. 16, N 1, p. 45—62.

27. Martell D. L. The optimal rotation of a flammable forest stand.—*Canadian J. Forest Research*, 1980, v. 10, p. 30—34.

28. O'Regan W. G., Kouritz P., Nozaki S. Bias in the contagion analog to fire spread.—*Forest Science*, 1976, v. 22, N 1, p. 61—68.

29. Shugart H. H., Crow T. R., Hett J. M. Forest succession models: a rational and methodology for modelling forest succession over large regions.—*Forest Science*, 1973, v. 19, N 3, p. 203—212.

30. Shugart H. H., Noble I. R. A computer model of succession and fire response of the high altitude Eucalyptus forest of the Brindabella Range, Australian Capital Territory.—*Austral. J. Ecology*, 1981, v. 6, p. 149—164.

31. Suffling R. Stability and diversity in boreal and mixed temperate forest: a demographic approach.—*J. Env. Man.*, 1983, v. 17, p. 359—371.

32. Tande G. F. Fire history and vegetation pattern of coniferous forests in Jasper National Park, Alberta.—*Canadian J. Botany*, 1979, v. 57, p. 1912—1931.

33. Wagner C. E. Van. Age-class distribution and the forest fire cycle.—*Canadian J. Forest Research*, 1978, v. 8, p. 220—227.

34. Wagner C. E. Van. Fire behaviour in northern conifer forests and shrublands.—In: SCOPE 18. The role of fire in Northern Circumpolar ecosystems. John Wiley and Sons, NY, 1983, p. 65—80.

MODEL OF SPATIAL-TIME FOREST DYNAMICS UNDER FIRE IMPACT

M. T. Ter-Mikaelyan

*Natural Environment and Climate Monitoring Laboratory,
Wood and Timber Institute, Siberian Branch of the USSR Academy of Sciences*

V. V. Furyayev

Wood and Timber Institute, Siberian Branch of the USSR Academy of Sciences

The authors review forest fire models and state the general approach to simulating spatial-time forest dynamics taking into account fire impact basing on landscape studies. The formulated simple simulation model of a vast forest area takes into consideration the interference of neighbouring landscape units. The model is applied to describing field data on fire dynamics of forests in North America. Model estimates allow to infer that boreal forests are characteristic of a time-steady state with alternating periods of low fire activity (small portion of the burned forest area per year) and irregular fire outbursts when the burnt area is significant.

МОДЕЛИРОВАНИЕ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ С ПОМОЩЬЮ ИНТЕГРОДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫХ УРАВНЕНИЙ

A. B. Тузинкевич

Институт автоматики и процессов управления
ДВО АН СССР

ВВЕДЕНИЕ

В последнее время для решения задач популяционной генетики, морфогенеза, экологии, распространения эпидемий, химической кинетики и физики успешно применяется «интегральный подход» (ИП) [1, 2, 4—8]. В его рамках естественным путем описываются взаимодействия между различными частями распределенных в пространстве систем.

Опишем основные идеи ИП. Пусть изучаемая система распределена на множестве $M \subset \mathbb{R}^n$. Обозначим n -мерный вектор плотностей моделируемых параметров в момент времени t в точке $x \in M$ через $\bar{u}(t, x)$. В изменение фазовых переменных в точке x вносят вклад два процесса: 1) перенос вещества между точкой x и другими точками пространства; 2) процессы, происходящие в точке x . Они могут зависеть не только от $\bar{u}(t, x)$, но и от распределения фазовых переменных в некоторой окрестности x . ИП базируется на гипотезе о том, что все взаимодействия, моделируемые с помощью ИП, аддитивны по пространству. Точнее, рассмотрим одно из взаимодействий, происходящих в системе, и назовем его взаимодействием A . Пусть интенсивность взаимодействия A между произвольными точками $x, y \in M$ есть $f(x, y, \bar{u}(t, x), \bar{u}(t, y))$, тогда полная интенсивность взаимодействия A в точке x есть

$$\int_M f(x, y, \bar{u}(t, x), \bar{u}(t, y)) dy.$$

Большая часть построенных интегральных моделей с непрерывным временем является частным случаем модели

$$\dot{\bar{u}}(t, x) = \int_M f(t, x, y, \bar{u}(t, x), \bar{u}(t, y)) dy + \varphi(t, x, \bar{u}(t, x)), \quad (1)$$

где f описывает пространственные взаимодействия, а φ — локальные процессы. Обычно функция f берется в виде

$$f = \sum_{i=1}^m \alpha_i(x, y) g_i(\bar{u}(t, x), u(t, y)),$$

где ядра α_i отражают роль расположения точек x, y в M ($\alpha_i(x, y)$ и, как правило, быстро убывают с увеличением расстояния между x, y), g_i описывают парные взаимодействия между точками про-

странства. «Мгновенность» пространственных взаимодействий в (1) означает, что время распространения взаимодействий много меньше характерного времени модели. Заметим, что при необходимости величину запаздывания воздействия точки y на x в зависимости от расстояния между x, y можно учесть явно.

В настоящей работе ИП применяется для моделирования динамики плотности биомассы в сообществе растений. Обсуждается методика подбора коэффициентов по экспериментальным данным.

1. МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ РАСТИТЕЛЬНОГО СООБЩЕСТВА

Рассмотрим распределенное в пространстве (на некотором множестве M) сообщество растений. Для простоты будем считать его одновидовым. В основе модели лежит следующая гипотеза: растения, расположенные в различных точках пространства, могут взаимодействовать друг с другом, причем интенсивность взаимодействия зависит как от характеристик растений, так и от их взаимного расположения. Пусть в свободном состоянии (при отсутствии лимитирующих факторов и конкуренции) биомасса растений растет со скоростью $\varphi(u(t, x))$, где $u(t, x)$ — плотность биомассы. В процессе роста растения прорастают в соседние точки. Обозначим через $\alpha(x, y)$ долю биомассы из точки y , прорастающей в точку x . Тогда в точку x из y прорастает биомасса $\alpha(x, y)\varphi(u(t, y))$. Под прорастанием может пониматься и вегетативное размножение и размножение семенами. Суммируя вклад всех растений, находим скорость прироста биомассы в точке x :

$$P(x) = \int_M \alpha(x, y) \varphi(u(t, y)) dy.$$

Нехватка ресурсов приводит к конкуренции за них между растениями. Депрессию скорости роста биомассы, вызванную конкуренцией за ресурсы, обозначим через $D(x)$. Теперь уравнения динамики можно записать в виде $\dot{u}(t, x) = P(x) - D(x)$. Величина $D(x)$ определяется значением биомассы в точке x и напряженностью в ней конкурентных отношений ($K(x)$). Полагаем, что если в точке y расположена биомасса плотностью $u(t, y)$, то она оказывает конкурентное давление в точке x с интенсивностью $\beta(x, y)\psi(u(t, y))$, где ядро $\beta(x, y)$ отражает роль взаимного расположения точек x, y . Интегрируя по пространству, получаем в соответствии с основной гипотезой интегрального подхода:

$$K(x) = \int_M \beta(x, y) \psi(u(t, y)).$$

В первом приближении $D(x)$ пропорционально $K(x)$ и некоторой функции от плотности биомассы $D(x) = \theta(u(t, x))K(x)$. Объединяя оба члена, получаем

$$\dot{u}(t, x) = \int_M a(x, y) \psi(u(t, y)) dy - \theta(u(t, x)) \times \\ \times \int_M \beta(x, y) \psi(u(t, y)) dy. \quad (2)$$

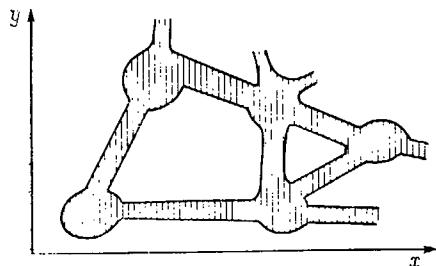


Рис. 1. Вариант пространственного распределения биомассы при $\dim M = 2$.

Замечание. Если провести те же рассуждения в n -видовом сообществе растений, то можно получить

$$\dot{u}_i(t, x) = \int_M a_i(x, y) \varphi_i(u_i(t, y)) dy - \theta_i(u_i(t, x)) \times \\ \times \sum_{j=1}^n \int_M \beta_{ij}(x, y) \psi_{ij}(u_i(t, y), u_j(t, y)) dy, \quad (3)$$

где u_i — плотность биомассы i -го вида, β_{ij} — коэффициенты конкуренции, при $i=j$ внутривидовой, при $i \neq j$ межвидовой.

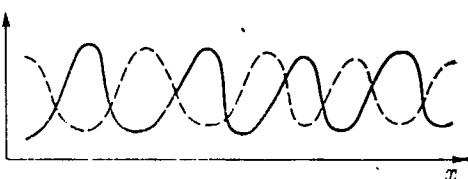
Уравнение (3) рассматривается как дифференциальное уравнение в подходящем функциональном пространстве X (обычно используется $L^2(M)^n$). Так как плотность биомассы неотрицательна, то динамика (3) изучается в конусе неотрицательных функций X_+ . При естественных биологических предположениях (3) порождает в X_+ диссипативную динамическую систему. Для диссипативности (3) ключевым является условие на внутривидовую конкуренцию: несмотря на то что внутривидовая конкуренция может принимать самые разнообразные формы, особи всегда стремятся использовать ресурсы, находящиеся непосредственно около них. Поэтому в ближайшей окрестности точки x функция $\beta_{ii}(x, \cdot)$ положительна. Если ядро β_{ii} непрерывно на диагонали, то последнее условие эквивалентно неравенству $\beta_{ii}(x, x) > 0$.

Определим динамические свойства модели. Начнем с одновидового случая. На однородном пространстве предельное решение (2), как правило, является стационарным, хотя и не обязательно асимптотически устойчивым. Оно может быть как однородным по пространству, так и квазипериодичным (пятнистым) (рис. 1). Кон-

крайний вид предельного решения зависит от начальных условий и чувствителен к возмущениям. Однако качественные свойства решения (масштаб пространственных неоднородностей, максимальные и минимальные плотности биомассы, геометрическое расположение сгустков биомассы, средняя плотность биомассы) устойчивы по отношению к возмущениям начальных условий и коэффициентов (2). Время выхода на стационар в (2) примерно на 3 порядка больше, чем в соответствующей локальной модели

Рис. 2. Перемешивание двух конкурентирующих видов в пространстве при малой межвидовой конкуренции.

Сплошная линия — биомасса первого вида (u_1), штриховая — второго (u_2), x — пространственная переменная.



$\dot{u}(t) = \varphi(u) - 0(u)\psi(u)$, что в сочетании с чувствительностью решения (2) к возмущениям позволяет описывать эффекты нестационарности биомассы во времени даже при однородных и стационарных внешних условиях.

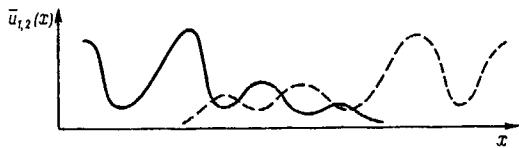


Рис. 3. Граница раздела пространства между сильно конкурирующими видами.

Усл. обозначения см. рис. 2; при достаточно малых x $u_2(x)=0$, при больших x $u_1(x)=0$.

В (2) наблюдается опупечный эффект. Около края M в зависимости от коэффициентов возникает область с повышенной или пониженной плотностью биомассы. Плотность биомассы повышается, если ядро $\alpha(x, y)$ убывает быстрее, чем $\beta(x, y)$ с увеличением расстояния между x, y и наоборот.

Для сообществ конкурентирующих видов новым по сравнению с одновидовыми является вопрос об устойчивом существовании конкурентов. Модели типа (3) описывают процесс раздела пространства между несколькими конкурирующими видами, а также пространственное вытеснение одних видов другими. Так, в модели двух конкурентов показано, что если внутривидовая конкуренция больше межвидовой, то виды перемешиваются в пространстве и устойчиво существуют, причем качественный вид предельного решения не зависит от начального распределения видов (рис. 2). Если же, наоборот, межвидовая конкуренция больше внутривидовой, то виды делят между собой пространство на среды обитания (рис. 3). При этом граница раздела пространства является неустойчивой, устойчив лишь сам факт ее существования. Возможны два случая: либо граница в общем неизменна и оба вида существуют (каждый на своей территории), либо один из видов медленно вытесняет другой. Время вытеснения вида с территории, занимаемой им, существенно больше времени раздела простран-

ства на среды обитания. Именно это позволяет говорить о наличии двух процессов. Отметим, что распределения, показанные на рис. 2 и 3, могут быть получены из одного и того же начального распределения.

Замечание. Если коэффициенты модели — периодические функции времени с периодом T , то вместо стационарных решений в (2), (3) наблюдаются T -периодические. Пространственная структура T -периодических решений полностью аналогична структуре решений в автономном случае.

2. МОДЕЛИРОВАНИЕ ДИНАМИКИ СООБЩЕСТВА ВОДОРОСЛЕЙ

Экспериментальная оценка значений биомасс отдельных видов в сообществах травянистых растений осуществляется обычно на основании анализа серии проб. Во время взятия каждой пробы производится сбор всей совокупности растений, попавших в пределы стандартной квадратной рамки единичной площади. При этом площадь самой рамки пренебрежимо мала по сравнению с площадью ареала обитания сообщества, и можно пренебречь влиянием факта измерения на дальнейшую динамику. Такого рода эксперимент был поставлен сотрудниками Института биологии моря ДВО АН СССР. В течение года в бухте Витязь (Японское море) сотрудниками лаборатории хорологии выполнено по 12–18 гидробиологических съемок на четырех биономически различных участках побережья с тремя горизонтами в каждом. Для каждой пробы расположение рамки выбиралось случайным образом. Было обнаружено, что биомасса растений какого-либо вида на однородном участке дна сильно отличается от пробы к пробе.

Возник вопрос, нельзя ли описать полученные в эксперименте неоднородности в рамках модели (3), т. е. получить в (3) такую же пространственную пятнистость распределения биомассы, как и в эксперименте. В течение года внешние условия существенно изменяются, поэтому было решено использовать неавтономный вариант (3)

$$\begin{aligned} \dot{u}_i(t, x) = & \int_M \bar{a}_i(t) a_i(x, y) u_i(t, y) dy - u_i(t, x)/(a_i(t) + \\ & + u_i(t, x)) \sum_{j=1}^n \beta_{ij}(x, y) u_j(t, y) u_i(t, y) dy, \quad i = \overline{1, n}. \end{aligned} \quad (4)$$

В принципе ядра a_i , β_{ij} могут зависеть от времени, но для уменьшения количества коэффициентов в (4) этой зависимостью можно в первом приближении пренебречь.

Данные по одному полигону представляются в виде трехмерного массива: $v_{ki}(j)$ — количество биомассы i -го вида в j -й пробе из серии, взятой в момент времени t_k . В одной серии брались 9–17 проб. Выборка экспериментальных биомасс $\{v_{ki}(j)\}_{j=1}^{17}$ яв-

ляется случайной в силу случайности выбора места сбора проб. Поэтому был предложен вероятностный критерий согласия между моделью и экспериментальными данными. Считаем, что биосистема функционирует достаточно долго в почти периодических условиях внешней среды.

С какого бы начального распределения биомассы по пространству мы ни начали интегрировать (4), через достаточно большое время придет к квазипериодическому режиму $\bar{u}(t, x)$. Если дополнительно предположить, что через моделируемый ареал не проходит граница раздела между сильно конкурирующими видами (это предположение оправдано выбором полигона и найденными в дальнейшем значениями коэффициентов, обеспечивающими пространственное пересмешивание видов), то можно считать предельный режим качественно не зависящим от неизвестного нам начального распределения. Выберем в M случайным образом 200 точек x_j и подсчитаем биомассу, расположенную в некоторой их окрестности

$$w_{k_i}(j) = \int_{S_r(x_j)} u_i(t_k, y) dy,$$

где $S_r(x)$ — шар радиусом r с центром в точке x , i — номер вида. Теперь можно сравнить модельное распределение $\{w_{k_i}(j)\}_{j=1}^{200}$ с экспериментальным $\{v_{k_i}(j)\}_{j=1}^{17}$. В качестве критерия согласия из-за малого объема экспериментальной выборки был выбран критерий Колмогорова.

$$l_{k_i} = l(v_{k_i}, w_{k_i}) = \sup_{n \geq 0} (|F_{v_{k_i}}(u) - F_{w_{k_i}}(u)|),$$

где $F_{w_{k_i}}(u)$ — построенная на основе выборки $\{w_{k_i}\}$ вероятность того, что количество биомассы i -го вида в момент времени t_k , находящейся в множестве $S_r(x)$, для произвольного $x \in M$ меньше или равно u ; $F_{v_{k_i}}(u)$ — то же самое, но для экспериментальных данных.

Подбирать коэффициенты модели лучше всего в процессе диалога с достаточно мощной ЭВМ, поэтому основным инструментом поиска значений коэффициентов служила система моделирования биологических сообществ (СМБС), разработанная в Институте автоматики и процессов управления ДВО АН СССР [3]. Для минимизации затрат машинного времени подбор коэффициентов производился в три этапа. Сначала подбирались коэффициенты α_i, β_{ij} в точечной модели

$$\dot{u}(t) = \bar{a}_i(t) u_i - u_i / (a_i(t) + u_i) \sum_{j=1}^n \bar{\beta}_{ij} u_i u_j, \quad i = \overline{1, n}.$$

Функция $\bar{a}_i(t)$ раскладывалась в ряд Фурье:

$$\bar{a}_i(t) = a_i^0 + \sum_{j=1}^5 a_i^j \cos(j\omega t + \varphi_i),$$

и коэффициенты подбирались так, чтобы минимизировать сумму квадратов отклонений между модельными и экспериментальными биомассами. После этого коэффициенты a_i^j , φ_i , описывающие сезонную динамику, считались подобранными. На втором этапе моделировалась динамика уравнения (2) при $M=I=[0, 1]$ или $M=S'$ и на основании описанного выше вероятностного критерия подбирались коэффициенты. При этом стремились минимизировать среднюю величину расхождения между моделью и экспериментом

$$l = \sum_{i=1}^n \sum_{k=1}^m l_{ik}/nm,$$

где m — число серий съемок, проведенных на моделируемом полигоне. Основная цель этого этапа заключалась в подборе функций $a_i(t)$ и в уточнении коэффициентов β_{ij} . Вычисление критерия при $\dim M=1$ занимает около 10 с, поэтому может быть проведена довольно глубокая оптимизация. На последнем этапе в качестве M бралось двумерное многообразие ($M=I \times I$ или $M=S' \times S'$) и окончательно уточнялись коэффициенты. Сложность заключается в том, что один расчет критерия занимает свыше 5 мин процессорного времени.

В табл. 1 приведены экспериментальные данные, полученные из серии проб, взятых с одного участка сублиторали бухты Витязь.

Таблица 1

Экспериментальная динамика двухвидового сообщества водорослей

День съемки	Средняя биомасса		Дисперсия		Число проб в серии
	вид 1	вид 2	вид 1	вид 2	
20	1,6	19,5	16,5	20,5	17
46	6,8	12,3	9,2	14,4	15
60	3,8	20,8	4,3	13,1	13
79	1,2	1,2	3,0	3,3	17
99	1,1	11,1	2,3	18,0	17
118	8,4	38,7	13,0	38,6	17
134	9,2	34,7	18,6	26,2	13
169	6,6	29,3	9,0	32,6	13
296	14,0	9,3	19,4	15,0	10
324	6,5	15,1	7,8	16,0	9
352	3,3	51,1	5,7	36,4	13
367	4,5	41,3	8,2	22,3	13
385	14,8	19,4	16,5	20,5	17
407	15,1	9,2	22,2	26,0	13

Первым видом является *Corallina pilulifera*, а вторым — *Rhodomela larix*. Оба вида широко распространены в дальневосточных морях СССР и часто растут вместе. В заливе Петра Великого они входят в состав ассоциаций и как доминирующие, и как сопутствующие виды. В табл. 2 приведены результаты расчетов по опи-

Таблица 2

Модельная динамика сообщества водорослей
 $\dim M=1$, среднее значение критерия $I=0,28$

День съемки	Средняя биомасса		Дисперсия		Критерий	
	вид 1	вид 2	вид 1	вид 2	вид 1	вид 2
20	5,3	25,7	7,3	27,5	0,36	0,25
46	8,4	18,2	11,1	22,1	0,24	0,20
60	5,5	15,6	8,6	20,2	0,31	0,49
79	3,1	10,4	6,0	16,1	0,18	0,35
99	2,5	9,1	4,8	13,5	0,15	0,32
118	4,8	25,5	6,8	22,5	0,24	0,36
134	8,9	47,4	11,4	38,1	0,19	0,26
169	5,1	25,0	8,3	30,0	0,43	0,19
296	9,0	13,9	12,0	19,1	0,37	0,16
324	5,8	14,8	9,4	18,8	0,47	0,16
352	2,5	54,4	5,2	40,3	0,25	0,12
367	2,6	46,9	4,9	41,8	0,17	0,32
385	5,3	25,7	7,3	27,5	0,32	0,32
407	8,1	19,0	11,6	22,2	0,22	0,48

$\dim M=2$, среднее значение критерия $I=0,30$

День съемки	Средняя биомасса		Дисперсия		Критерий	
	вид 1	вид 2	вид 1	вид 2	вид 1	вид 2
20	4,8	51,4	7,0	84,3	0,47	0,24
46	7,5	45,8	9,8	75,6	0,16	0,28
60	5,3	41,0	8,8	72,8	0,21	0,45
79	3,2	31,3	7,0	61,8	0,21	0,45
99	2,7	26,6	5,8	52,3	0,26	0,19
118	4,3	48,9	6,6	62,7	0,28	0,25
134	7,8	101,1	9,1	97,0	0,25	0,41
169	5,1	67,0	9,0	98,7	0,46	0,21
296	7,6	29,0	9,0	61,1	0,24	0,19
324	5,7	34,1	9,4	60,8	0,29	0,22
352	2,7	97,3	6,3	108,4	0,30	0,33
367	3,0	81,3	6,0	113,4	0,30	0,35
385	4,8	51,4	7,0	84,3	0,40	0,25
407	7,8	44,3	9,4	76,4	0,32	0,38

санной методике: а) результаты второго этапа, б) окончательные результаты.

Найденные на первом этапе коэффициенты Фурье функций $\alpha_i(t)$ представлены в табл. 3. Для коэффициентов конкуренции получили $\beta_{11}=0,011$, $\beta_{12}=0,000006$, $\beta_{21}=0,0073$, $\beta_{22}=0,0032$. Следовательно, виды действительно можно считать конкурирующими и устойчиво существующими, причем первый вид испытывает относительно малое давление со стороны второго вида. Введем обозначение $\xi_i(t)=\alpha_i(t)/\beta_{ii}$. Для уменьшения количества

Таблица 3

Фурье-разложение коэффициента сезонной динамики

Вид	φ	α^0	α^1	α^2	α^3	α^4	α^5
1	22,4	0,075	-0,0003	-0,0138	0,0350	0,0460	-0,0071
2	-27,8	0,124	-0,0141	0,0569	0,0062	-0,0097	0,0515

подбираемых параметров ядра α и β брались в форме «прямоугольных шапок» $\alpha_i(x, y) = 0$ при

$$\|x - y\| > r_{\alpha_i}, \quad \alpha_i(x, y) = v_{\alpha_i}(t) \text{ при } \|x - y\| \leq r_{\alpha_i}.$$

Величины v_{α_i} выбирались так, чтобы интеграл от ядра

$$\left(\int_M \alpha_i(t, x, y) dy \right)$$

был равен $\bar{\alpha}_i(t)$ для x , лежащих достаточно далеко от края M . То же самое для β_{ij} .

Функции $a_i(t)$ выбирались в простейшем виде:

$$a_i(t) = (a_i^0(t) + 1/\xi_i(t)) a_i'(t).$$

Пусть Δ обозначает линейные размеры квадратной рамки, в единицах Δ будем измерять радиусы ядер. Приведем найденные на третьем этапе значения коэффициентов модели:

$$\beta_{11} = 0,0075; \quad \beta_{12} = 0,00004; \quad \beta_{21} = 0,0044; \quad \beta_{22} = 0,0014;$$

Радиусы ядер:

$$r_{\alpha_1} = 3\Delta; \quad r_{\beta_{11}} = 4\Delta; \quad r_{\beta_{12}} = 3\Delta;$$

$$r_{\alpha_2} = 3\Delta; \quad r_{\beta_{21}} = 3\Delta; \quad r_{\beta_{22}} = 4\Delta$$

$$\text{и } a_1^0 = 10,0; \quad a_1' = 0,0023; \quad a_2^0 = 11,0; \quad a_2' = 0,0027.$$

Рост *Rh. larix* идет главным образом в вертикальном направлении, а у *C. pilulifera* — в горизонтальном. К тому же последний вид способен выдержать гораздо большие гидродинамические нагрузки и лучше сохраняться при истирающем воздействии льда. Поэтому большее значение коэффициента конкурентции за пространство у *C. pilulifera*, полученное в модели, является вполне естественным.

То, что значение критерия при $\dim M=1$ меньше, чем при $\dim M=2$, неудивительно. При переходе от одномерного пространства к двумерному производилась лишь грубая перенормировка коэффициентов β_{ij} . Провести же при $\dim M=2$ хорошую оптимизацию затруднительно в связи с большими затратами машинного времени. На них можно было бы пойти, но ставилась задача лишь показать качественную непротиворечивость модели эксперимен-

тальным данным (получить нужный масштаб пространственных неоднородностей). Средняя величина расхождения $l=0,3$ представляется для этого достаточной, она гарантированно лежит в пределах 10 %-ного уровня значимости. Наблюдаемые расхождения можно объяснить ошибками наблюдений и малой величиной экспериментальных выборок, а также недостаточно полной оптимизацией при $\dim M=2$.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Тузинкевич А. В. Математическое моделирование пространственно временной динамики фитоценозов.— Владивосток: ИЛПУ ДВНЦ АН СССР, 1985. 19 с.
2. Тузинкевич А. В., Жуков В. Е. Моделирование динамики двухвидового сообщества растений.— В кн.: Исследования по математической популяционной биологии.— Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986, с. 64—71.
3. Тузинкевич А. В., Фриксман Е. Я. База данных для задачи экологического моделирования.— В кн.: Принципы и методы экоинформатики. Тезисы докл. Всесоюз. совещания. Москва, 1986, с. 185—186.
4. Belintsev B. N., Livshitz M. A., Volkenstein M. V. Pattern formation in systems with nonlocal interactions.— Z. Physik, Ser. B, 1981, Bd 44, N 4, p. 345—351.
5. Capasso V. Asymptotic stability for an intergrodifferential reaction-diffusion system.— I. Math. Annual. and Appl., 1984, v. 103, p. 565—588.
6. Kot M., Schaffer W. Discrete-time growth dispersal models.— Math. Biosci., 1986, v. 80, N 1, p. 109—136.
7. Lui R. A nonlinear integral operator arising from a model in population genetics. I.— SIAM J. Math. Annual., 1982, v. 13, p. 913—937.
8. Swirezhev Yu. M. Modern problems of mathematical ecology.— Proc. Int. Congr. Math. Warszawa. 1983. Warszawa, 1984, v. 2, p. 1677—1697.

SIMULATION OF PLANT POPULATION DYNAMICS USING INTEGRAL DIFFERENTIAL EQUATIONS

A. V. Tuzinkovich

*Automation and Control Processes Institute, Far East Research Centre/
USSR Academy of Sciences*

The model of biomass dynamics in a spatially distributed plant community is constructed on the basis of integral differential equations for describing the patchiness of biomass spatial distribution in an algal community. A method of rate selection is discussed. The model results agree with experimental data.

Труды совещания

Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем

Том XI

Редактор О. Э. Александрова. Технический редактор М. И. Брайнина.
Корректор Л. И. Хромова.

Н.К. Сдано в набор 13.07.88. Подписано в печать 25.11.88. М-27215. Формат 60×90^{1/16}.
Бумага типографская № 2. Гарнитура литературная. Печать высокая. Печ. л. 18,5.
Кр.-отт. 18,5. Уч.-изд. л. 21,64. Тираж 1350 экз. Индекс МОЛ-55. Заказ № 451.
Цена 1 р. 90 к. Заказное.
Гидрометеоиздат. 199226. Ленинград, ул. Беринга, д. 36.

Ленинградская типография № 4 ордена Трудового Красного Знамени Ленинградского
объединения «Техническая книга» им. Евгении Соколовой Союзполиграфпрома при Госу-
дарственном комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли.
190000. Ленинград, Прачечный переулок, 6.

УДК 577.4

Комплексный подход при осуществлении экологического нормирования загрязнения воздуха. Израэль Ю. А., Семенов С. М., Кунина И. М. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 1988, т. 11, с. 10—22.

Рассматривается проблема комплексной оценки ущерба, наносимого растительности суши приоритетными загрязняющими атмосферу веществами. Проводится сравнительная оценка их фитотоксичности. Предлагаются методы нормирования трансграничного загрязнения воздуха, опирающиеся на экологические критерии.

Табл. 4. Библ. 40.

УДК 557.4

Контроль изменения биологического разнообразия планетарной экологической системы. Абакумов В. А. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 1988, т. 11, с. 23—32.

Рассматривается действие основного кибернетического закона необходимого разнообразия Винера — Шеннона — Эшби применительно к планетарной экологической системе. Антропогенный фактор, как показано в работе, действует в направлении уменьшения биологического разнообразия биосфера, что может привести к неправильным последствиям. Необходим тщательный и разнообразный контроль изменения биологического разнообразия планетарной экологической системы.

Табл. 1. Библ. 26.

УДК 581.526.53

Продуктивность лугов лесной зоны СССР. Базилевич Н. И., Царевская Н. Г. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1989, т. 11, с. 33—60.

Обобщены литературные материалы, а также привлечены оригинальные данные по показателям продуктивности лугов лесной зоны СССР. Приводятся данные по записям фитомассы (надземной и подземной), мортмассы, величины годичной продукции (надземных и подземных органов). Проанализированы изменения показателей продуктивности лугов для разных подзон лесной зоны и разных регионов СССР.

Табл. 2. Библ. 43.

УДК 505 : 55 + 502 : 61

Беспозвоночные как индикаторы загрязнения фоновых пресноводных экосистем тяжелыми металлами. Ветров В. А., Чугай В. В. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 1988, т. 11, с. 61—75.

В работе сделана попытка на примере беспозвоночных разработать методологическую основу биомониторинга содержания тяжелых металлов в пресноводных экосистемах. Обсуждаются критерии выбора индикаторных видов. Приводятся характеристики массовых видов пресноводных зоопланктонных и бентосных беспозвоночных и их индикаторные возможности. Особо выделена фауна Байкала. Даны рекомендации для осуществления соответствующей области гидробиологического мониторинга.

Библ. 40.

УДК 543.53 : 539.106

Сезонная динамика содержания и поведение ртути в почве биополигона «Ледник Абрамова». Воронская Г. Н., Николишин И. Я., Фомин Б. Н., Ноздрюхин В. В. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1988, т. 11, с. 76—83.

Рассмотрены результаты наблюдений за сезонными изменениями содержания подвижных форм ртути в почве биополигона и данные, полученные в модельных экспериментах по изучению поведения ртути в системе почва—растения. Показано, что сезонная динамика запаса подвижной ртути в почвах альпийских луговых экосистем полностью определяется динамикой их промачивания атмосферными осадками.

Табл. 1. Ил. 2. Библ. 4.

УДК 577.472+551.493

Экспериментальные исследования биоценозов перифитона в условиях фонового загрязнения. Горидченко Т. П., Бродельщикова О. А., Будаева Л. М. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1988, т. 11, с. 84—89.

Проведено исследование процесса обрастания на искусственных субстратах в условиях фонового загрязнения — в верхнем течении р. Москвы. Изучен флористический и фаунистический состав перифитона на искусственных и естественных субстратах. Установлены закономерности сукцессионных изменений перифитона в летний период.

Библ. 11.

УДК 635.8 : 632.151

Аккумуляция тяжелых металлов в плодовых телах высших грибов. Жлоба Н. М., Паптелеемонова Т. И. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1988, т. 11, с. 90—96.

Приводятся данные о накоплении тяжелых металлов в плодовых телах высших грибов в чистых и загрязненных районах. Рассматриваются вопросы видоспецифичности процесса накопления и возможности его использования для биондикации загрязнения природной среды тяжелыми металлами.

Табл. 2. Библ. 29.

УДК 582.29

Сравнительная характеристика эпифитной лихенофлоры трех заповедников Средней Азии. Инсарова И. Д., Пчелкин А. В. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1988, т. 11, с. 97—104.

Приводятся результаты лихенологического обследования Сары-Челекского, Копетдагского и Гиссарского заповедников. Даётся характеристика распределения доминирующих видов эпифитных лишайников на стволах семи древесных пород. Анализируется эпифитная лихенофлора одинаковых или родственных пород деревьев-форофитов из разных мест обитания.

Табл. 2. Библ. 11.

УДК 574+502.5

О возможности биологической оценки влияния атмосферных выпадений загрязняющих веществ на состояние подстилки в лесных экосистемах. Кухта А. Е. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 1988, т. 11, с. 105—115.

Рассмотрена возможность биологической индикации состояния дегритной сети подстилки.

Обоснован выбор организмов — индикаторов — *A. vaga*; *P. cristata*. Предложена методика сбора и обработки материала. Исследованы некоторые сосняки-зеленоношники на двух биополигонах: на территории Национального парка ЛитССР и в окрестностях комбината по производству азотных удобрений (г. Ионава). Представлены данные по относительной численности смеси двух видов и pH среды моховой подстилки на пробных площадках, изученных биополигонов.

Табл. 1. Ил. 3. Библ. 12.

УДК 556.01

Регулирование экосистемами суши водообмена с атмосферой. Минин А. А. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 1988, т. 11, с. 116—128.

Проводится анализ водорегулирующих функций экосистем суши на локальном и региональном уровнях, основанный на рассмотрении соотношения временных изменчивостей осадков и испарения, как входных и выходных потоках в систему. Значение этого соотношения служит в качестве оценки водорегулирующих свойств. Наиболее развиты водорегулирующие свойства у лесных экосистем ($\text{ПРВ}=2,5$); для естественных травяных (степных) экосистем $\text{ПРВ}=1,5$; для агроценозов — 1,2. Показана существенная роль антропогенного фактора в нарушении водообмена между подстилающей поверхностью и атмосферой благодаря крупномасштабной трансформации экосистем суши.

Табл. 3. Ил. 4. Библ. 21.

УДК 551.510.42

Действие кадмия на рост одноклеточных водорослей при различных значениях кислотности среды. Рудкова А. А., Ройтман А. А., Замараева Т. В. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 1988, т. 11, с. 129—141.

Показано увеличение токсического действия кадмия на рост культуры одноклеточной пресноводной водоросли *Chlorella C-9* в щелочных условиях по сравнению с нейтральными и кислыми. С помощью регрессионного анализа показано, что кислотность среды является наиболее важным среди изученных факторов, определяющим скорость роста культуры.

Рассчитана наименьшая концентрация кадмия, воздействие которой можно обнаружить в аналогичном эксперименте.

Табл. 3. Ил. 3. Библ. 26.

УДК 519.95 : 574.4

Опыт изучения хвои сосны для оценки состояния лесных экосистем. Семенюк П. В., Рудкова А. А. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1988, т. 11, с. 142—149.

Обобщены современные данные об изучении хвои сосны и описаны основные закономерности структуры и функционирования ассимиляционного аппарата сосновых древостоев. Предложен метод наблюдения за состоянием хвои сосны для целей фонового экологического мониторинга.

Табл. 2. Библ. 15.

УДК 519.95 : 577.4

Исследование продукционного процесса лесных экосистем умеренной зоны северного полушария на основе базы данных. Удалкина М. В., Базилевич Н. И., Богатырев Б. Г., Кириленко А. П., Тарко А. М. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1988, т. 11, с. 150—159.

Построена база данных продукционного процесса лесных экосистем умеренной зоны СССР (около 700 точек), включающая информацию о климатических параметрах. Исследована статистическая связь годичной продукции, биомассы и др. с факторами климата. Полученные регрессионные зависимости использованы в пространственно распределенной модели глобального цикла двуокиси углерода.

Табл. 1. Ил. 2. Библ. 3.

УДК 577.4

Реакция хвойного леса на вторжение вредителя: простейшая динамическая модель. Антоновский М. Я., Кузнецов Ю. А., Флеминг Р. А. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1988, т. 11, с. 160—168.

Произведена оценка значений параметров модели, описывающей динамику разновозрастного леса, подверженного воздействию насекомых-вредителей для случая бальзамических пихтовых лесов Канады и лиственницы. Показано, что модель может правильно воспроизводить амплитуду, продолжительность и форму вспышки вредителя и может поэтому рассматриваться как компактное представление известных биологических данных.

Табл. 2. Ил. 4. Библ. 8.

УДК 614.72

Модельный подход к оценке экономического ущерба для экосистем региона. Виноградова Н. М., Никонорова М. О. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 1988, т. 11, с. 169—176.

Предлагается модельный подход к интегральной оценке экономического ущерба с учетом ее региональной привязки на основе имеющихся результатов в области разработки системы нормативов взаимодействия в цепи народное хозяйство—экосистема.

Ил. 4. Библ. 4.

УДК 574.4

Об одном подходе к моделированию экспериментальных однородных сообществ растений. Галицкий В. В., Тузикович А. В. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 1988, т. 11, с. 177—185.

Экспериментальные исследования динамики исходно пространственно однородных сообществ растений демонстрируют эффект возникновения по мере развития конкурентных отношений в сообществе пространственной «пятнистости» и, как следствие, немонотонность динамики средних по выборке масс индивидуальных растений.

Анализ модели динамики растения, учитывающей дефект скорости роста массы вследствие конкурентных взаимодействий с соседями по сообществу, показал, что для статистического согласования модельных и экспериментальных результатов (пространственно-временных картин) необходимо вводить в модель случайную вариабельность исходных (до конкуренции) ростовых характеристик растений. Показано, что достаточно для этого вводить вариабельность в весьма малых, практически неразличимых, размерах — дисперсия $\approx 0,005$.

Ил. 1. Библ. 12.

УДК 577.4 : 591.5 : 519.6

Оптимизационные модели миграции: глобально информированные особи. Горбань А. Н., Садовский М. Г. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 1988, т. 11, с. 186—197.

В работе построена и подробно проанализирована модель уединенной популяции, занимающей две стации, а также модель двух популяций (также занимающих две стации), связанных отношениями типа хищник—жертва. И в первой, и во второй моделях миграция носила целенаправленный характер — максимизировался средний коэффициент размножения с учетом затрат на перемещение.

Математические модели представляют собой систему связанных пелинейных осцилляторов, связи между которыми «включаются» в зависимости от состояния осцилляторов. Исследованы предельные динамические режимы таких систем. Обсуждаются эффекты, обусловленные локальной информированностью особей.

Ил. 6. Библ. 26.

УДК 577.4

Имитационное моделирование естественной и антропогенной динамики лесных биогеоценозов. Горстко А. Б., Демяпенко Я. М., Медалье М. В., Рудь Е. М. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1988, т. 11, с. 198–205.

Рассматривается проблема имитационного моделирования естественной и антропогенной динамики лесных биогеоценозов. Утверждается, что оно должно основываться на системном анализе моделируемых сообществ. В качестве примера построена и проанализирована имитационная модель лесного биогеоценоза (древостой—насекомые—вредители), модель входит в состав деловой игры. Имеются выводы о практической ценности полученных результатов для лесоведения.

Ил. 4. Библ. 9.

УДК 577.95

Кроновая и корневая конкуренция в линейной посадке сосны. Гурьев А. И., Корзухин М. Д. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1988, т. 11, с. 206–223.

Полевые данные за 17 лет по линейной одновозрастной посадке сосны в Московской области использованы для отладки модели роста дерева, описывающей корневую и световую конкуренцию. Рост особи описывается одним уравнением для баланса углерода (типа Берталанфи), модифицированным в уравнение для диаметра D , измерявшегося наряду с высотой H для каждого из 34 «центральных» особей и двух их соседей по линии. Скорость ассимиляции A зависит от количества света I и количества почвенного ресурса G . Кроны в виде плоских треугольников перпендикулярны линии посадки и затеняют друг друга; вдоль нее же расположены два источника света (точечный и аналог рассеянного). Корневые системы имеют вид стержней вдоль линии и перехватывают ресурс G поровну в зоне перекрытия. Часть параметров модели найдена по литературе. Подгонкой под экспериментальные траектории $D(t)$ найдены параметры индивидуального роста (для каждого центрального дерева), коэффициент поглощения света кропой и степень перекрытия корневых систем. Подробно исследовано поведение точности подгонки от параметров. Установлен факт взаимозаменяемости светового и почвенного ресурсов. Сделан тестовый прогноз динамики совместно растущих «цепочек» из 6, 7, 8 деревьев.

Ил. 7. Библ. 37.

Оценка возможных изменений глобального баланса метана. Кокорин А. О., [Остромогильский А. Х.], Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1988, т. 11, с. 224—232.

Рассмотрен глобальный баланс метана. Проведен анализ динамики источников его поступления в атмосферу. С помощью простой блочной модели имитируется процесс формирования современных концентраций метана в атмосфере. Рассмотрены особенности переноса метана через границу атмосфера—океан. По 6 сценариям выполнены прогнозистические расчеты. Сценарии учитывают рост сельскохозяйственного и промышленного производства, влияние потепления климата на мощность источников метана. В ближайшее время наиболее вероятным представляется рост концентрации метана в атмосфере со скоростью 1,5—2,0 % в год.

Табл. 2. Ил. 2. Библ. 20.

Количественные закономерности влияния O_3 , SO_2 и NO_2 на высшие растения. [Остромогильский А. Х.], Кунина И. М. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1988, т. 11, с. 233—238.

Собранны и обработаны фактические данные по влиянию O_3 , NO_2 и SO_2 на рост биомассы деревьев и сельскохозяйственных растений. Получены результаты, необходимые для нормирования содержания этих загрязняющих атмосферу веществ.

Табл. 2. Библ. 59.

УДК 519.677 : 581.524.12

Модель роста и развития агроценоза ярового ячменя с учетом ценотического взаимодействия. Поленок С. П. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1988, т. 11, с. 239—248.

Рассматривается модель агроценоза ячменя, в которой ростовые функции растений задаются в неявной форме — виде принципа оптимального управления. Учет в модели ценотического взаимодействия и онтогенетической изменчивости параметров растений позволил существенно повысить адекватность модели.

Ил. 1. Библ. 7.

УДК 519.2+574

Анализ и обобщение экологических данных в массивах с иерархической структурой. Ройтман А. А. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1988, т. 11, с. 249—259.

Рассматривается задача получения обобщенных, осредненных оценок для неоднородных данных. Эта задача изучается для специально организованных массивов данных — иерархических массивов. Построены эффективные оценки и определена их точность. Проведенные в данной работе исследования позволяют начать построение необходимых программных средств для практического получения оценок.

Ил. 5. Библ. 4.

УДК 577.95

Модель пространственно-временной динамики лесов при воздействии пожаров. Тер-Микаэлян М. Т., Фуряев В. В. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1988, т. 11, с. 260—275.

Приводится обзор моделей лесных пожаров. Изложен общий подход к моделированию пространственно-временной динамики лесов с учетом воздействия пожаров на ландшафтной основе. Формулируется простая имитационная модель динамики большой лесной территории, учитывающая взаимодействие соседних ландшафтных единиц. Модель применена для описания натуральных данных по пожарной динамике лесов Северной Америки. Расчеты по модели позволяют сделать вывод о том, что boreальным лесам свойственен устойчивый во времени пирологический режим, характеризующийся чередованием периодов с малой пожарной активностью (с малой долей сгорающей за год территории) с нерегулярными вспышками пожаров, при которых эта доля велика.

Ил. 2. Библ. 34.

УДК 517.9 : 591.693

Моделирование динамики популяций растений с помощью интегродифференциальных уравнений. Тузинкевич А. В. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 1988, т. 11, с. 276—285.

С помощью аппарата интегродифференциальных уравнений строится модель динамики биомассы в распределенном по пространству растительному сообществу. Рассматриваются динамические свойства модели. Модель применяется для описания пятнистости пространственного распределения биомассы в сообществе водорослей. Обсуждается методика подбора коэффициентов. Получено удовлетворительное совпадение между модельной траекторией и экспериментальными данными.

Табл. 3. Ил. 3. Библ. 8.