

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ КОМИТЕТ СССР
ПО ГИДРОМЕТЕОРОЛОГИИ

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЛАБОРАТОРИЯ МОНИТОРИНГА ПРИРОДНОЙ СРЕДЫ И КЛИМАТА

ПРОБЛЕМЫ
ЭКОЛОГИЧЕСКОГО
МОНИТОРИНГА
И МОДЕЛИРОВАНИЯ
ЭКОСИСТЕМ

Том XIII

ЛЕНИНГРАД ГИДРОМЕТОИЗДАТ 1991

USSR STATE COMMITTEE
FOR HYDROMETEOROLOGY

USSR ACADEMY OF SCIENCES

NATURAL ENVIRONMENT AND CLIMATE MONITORING LABORATORY

PROBLEMS
OF ECOLOGICAL
MONITORING
AND ECOSYSTEM
MODELLING

Volume XIII

LENINGRAD GIDROMETEOIZDAT 1991

УДК 551.510.42

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

Editorial board: Corresponding Member of the USSR Academy of Sciences, Prof. Yu. A. Izrael (chairman), Prof. S. M. Semenov, Dr. G. E. Insarov, Prof. V. A. Abakumov, Mrs. T. A. Golovina (Secretary)

Посвящена углублению традиционных направлений — методам экологического мониторинга, опыту его осуществления, физическому и математическому моделированию откликов экосистем на фоновое загрязнение регионального и глобального масштабов. Рассматриваются также актуальные проблемы биоклиматического мониторинга и соответствующие проблемы моделирования.

Представляет интерес для биологов, геофизиков, специалистов в области экологического и биоклиматического мониторинга.

This book is further development of traditional area: methodology of ecological monitoring, experience gained during its implementation, physical and mathematical modelling of ecosystem response to a regional and global background pollution effect. Some problems of bioclimatic monitoring and corresponding modelling issues are considered as well.

The book is of interest for biologists, geophysicists and specialists in the field of ecological and bioclimatic monitoring.

П 1502000000-051
069(02)-91 10-90

ISBN 5-286-00457-1

© Лаборатория мониторинга природной среды и климата Госкомгидромета СССР и АН СССР, 1991

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	9
НАУЧНОЕ ОБОСНОВАНИЕ И ОПЫТ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА	
Ю. А. Израэль, С. М. Семенов, И. М. Кунин. Экологическое нормирование: методология и практика	10
В. А. Абакумов. Становление концепции биосфера как планетарной экологической системы	25
В. А. Абакумов, Ю. В. Курилова. Временная организация биогидроценозов и пространственно-временная изменчивость гидрометеорологических характеристик	44
Л. М. Будаева. Биологический мониторинг рек Большого Кавказа	54
Л. М. Гольдберг, Н. Л. Цепкова, Н. В. Семенюк, М. А. Хачатуров. Продуктивность луговых экосистем и ее связь с основными гидротермическими параметрами в Приэльбрусье	61
И. Дж. Дэвис. Биомониторинг пресноводных экосистем в Канаде: программа Департамента рыболовства и океанов	75
Т. В. Замараева, А. А. Рудкова. Влияние фоновых и близких к фоновым концентраций кадмия и свинца и их смесей на рост <i>Chlorella</i> sp.	89
Е. Д. Иголкина. Эколо-токсикологические аспекты закисления природных вод	99
Г. Э. Инсаров, И. Д. Инсарова. Система районирования Земли для целей мониторинга эпифитных лишайников	112
П. А. Колосов. Принципы исследования устойчивости увлажнения по данным многолетних наблюдений за климатическими величинами . .	131
А. Е. Кухта. Методические вопросы моделирования воздействия кислотных дождей на напочвенную микрофауну лесных экосистем в лабораторных условиях	142
Л. А. Минин, П. А. Колосов. Испарение с суши за вегетационный период в европейской части СССР	151
М. Г. Нифонтова, Н. В. Куликов. Радиоэкологический мониторинг природных экосистем в зоне Белоярской атомной электростанции на Урале	162
А. В. Пчёлкин. Использование принципа сопряженности флоры со судистых растений и лишайников для флористического районирования . .	176
МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭКОСИСТЕМ	
М. Я. Антоновский, Е. А. Апонина, Ю. А. Кузнецова. Пространственно-временная структура границы разновозрастного леса: простейшая математическая модель	189
А. Я. Болсуновский, Н. С. Абросов, Н. И. Звегинцева, Е. Б. Хромечек, А. М. Пролубников. Искусственные микроэкосистемы как инструмент количественной экологии	200
А. Б. Горстко, А. В. Камышанский, А. Н. Литвиненко, Г. С. Маркман, М. И. Чердынцева, Р. Э. Штейн, В. В. Матвеева, М. Е. Карпель, М. В. Комаров, С. Г. Сальников, И. С. Пашковский. Об использовании математических моделей в экологической экспертизе проектов водохозяйственной деятельности	219
А. Б. Горстко, П. А. Хайтер. Моделирование гидрологической роли леса	227
В. В. Киселев, Т. М. Овчинникова. Пример моделирования вспышек массового размножения насекомых-ксилофагов	241
М. Д. Корзухин. Модель динамики популяций конкурирующих растений	252

В. А. Литвин, Ю. Н. Перельмутер. Ситуационная модель управления качеством окружающей среды	267
А. А. Минин, А. Е. Рубинина. Связь годичной продукции растительности с испарением и испаряемостью	275
С. И. Погосян, Г. В. Лебедева, Г. Ю. Ризниченко. Связь функциональной структуры популяции одноклеточных водорослей с ее динамикой	280
М. Т. Тер-Микаэлян, В. В. Фуряев, М. Я. Антоновский. Пространственная модель динамики лесов с учетом пожаров и изменений климата	298

CONTENTS

Preface	9
SCIENTIFIC SUBSTANTIATION OF AND EXPERIENCE GAINED IN ECOLOGICAL MONITORING	
Yu. A. Izrael, S. M. Semenov, I. M. Kunina. Ecological standardization: methodology and practice	24
V. A. Abakumov. Development of the concept of the biosphere as the planetary ecological system	43
V. A. Abakumov, Yu. V. Kurilova. Temporal organization of biohydrogenoses and space-temporal variability of hydrometeorological properties	53
L. M. Budanova. Biological monitoring of Bolshoi Caucasus rivers	60
L. M. Goldberg, N. L. Tsepkova, N. V. Semenyuk, M. A. Khachaturov. Productivity of meadow ecosystems and its relation with the major hydrothermic parameters in near Elbrus MT region	74
I. J. Davies. Canadian freshwater biomonitoring: the programme of the Department of Fisheries and Oceans	88
T. V. Zamaraeva, A. A. Rudkova. Effects of background and similar to them cadmium and lead (and their mixtures) concentrations on growth of <i>Chlorella</i> sp.	98
E. D. Igolkin. The ecologo-toxicological features of natural water acidification	110
G. E. Insarov, I. D. Insarova. The system of the Earth zoning for the purpose of epiphytic lichens monitoring	130
P. A. Kolosov. On the research principles of humidity stability from the many years data of observations on climatic properties	141
A. E. Kuhta. The methodological aspects of modelling the acid rains effects on epigeic microfauna of forest ecosystems under the laboratory conditions	150
A. A. Minin, P. A. Kolosov. Evaporation from land in a growing season over the USSR European territory	161
M. G. Nifontova, N. V. Kulikov. Radioecological monitoring of natural ecosystems in the vicinity of Beloyarsk nuclear power station in Urals	175
A. V. Pchelkin. Use of conjugation of flora of vascular plants and lichens for floristic zoning	188
MATHEMATICAL ECOSYSTEM MODELLING	
M. Ya. Antonovsky, E. A. Aponina, Yu. A. Kuznetsov. Spatio-temporal structure of a mixed-age forest borderline: a simple mathematical model	199
A. Ya. Bolsunovsky, N. S. Abrosov, N. I. Zvegintseva, E. B. Khromechev, A. M. Prolyubnikov. Artificial microecosystems as an instrument of quantitative ecology	218
A. B. Gorstko, A. V. Kamyshansky, A. N. Litvinenko, G. S. Markman, M. I. Cherdintseva, R. E. Shtain, V. V. Matveeva, M. E. Karpel, M. V. Komarov, S. G. Salnikov, I. S. Pashkovsky. On the use of mathematical models in ecological expertise of water-economy projects	226
A. B. Gorstko, P. A. Khaite. Simulation the hydrological forest role	240
V. V. Kiselev, T. M. Ovchinnikova. An example of modelling the outbreaks of mass reproduction of insects-xylophages	251

M. D. Korzukhin. The model of population dynamics of competing plants	266
V. A. Litvin, Yu. N. Perelmuter. The layout model for environmental quality management	274
A. A. Minin, A. E. Rubinina. The relation of annual vegetation production with evaporation and evaporativity	279
S. I. Pogosyan, G. V. Lebedeva, G. Yu. Riznichenko. The relation of the functional structure of one-celled algae population with its dynamics	297
M. T. Ter-Mikaelyan, V. V. Furyayev, M. Ya. Antonovsky. The spatial model of forest dynamics with the account for forest fires and climate changes	314

ПРЕДИСЛОВИЕ

Первоначальное представление о том, что экологический мониторинг может базироваться лишь на данных натурных наблюдений, сейчас в значительной степени изменилось. Стало ясно, что без предварительного достаточно глубокого изучения свойств экосистем и механизмов формирования их откликов на различные антропогенные воздействия, без предварительного получения определенных данных об этих эффектах в лабораторных контролируемых условиях нельзя предложить ни адекватную программу мониторинга, ни рациональные методы сбора и обработки данных.

Далее оптимальные методы осреднения результатов наблюдений и выделения тренда в состоянии экосистем, диагностика причин изменений в их состоянии и прогноз развития наблюдаемых процессов на будущее, а также оценка экологической существенности упомянутых изменений немыслимы без использования математических моделей геофизических и биологических процессов.

Имея в виду все эти обстоятельства, мы продолжили в настоящем издании разрабатывать традиционные аспекты экологического мониторинга и моделирования экосистем, ориентируясь в основном на эффекты фонового загрязнения регионального и глобального масштабов. В то же время, ввиду того что роль климатического фона в формировании откликов экосистем на загрязнение сейчас становится все более очевидной для широкого круга специалистов-экологов, в настоящую книгу включен материал, касающийся как непосредственно биологически существенных компонентов климатической системы, так и откликов экосистем на изменения климата. Мы предполагаем в ближайшее время усилить последнее направление, что обусловлено в том числе потребностями прогнозирования наступающих глобальных климатических изменений.

Упомянутые выше проблемы обсуждались в 1989—1990 гг. на семинаре «Мониторинг состояния биосфера и математические методы в экологии», который продолжил свою работу в Лаборатории мониторинга природной среды и климата (ЛАМ) Госкомгидромета СССР и АН СССР. Настоящая книга, подготовленная по материалам семинара, является продолжением одноименных публикаций 1978—1989 гг.

НАУЧНОЕ ОБОСНОВАНИЕ И ОПЫТ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ НОРМИРОВАНИЕ: МЕТОДОЛОГИЯ И ПРАКТИКА

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

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

Научные разработки в области экологического нормирования стали особенно актуальными в последнее десятилетие в связи с проблемой трансграничного загрязнения воздуха.

Среди таких факторов загрязнения воздуха регионального и глобального масштабов особенно существенное воздействие на экосистемы суши потенциально могут оказывать озон, диоксид серы и диоксид азота. Эти вещества оказывают как прямое воздействие на растения, проникая через устьица в фотосинтезирующие органы, так и косвенное, изменяя характер сухих и влажных выпадений из атмосферы. Последнее может приводить как к повреждениям репродуктивных органов или листьев (хвои), так и к изменению химического состава корнеобитаемой зоны почвы, и вследствие этого — к нарушениям корневого питания растений.

Экологическим и физиологическим эффектам воздействия упомянутых газов на экосистемы суши, их компоненты посвящена обширная литература. Укажем, например, на суммирующие работы [6, 7, 10, 12, 15, 16, 20].

В последние годы проведена систематизация информации об эффектах прямого воздействия SO_2 , NO_2 и O_3 на деревья и сельскохозяйственные культуры [8, 9], предложен достаточно универсальный метод обобщения такой информации в виде зависимости доза—эффект [5] и сформулированы принципиальные подходы к экологическому нормированию [2, 3, 4, 14, 21].

В настоящее время в отношении прямых эффектов, по нашему мнению, база данных является достаточной для принятия экологических стандартов для SO_2 , NO_2 и O_3 в приземном слое воздуха.

В отношении влияния SO_2 и NO_2 на растительность суши через выпадения на почву разработки находятся на исследовательской стадии и должны быть продолжены.

КРИТЕРИИ

Несмотря на то что в специальной литературе представлено довольно много моделей экосистем, пока, пожалуй, не создано

типовой общепризнанной модели - для инженерно-экологических расчетов структурно-функциональных перестроек экосистем в ответ на изменение газового состава атмосферы. Поэтому нет смысла выбирать сложные критерии для экологического нормирования — их применение не обеспечено средствами для расчетов зависимостей «воздействие—отклик».

В этой ситуации из всего многообразия структурно-функциональных показателей экосистем целесообразно выбрать показатель, удовлетворяющий следующим условиям:

- экологическая существенность;
- экономическая важность (разумеется, в тех случаях, когда о ней можно говорить);
- наличие модели «воздействие—отклик» для действия газовых составляющих атмосферы;
- обеспеченность этой модели эмпирической информацией (т. е. базой знаний для оценки ее коэффициентов).

По нашему мнению, таким показателем является первичная продукция экосистем.

Ее экологическую существенность не стоит здесь как-то специально обосновывать — она общепризнана, а ее экономическая важность очевидна — достаточно упомянуть о таких аспектах продукции, как урожай сельскохозяйственных культур и древесина. Наличие же модели и достаточность ее эмпирической базы будут обоснованы в этой статье далее.

Какие же изменения первичной продукции следует считать допустимыми? Ю. А. Израэль в работе [1] предложил, в частности, следующий критерий: допустимо «в глобальном масштабе увеличение (или уменьшение) на несколько процентов (до 10 %) уже существующего глобального фона или каких-либо глобальных природных, естественных свойств или характеристик». Впоследствии Ф. Н. Семевский выдвинул гипотезу о недопустимости антропогенного снижения годичной продукции растений более чем на 10 % по сравнению с доиндустриальным уровнем; при этом недопустимость снижения продукции связывается с возможной неустойчивостью растений к стрессовым экологическим нагрузкам, а наличие 10 %-ного резерва — со стимулирующим действием диоксида углерода в атмосфере, уровень которого значительно возрос с начала века [12].

Для хронического воздействия газовых составляющих атмосферы на экосистемы суши ниже используется следующий критерий для экологического нормирования (Ф. Н. Семевский [12]):

- совокупный негативный эффект хронических (региональных и глобальных) уровней приземных концентраций загрязняющих атмосферу газов на годичную продукцию растений не должен превышать стимулирующего эффекта возросшего с доиндустриальной эпохи уровня содержания CO_2 .

В соответствии с региональной и глобальной проблематикой нашего рассмотрения в дальнейшем в качестве загрязняющих веществ будут рассматриваться озон, диоксид серы и диоксид

азота. Последние два вещества являются типичными и массо-выми составляющими промышленного и транспортного выбросов в атмосферу; они достаточно химически устойчивы и переносятся в атмосфере на расстояние примерно 1000 км. Озон образуется в атмосфере в ходе фотохимических и термических реакций с участием оксидов азота и углеводородов. При подходящих условиях он может образоваться на значительном расстоянии от источников выбросов оксидов азота; он фитотоксичен и, таким образом, является опасным вторичным загрязняющим веществом.

МОДЕЛЬ ВЛИЯНИЯ ГАЗОВЫХ СОСТАВЛЯЮЩИХ АТМОСФЕРЫ НА ПРОДУКТИВНОСТЬ РАСТЕНИЙ И ЕЕ ОБЕСПЕЧЕННОСТЬ ИНФОРМАЦИЕЙ

Многие газовые составляющие атмосферы, в первую очередь диоксид углерода, озон, диоксиды серы и азота, проникают через устьичный аппарат в фотосинтезирующие органы растений и оказывают на них свое действие — положительное или же отрицательное.

Особое место занимает здесь CO_2 , поскольку является одним из основных исходных продуктов для осуществления растением фотосинтеза и образования нового органического вещества. Таким образом, возрастание содержания CO_2 в нижней атмосфере потенциально может привести к возрастанию первичной продукции экосистем суши.

Для количественной оценки такого рода эффектов используется методология экспериментов в контролируемых условиях. Исходным биологическим материалом служат семена, проростки растений или срезанные побеги. Помещенные в специальные камеры, они выращиваются при известных (постоянных или переменных) уровнях воздействующего газа. В конце опыта измеряются общая биомасса растения (B) или его частей (листья, корни), или же урожай.

Обычная форма представления результатов таких экспериментов следующая:

$$D_{i1} < D_{i2} < \dots < D_{in_i},$$

$$B_{i1}, B_{i2}, \dots, B_{in_i},$$

где i — номер эксперимента в общем массиве; n_i — число различных дозовых нагрузок, использованных в i -м эксперименте; D_{ij} и B_{ij} — значения j -й дозовой нагрузки и показателя биомассы в конце опыта соответственно.

Весь массив экспериментальных данных обычно обрабатывается далее с помощью эмпирической модели с целью получения осредненных зависимостей для каких-либо достаточно широких групп растений и различных показателей продукции (общая биомасса растения или его частей, урожай).

Простейшая эмпирическая модель, пригодная для таких оценок следующая:

$$\ln B_{ij} = a_i + bD_{ij} + \xi_{ij}, \quad (1)$$

где a_i и b — параметры, а ξ_{ij} — случайные уклонения (статистический шум) [5, 22]. Обозначим дисперсию ξ через σ^2 .

Так как наибольшее беспокойство в последние два десятилетия вызывали газы-поллютанты регионального и глобального масштабов распространения, то наиболее богатая информация об экспериментах доза—эффект в специальной литературе имеется относительно действия SO_2 , NO_2 и O_3 . Она организована в виде описанных выше блоков в обзорных работах [8, 9].

Информация относительно действия CO_2 менее обширная и разнообразная. Для проведения количественных оценок мы имели результаты всего лишь 26 экспериментов с древесными растениями [23—26, 29], в которых исследовался показатель общей биомассы для следующих видов — элементов естественных экосистем: *Liquidambar styraciflua* L., *Pinus taeda* L., *Ochroma lagopus* Swartz., *Pentaclethra macroloba* (Willd.) Kunze.

Остальные данные касались сельскохозяйственных культур. Последних гораздо больше в специальной литературе (интерес к ним вполне естествен по коммерческим соображениям). Однако использовать в экологическом нормировании их вряд ли целесообразно: среди обитания этих видов искусственна, мы вполне управляем (чаще всего ежегодно) их воспроизводством и обеспечением устойчивости. Поэтому основываться приходится на описанном выше малочисленном блоке данных (табл. 1). Поскольку в дальнейшем обработка данных ведется с использованием логарифмического масштаба, то конкретные единицы массы сухого вещества для каждого эксперимента в табл. 1 не указываются.

Поскольку многие фундаментальные исследования (см. например, [18]) указывают на наличие эффекта насыщения при действии увеличивающихся концентраций CO_2 на рост растений, то имеющиеся данные были проанализированы в этом аспекте.

Для проведения этого анализа был использован следующий подход. Весь диапазон имеющихся в табл. 1 концентраций CO_2 ($0—1000 \text{ млн}^{-1}$) разделялся на два субдиапазона: $0—X \text{ млн}^{-1}$ и $X—1000 \text{ млн}^{-1}$. Затем методом, изложенным в [5], для каждого из этих субдиапазонов (используя лишь те эксперименты из табл. 1, для которых более одной концентрации CO_2 попадало в рассматриваемый субдиапазон, и, разумеется, игнорируя те эксперименты, для которых соответствующие концентрации не входили в рассматриваемый субдиапазон) определялся коэффициент b модели (1) и остаточное варьирование. Обозначим последнее через $\sigma_{0, X}$ и $\sigma_{X, 1000}$ для соответствующих субдиапазонов. Далее значение X определялось из условия минимальности критерия

$$(X\sigma_{0, X}^2 + (1000 - X)\sigma_{X, 1000}^2)/1000.$$

Таблица 1

Результаты экспериментов по воздействию СО₂ на биомассу растений

№ пп	Время экспозиции, ч	Концентрации СО ₂ , млн ⁻¹		Источник	
		Биомасса растения в конце опыта ¹			
<i>Liquidambar styraciflua</i> L.					
1	1008	340 102,9	910 141,5	[24]	
2*	1092	340 100	910 160	[25]	
3	112	350 0,011	675 0,013	1000 0,015	[29]
4	392	350 0,064	675 0,095	1000 0,095	[29]
5	756	350 0,404	675 0,692	1000 0,710	[29]
6	1176	350 1,505	675 2,597	1000 2,341	[29]
7	1568	350 3,748	675 5,961	1000 4,783	[29]
8	2688	350 9,9	500 14,2	650 14,3	[26]
9	280	350 0,057	675 0,082	1000 0,077	[29]
10	658	350 0,322	675 0,517	1000 0,518	[29]
11	1078	350 1,263	675 1,913	1000 1,824	[29]
12	1470	350 3,264	675 4,800	1000 4,023	[29]
<i>Pinus taeda</i> L.					
13	112	350 0,019	675 0,026	1000 0,025	[29]
14	392	350 0,095	675 0,087	1000 0,095	[29]
15	756	350 0,365	675 0,289	1000 0,485	[29]

¹ Приводится в граммах массы сухого вещества или в процентах (последнее отмечено знаком „*“ у номера эксперимента).

№пп	Время экспозиции, ч	Концентрации CO ₂ , млн ⁻¹			Источник
		Биомасса растения в конце опыта ¹			
16	980	350 0,504	675 0,624	1000 0,610	[29]
17	1176	350 0,949	675 0,884	1000 0,882	[29]
18	280	350 0,066	675 0,080	1000 0,078	[29]
19	644	350 0,210	675 0,202	1000 0,284	[29]
20	868	350 0,353	675 0,439	1000 0,493	[29]
21	1064	350 0,563	675 0,704	1000 0,613	[29]
22	2688	350 3,9	500 6,2	650 6,1	[26]
23	1008	340 115,5	910 158,0		[24]
24*	1092	340 100	910 157,0		[25]

Ochroma lagopus Swartz.

25	720	350 4,8	675 8,61		[23]
----	-----	------------	-------------	--	------

Pentaclethra macroloba (Willd.) Kunze

26	1476	350 13,24	675 17,15		[23]
----	------	--------------	--------------	--	------

Этот критерий имеет смысл дисперсии ошибки прогноза эффекта с помощью зависимости линейной на отрезках $[0, X]$ и $[X, 1000]$. Как показали расчеты, минимум достигается при $X = 675$ млн⁻¹.

Таким образом, анализ данных табл. 1 показал, что в диапазоне концентраций до 675 млн⁻¹ эффект насыщения можно не принимать во внимание, т. е. применима упомянутая выше простейшая эмпирическая модель (1) для всего диапазона концентраций.

В силу этого для окончательных оценок коэффициента b модели (1) не будут использоваться данные экспериментов (см. табл. 1) под номерами 1, 2, 23 и 24 — вторая концентрация

больше 675 млн^{-1} , и, следовательно, соответствующий опыт в расчет не принимается, а один оставшийся сам по себе использовать нельзя. Кроме того, в экспериментах с тремя концентрациями CO_2 третья, как правило, больше 675 млн^{-1} (кроме экспериментов № 8, 22, 25 и 26). В этих случаях мы не используем для оценок результаты третьего опыта. Таких экспериментов в табл. 1 описано 22; они в дальнейшем и использовались при оценках.

В табл. 2 сведены результаты оценок параметра b эмпирической модели (1) для действия CO_2 , O_3 , SO_2 и NO_2 на общую биомассу растения (единицы измерения 10^3 ч^{-1}), исходя из данных табл. 1. Единицы измерения концентраций газов — млн^{-1} , времени экспозиции — часы.

Таблица 2

Оценки параметра b эмпирической модели зависимости доза-эффект для показателя общей биомассы растения

Вещество	Оценка b , \bar{b}	Оценка ошибки b , σ_b	Число степеней свободы	Оценка остаточного варьирования, σ
CO_2	$0,70 \cdot 10^{-3}$	$0,14 \cdot 10^{-3}$	21	0,17
O_3	-5,76	1,13	36	0,23
SO_2	-0,70	0,18	42	0,19
NO_2	-0,21	0,22	23	0,15

При выполнении оценок использовались методика, предложенная нами в работе [5], и лишь те экспериментальные данные, где концентрация CO_2 не превышала 675 млн^{-1} , а остальных газов — $0,1 \text{ млн}^{-1}$, причем время воздействия было сравнимо с вегетационным периодом (последние три оценки в табл. 2 — по работе [5] с уточнениями).

Как видно из табл. 2, эффект прямого действия NO_2 недостоверен, поскольку для этого газа он находится в пределах ошибки ($b/\sigma_b \approx -1$). Для остальных рассмотренных газов эффект воздействия на продуктивность рассматриваемой группы растений может быть оценен с помощью формулы

$$P = P_0 \exp [b_{(\text{CO}_2)} \Delta D_{(\text{CO}_2)} + b_{(\text{O}_3)} \Delta D_{(\text{O}_3)} + b_{(\text{SO}_2)} \Delta D_{(\text{SO}_2)}], \quad (2)$$

где P_0 и P — исходное и измененное значения продуктивности, $\Delta D_{(.)}$ — изменение действующей дозы вещества и $b_{(.)}$ — коэффициенты, приведенные в табл. 2; единицы измерения дозы — $\text{млн}^{-1} \cdot \text{ч}$.

**ПРОГНОЗНЫЕ ОЦЕНКИ ИЗМЕНЕНИЯ
ПРОДУКТИВНОСТИ РАСТЕНИЙ СУШИ
ПОД ВЛИЯНИЕМ ИЗМЕНЕНИЯ КОНЦЕНТРАЦИИ CO_2
И РЯДА ДРУГИХ ГАЗОВ В АТМОСФЕРЕ**

Исследуя столь актуальные в настоящее время проблемы климатических изменений в результате антропогенного выброса CO_2 в атмосферу, следует помнить, что кроме косвенного воздействия

антропогенного CO_2 на растительный покров суши «возрастание уровня CO_2 — изменение глобального климата — изменение структуры и динамики фитоценозов» существует и прямое воздействие CO_2 на растения, описанное в предыдущем разделе. При выполнении прогнозных оценок важно оценить влияние сопутствующих факторов — ведь антропогенный выброс газов в атмосферу состоит не только из CO_2 . В нем присутствуют еще, в частности, SO_2 и NO_x . Последние индуцируют появление повышенных уровней озона. Каков же может быть интегральный эффект?

Для примера, используя последнюю формулу (2), рассчитаем изменение годичной продукции по отношению к современной в соответствии со следующими сценариями:

- время воздействия газов на растения $t=5$ мес $\times 30$ сут $\times 12$ ч = 1800 ч в течение года;
- увеличение содержания CO_2 в нижней атмосфере: 0, 50, 100, 150 млн^{-1} ;
- увеличение содержания озона в нижней атмосфере: 0, 0,01, 0,02, 0,03 млн^{-1} .

Результаты расчета представлены в табл. 3.

Таблица 3

Оценки изменения годичной первичной продукции под действием увеличения содержания CO_2 и O_3 (% от современного значения)

Увеличение содержания CO_2 , млн^{-1}	Увеличение содержания O_3 , млн^{-1}			
	0	0,01	0,02	0,03
0	0	-9,9	-18,8	-26,9
50	6,5	-4,1	-13,6	-22,1
100	13,4	2,2	-7,9	-17,1
150	20,8	8,8	-2,0	-11,7
200	28,7	15,9	4,4	-5,9

Если полагать, что современный глобальный уровень содержания CO_2 в атмосфере составляет 340 млн^{-1} , что на 20—25 % больше доиндустриального [28], то доиндустриальный уровень составлял 255—272 млн^{-1} .

Удвоение последнего значения содержания CO_2 приводит нас в диапазон концентраций 510—544 млн^{-1} , что соответствует увеличению современного значения (340 млн^{-1}) на 160—204 млн^{-1} .

Если воспользоваться теперь двумя последними строчками табл. 3, которые как раз описывают ситуацию для $\Delta\text{CO}_2=150$ и 200 млн^{-1} , то можно видеть, что годичная продукция может возрасти на 20—30 % при неизменных прочих условиях.

Однако одновременное увеличение концентрации озона может значительно изменить эти оценки и даже привести к негативному общему эффекту — снижению продуктивности.

Учитывая, что глобальное фоновое содержание озона можно оценить примерно $0,03 \text{ млн}^{-1}$ [13, с. 82], а в некоторых неурбанизированных местностях Западной Европы средняя годовая концентрация озона уже достигает $0,04 \text{ млн}^{-1}$ [27], то можно заметить, что стимулирующий эффект роста содержания CO_2 на продуктивность растений может быть существенно редуцирован озоном (см. табл. 3).

Влияние SO_2 в такого рода оценках, по-видимому, можно не учитывать, так как увеличение среднегодовой концентрации от глобальной фоновой $0,001 \text{ млн}^{-1}$ [11, с. 135] до наблюдаемой сейчас для некоторых неурбанизированных областей Западной Европы $0,012 \text{ млн}^{-1}$ [27] может корректировать данные табл. 3 лишь очень незначительно ($\sim 1\%$). Напомним, что влияние NO_2 (через устьичный аппарат) на продуктивность оценивается как нейтральное (см. табл. 2).

Полученные выводы качественно не изменятся при выборе иного значения времени воздействия газов на растения.

Сознавая ограниченность базы знаний и всю условность перенесения экспериментальных результатов на природные многофакторные процессы, мы все же полагаем, что изложенный подход может применяться для прогнозных оценок изменений первичной продукции лесных экосистем.

ПРЕДЕЛЬНО ДОПУСТИМЫЕ ХРОНИЧЕСКИЕ УРОВНИ КОНЦЕНТРАЦИЙ O_3 , SO_2 И NO_2

Покомпонентные экологические ограничения на содержание загрязняющих веществ в атмосфере (вторичные стандарты) существуют во многих странах. Ниже мы приведем некоторые средние годовые концентрации SO_2 по работе [27]: Китай — 40 млрд^{-1} , Канада — 24 млрд^{-1} , Бельгия, Франция, Греция, Ирландия, Люксембург, Нидерланды, Великобритания — $(32—48) \text{ млрд}^{-1}$; ФРГ, Дания, Италия — 56 млрд^{-1} ; Швейцария — 12 млрд^{-1} . Первичный (санитарно-гигиенический) стандарт США на среднеарифметическую за год концентрацию SO_2 составляет 30 млрд^{-1} ; он закреплен законодательно. Мы в данной статье используем приближенные равенства $1 \text{ млрд}^{-1} = 2,5 \text{ мкг}/\text{м}^3$ для SO_2 и $1 \text{ млрд}^{-1} = 2 \text{ мкг}/\text{м}^3$ для O_3 и NO_2 .

Необходимо отметить, что попытки комплексного, а не покомпонентного экологического нормирования NO_2 , O_3 и SO_2 в атмосфере предпринимались и ранее. Так, в документе [27] на основании имеющейся информации о реакциях доза—эффект для растений предлагаются следующие экологические нормативы для среднегодовых концентраций (млрд^{-1}):

для смеси $\text{SO}_2 + \text{NO}_2$: $c_{(\text{SO}_2)} \leqslant 16$, $c_{(\text{NO}_2)} \leqslant 20$;

для смеси $\text{SO}_2 + \text{NO}_2 + \text{O}_3$: $c_{(\text{SO}_2)} \leqslant 12$, $c_{(\text{NO}_2)} \leqslant 30$, $c_{(\text{O}_3)} \leqslant 15$.

В документе [19] предлагаются в некоторых отношениях еще более жесткие ограничения: для SO_2 — $8—12 \text{ млрд}^{-1}$; для O_3 — 25 млрд^{-1} ; для NO_x — 15 млрд^{-1} .

Основной довод для принятия упомянутых выше ограничений чаще всего следующий: если при данной концентрации загрязняющих веществ (или смеси) в эксперименте наблюдается какое-либо отклонение состояния растения от контроля (т. е. эффект заметен), то уровень загрязнения объявляется недопустимым.

По нашему мнению, этот подход неправомерен по следующим причинам теоретического характера:

- отсутствует единый критерий для оценки состояния растений (т. е. используются различные, часто несравнимые эффекты);
- отсутствует объективное представление о существенности изменений: какой-то эффект, взятый в некотором случае за критерий, может оказаться экологически несуществен, хотя и заметен;
- его заметность или же незаметность зависят от причин, к делу отношения не имеющих — от точности приборов, повторности в опытах.

Цитированные выше по источникам [19] и [27] предложения по экологическому нормированию смесей газов вряд ли приемлемы также с практической точки зрения:

- предлагаемые предельно допустимые концентрации O_3 — 15 и 25 млрд $^{-1}$ — ниже фона, оцениваемого нами далее в 27 млрд $^{-1}$, т. е. их достижение требует не только полного прекращения «производства» антропогенного озона, но и уничтожения части естественного тропосферного озона, что нереально и, по некоторым последствиям, может быть опасно (увеличение УФ радиации, поглощаемой озоном);
- для NO_2 предложенные нормативы близки к нормативам для SO_2 , хотя второй более фитотоксичен, а роль первого оценивается в среднем как нейтральная (см. табл. 2).

В силу этих причин мы предлагаем иной подход к экологическому нормированию SO_2 , NO_2 и O_3 .

Изложенные выше результаты в отношении прямого воздействия озона, диоксида серы и диоксида азота на продуктивность растений позволяют не рассматривать NO_2 — его прямое воздействие оказалось в среднем нейтральным. Однако исследование опасности, создаваемой NO_2 как химическим предшественником озона и возможным источником кислотных выпадений, продолжает быть актуальным.

Для O_3 и SO_2 принятый критерий (см. выше — одноименный раздел) позволяет количественно определить допустимые изменения

$$\Delta c_{(SO_2)} = c_{(SO_2)} - c_{(SO_2)}^0, \quad \Delta c_{(O_3)} = c_{(O_3)} - c_{(O_3)}^0, \quad \text{где}$$

$c_{(.)}$ и $c_{(.)}^0$ — соответственно суть рассматриваемые концентрации и фоновые доиндустриальные. В соответствии с принятым критерием изменения $\Delta c_{(SO_2)}$ и $\Delta c_{(O_3)}$ следует признать допустимыми, если их совокупное негативное воздействие на годичную продукцию растений компенсируется позитивным воздействием увеличения концентрации диоксида углерода. Напомним, что рассматриваются хронические концентрации.

Таким образом, как следует из формулы (2), принятый критерий допустимости количественно приводит к соотношению

$$\Delta = b_{(\text{SO}_2)} \Delta D_{(\text{SO}_2)} + b_{(\text{O}_3)} \Delta D_{(\text{O}_3)} + b_{(\text{CO}_2)} \Delta D_{(\text{CO}_2)} \geq 0, \quad (3)$$

где $\Delta D_{(.)}$ — изменения действующих доз соответствующих газов.

Здесь необходимо вспомнить о том, что значения коэффициентов $b_{(.)}$ в формуле (3) нам известны с ошибками (см. табл. 2). Поэтому для достаточной надежности удовлетворения принятого критерия, например на уровне достоверности $P=0,95$, необходимо выполнение неравенства $\Delta/\sigma_\Delta \geq 1,65$, где σ_Δ — ошибка Δ . Предполагая, что время воздействия t одинаково для всех газов и неизменно, учитывая справедливые в этом случае равенства $\Delta D_{(.)} = t \Delta c_{(.)}$, мы получаем соотношение

$$\frac{\Delta}{\sigma_\Delta} = \frac{b_{(\text{SO}_2)} \Delta c_{(\text{SO}_2)} + b_{(\text{O}_3)} \Delta c_{(\text{O}_3)} + b_{(\text{CO}_2)} \Delta c_{(\text{CO}_2)}}{(\sigma_{b_{(\text{SO}_2)}}^2 [\Delta c_{(\text{SO}_2)}]^2 + \sigma_{b_{(\text{O}_3)}}^2 [\Delta c_{(\text{O}_3)}]^2 + \sigma_{b_{(\text{CO}_2)}}^2 [\Delta c_{(\text{CO}_2)}]^2)^{1/2}} \geq 1,65. \quad (4)$$

Здесь $b_{(.)}$ и $\sigma_{b_{(.)}}$ — из табл. 2. В предыдущем разделе, следуя работе [28], современное содержание диоксида углерода оценивалось в 340 млн^{-1} , а доиндустриальное — в $255—272 \text{ млн}^{-1}$, т. е. в среднем $c_{(\text{CO}_2)}^0 = 263,5 \text{ млн}^{-1}$. Следовательно, $\Delta c_{(\text{CO}_2)} = c_{(\text{CO}_2)} - c_{(\text{CO}_2)}^0 = 76,5 \text{ млн}^{-1} = 76,5 \cdot 10^3 \text{ млрд}^{-1}$.

Мы провели расчеты по формуле (4) для $\Delta c_{(\text{SO}_2)}$ в диапазоне $0—140 \text{ млрд}^{-1}$ с шагом $2,8 \text{ млрд}^{-1}$ и для $\Delta c_{(\text{O}_3)}$ в диапазоне $0—15 \text{ млрд}^{-1}$ с шагом $0,3 \text{ млрд}^{-1}$.

Результаты расчета представлены на рис. 1. Символом (+) маркирована зона допустимых значений для $\Delta c_{(\text{O}_3)}$ и $\Delta c_{(\text{SO}_2)}$ — т. е. для хронических превышений доиндустриального фона регионального и глобального масштабов по озону и диоксиду серы. Немаркированной оставлена критическая зона, где нежелательный эффект имеет место с вероятностью $P \geq 0,95$ ($\Delta/\sigma_\Delta \leq -1,65$). Символом (•) на рис. 1 маркирована зона неопределенности, возникшая из-за неполноты информации и, как следствие, из-за ошибок в оценках коэффициентов модели (2).

Рисунок 1 является уточнением соответствующего рисунка из нашей работы [4], в частности учтены нелинейности границ зон. При расчетах использовались также уточненные значения коэффициентов.

На рис. 1 усматривается, в частности, существенная зависимость предельно допустимой концентрации для SO_2 от концентрации озона (и, наоборот, конечно).

Для того чтобы использовать этот факт в практике экологического нормирования необходимо знание «доиндустриальных» среднегодовых (средних за вегетационный период) концентраций озона в приземном слое воздуха ($0—50 \text{ м}$). Это чисто геофизическая задача, и мы не предполагаем ее решать в данной работе экологического характера. Для проведения оценок в этой работе мы используем в качестве «доиндустриального» уровня озона его

SO_2 млрд $^{-1}$

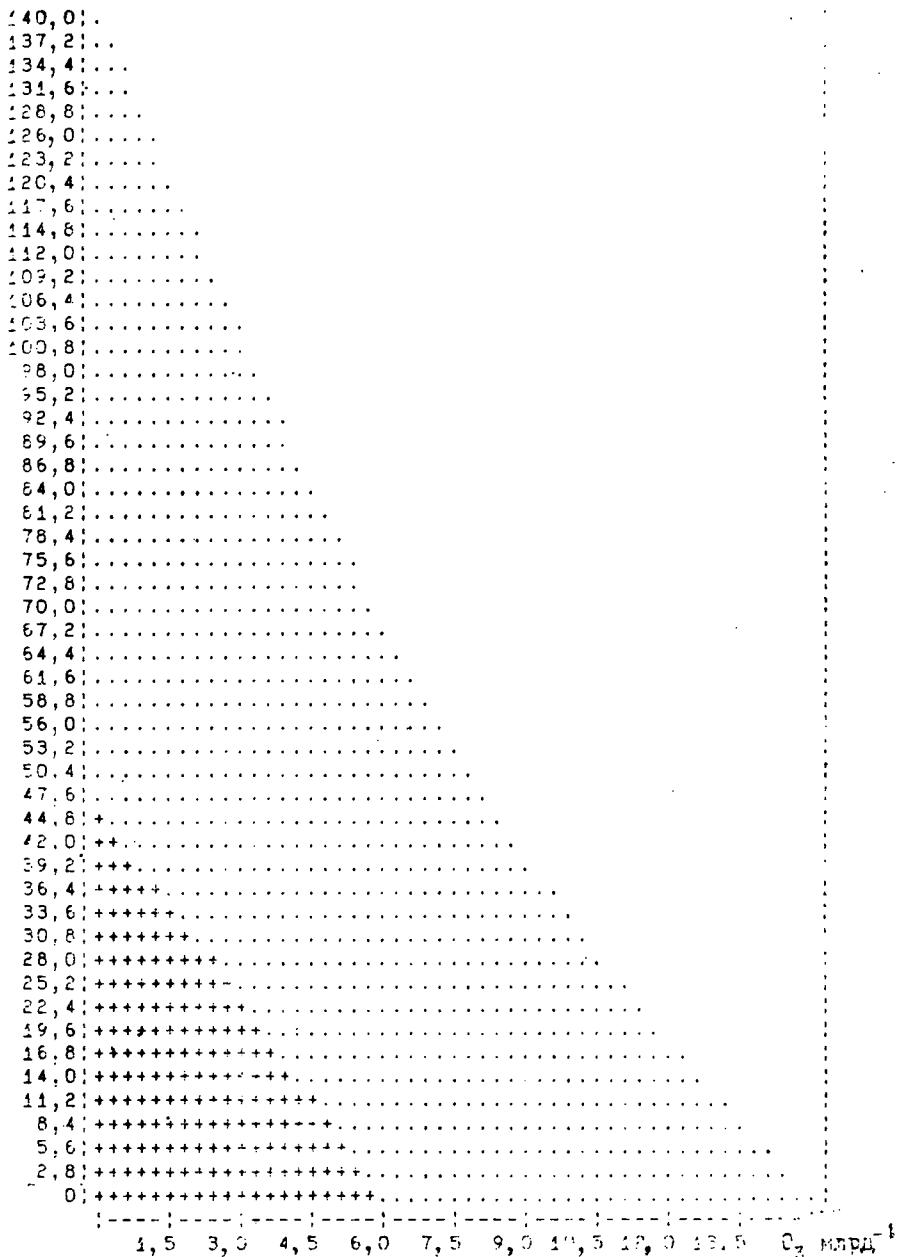


Рис. 1. Допустимые (+) и критические хронические превышения доиндустриального фона для O₃ и SO₂; (*) — зона неопределенности.

среднегодовую концентрацию в приземном слое воздуха в «экологически чистом» районе — в районе Южного полюса (см. рис. 2) т. е. примем $c_{(O_3)}^0 = 27$ млрд⁻¹. Судя по данным работы [17], среднемесячные концентрации меняются от года к году весьма незначительно и, таким образом, данная оценка среднегодовой концентрации должна быть достаточно точной.

При выполнении этого расчета мы будем игнорировать доиндустриальный глобальный фон SO_2 — ведь даже современный

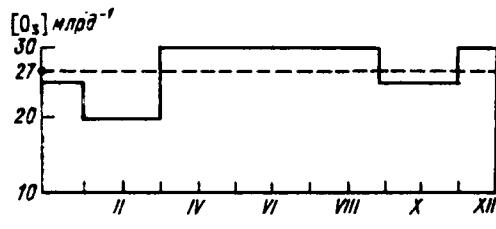


Рис. 2. Средние значения концентрации озона в приземном слое воздуха в различные месяцы за период наблюдений 1973—1978 гг. на станции мониторинга глобальных изменений климата (Южный Полюс) ([17], цит. по [13, с. 82], с изменениями).
Штриховой линией показана среднегодовая концентрация.

глобальный фон для диоксида серы составляет примерно 0,1 млрд⁻¹ [11, с. 135]; это значит, что при расчетах $c_{(SO_2)}^0$ будет полагаться нулем.

Используя эти оценки для $c_{(O_3)}^0$ и $c_{(SO_2)}^0$, а также данные, представленные на рис. 1, находим, что предельно допустимые хронические концентрации для SO_2 можно оценить следующим образом (концентрации SO_2 округлены):

Концентрация O_3 , млрд ⁻¹	Экологические ПДК для SO_2 , млрд ⁻¹
27	45
28,5	34
30	22
31,5	11
33	0

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выработанные подходы к экологическому нормированию и критерии предельно допустимых экологических уровней/нагрузок загрязнения, имеющаяся база данных и разработанные методы (модели) для оценок изменения продуктивности под действием ряда веществ (озона, диоксида серы, диоксида азота и диоксида углерода) в совокупности составляют достаточную удовлетворительную основу для принятия вторичных стандартов (экологических ПДК) для уровней хронического загрязнения приземного слоя воздуха озоном и диоксидом серы.

Поскольку при построении оценок использовалась усредненная информация (т. е. для расчетов употреблялись усредненные для видов деревьев константы), предлагаемые предельно допустимые уровни непригодны для территорий с заповедной флорой — принятые критерии не обеспечивают сохранность каждого вида растений, но лишь стабильность экосистемы в целом.

Учитывая комплексный, а не покомпонентный характер предложенных нормативов, контролировать их можно лишь на станциях (пунктах) комплексного мониторинга, где по крайней мере поставлены измерения хронических уровней диоксида серы и озона. Качественные измерения хронических уровней возможны лишь при использовании автоматических газоанализаторов непрерывного действия, имеющих накопитель данных для последующего занесения их в банк данных и соответствующей математической обработки. При этом особое внимание следует уделять озону вследствие его высокой фитотоксичности.

Такие газы, как диоксиды серы и азота, являются также источниками закисления осадков. Это может наложить свои ограничения на их хронические уровни, особенно при неблагоприятных гидрометеорологических условиях (штиль, туман). Однако этому сложному вопросу мы намерены посвятить отдельную публикацию.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Израэль Ю. А. Фоновый мониторинг и его роль в оценке и прогнозе глобального состояния биосфера.— В кн.: Комплексный глобальный мониторинг загрязнения окружающей природной среды. Труды II Международного симпозиума.—Л.: Гидрометеоиздат, 1982, с. 23.
2. Израэль Ю. А. Экология и контроль состояния окружающей среды. 2-е изд.—М.: Гидрометеоиздат, 1984.
3. Израэль Ю. А., Семенов С. М., Кунина И. М. Комплексный подход к экологическому нормированию загрязнения воздуха.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем.—Л.: Гидрометеоиздат, 1988, т. 11, с. 10—23.
4. Израэль Ю. А., Семенов С. М., Кунина И. М. Загрязнение атмосферы регионального и глобального масштабов: оценка последствий воздействия на растительность суши и проблема экологического нормирования.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1989, т. 12, с. 10—18.
5. Израэль Ю. А., Кунина И. М., Семенов С. М. Сравнительные оценки влияния озона, двуокиси серы и двуокиси азота на продуктивность высших растений.—ДАН СССР, 1989, т. 308, № 1, с. 247—250.
6. Загрязнение воздуха и жизнь растений.—Л.: Гидрометеоиздат, 1988.—535 с.
7. Кислотные дожди/Ю. А. Израэль, И. М. Назаров, А. Я. Пессман и др. 2-е изд.—Л.: Гидрометеоиздат, 1989.—269 с.
8. Кунина И. М. Влияние озона на растения.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1986, т. 9. с. 44—87.
9. Кунина И. М. Влияние O_3 , SO_2 и NO_2 на биомассу высших растений.—Обнинск, ВНИИГМИ—МЦД, 1988.
10. Николаевский В. С. Газоустойчивость растений.—Новосибирск; Наука, 1980.
11. Опыт фонового комплексного мониторинга загрязнения природных сред/Ф. Я. Ровинский, И. А. Колосков, Ю. П. Черханов и др.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1979, т. 2, с. 134—147.
12. Разработать научные основы экологического нормирования антропогенного воздействия на экосистемы суши и предложить экологические нормы ряда приоритетных загрязняющих веществ для континентальных экосистем.—М., 1990.—114 с.
13. Ровинский Ф. Я., Егоров В. И. Озон, окислы азота и серы в нижней атмосфере.—Л.: Гидрометеоиздат, 1986.
14. Экологические эффекты загрязнения природной среды глобаль-

ного масштаба/Ю. А. Израэль, Л. М. Филиппова, Г. Э. Инсаров, Ф. Н. Семевский, С. М. Семенов.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1987, т. 10, с. 10—22.

15. Acidic precipitation. Formation and Impact on Terrestrial Ecosystems.— Düsseldorf, Verein Deutscher Ingenieure, 1983, 281 p.
16. Air pollution of photochemical oxidants.— Heidelberg, N. Y., Tokyo: Springer-Verlag, 1985.
17. Altman S. J. Surface ozone measurements in the clean air.— J. Geophys. Res., 1981, vol. 86, N C2, p. 1174—1180.
18. Carbon dioxide enrichment of greenhouse crops.— Boca Raton, Florida, CRG Press, Inc., 1986.
19. ECE Critical Levels Workshop. United Nations Economic Commission for Europe. Final Draft Report. Bad Harzburg, FRG, 14—18 March, 1988, 146 p.
20. Effects of SO₂ on Plants.— Moscow: Gidrometeoizdat, 1984.
21. Izrael Yu., A., Semenov S. M. Ecological horizon.— In: Acidification and Its Policy Implications. Amsterdam: Elsevier, 1986.
22. Izrael Yu. A., Kunina I. M., Semenov S. M. Comparative estimates of the effects of ozone, sulphur dioxide and nitrogen dioxide on plant productivity.— In: Air Pollution Effects on Vegetation Including Forest Ecosystems. Proceedings of the Second US/USSR Symposium, 1989, p. 197—200.
23. Oberbauer S. P., Strain B. P., Fletcher N. Effect of CO₂-enrichment on seedling physiology and growth of two tropical tree species.— Phys. Plant., 1985, vol. 65, N 4, p. 352—356.
24. Rogers H. H., Bingham G. E., Cure J. D. Responses of selected plant species to elevated CO₂ in the field.— J. Environ. Qual., 1983, vol. 12, p. 569—574.
25. Rogers H. H., Thomas J., Bingham G. E. Response of agronomics and forest species to elevated CO₂.— Science, 1983, vol. 220, p. 428—429.
26. Sionit N. et al. Long-term atmospheric CO₂ enrichment effects the growth and development of *Liquidambar styraciflua* and *Pinus taeda* seedlings.— Canad. J. For. Res., 1985, vol. 15, p. 468.
27. The air quality standard for SO₂ and particles (Directive 80/779/EEC) and its significance for the other main air pollutants.— Comission of the European Communities, Final Report, Luxemburg, 1986.— 221 p.
28. The greenhouse effect, climate change, and U.S. forests.— The Conservation Foundation. Dexter, Michigan: Thomson-Shore, Inc., 1987.
29. Tolley L. C., Strain B. R. Effects of CO₂ enrichment on growth of *Liquidambar styraciflua* and *Pinus taeda* seedlings under different irradiance levels.— Canad. J. For. Res., 1984, vol. 14, p. 343—350.

ECOLOGICAL STANDARDIZATION: METHODOLOGY AND PRACTICE

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

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

The concept of standardization in social-economical and natural-science senses is considered in the paper. The possible mechanisms of anthropogenic pressure on natural and man-made ecosystems limitation are analyzed. The critical loads are given as maximum permissible for ecosystems stability and prediction of effects on them. The sufficiency of knowledge available for establishing the maximum permissible ecological loads for ozone and sulfur and nitrogen oxides is evaluated.

СТАНОВЛЕНИЕ КОНЦЕПЦИИ БИОСФЕРЫ КАК ПЛАНЕТАРНОЙ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ

B. A. Абакумов

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

Когда прошлые цивилизации хоронили себя на кладбищах своих собственных ошибок, их место неизменно занимали другие. В случае глобального экологического кризиса, который, по мнению многих экологов [40, 48, 50, 89, 91, 94, 98—100, 106], стремительно надвигается на человечество и разразится, если не будут предприняты радикальные незамедлительные действия, может быть поставлена под сомнение и сама возможность возрождения цивилизации ввиду глобальных масштабов предрекаемого кризиса. Глобальные масштабы экологического кризиса обусловливаются, конечно, не развитием и господствующим положением в мире монотеистических цивилизаций, как это представляется известному историку Арнольду Тойнби [108], а детерминируются сугубо материальным фактом, заключающимся в том, что загрязненные воздух и вода не считаются ни с какими политическими границами. В биогеохимический круговорот веществ в биосфере вовлекаются огромные массы токсичных веществ антропогенного происхождения, под воздействием антропогенных факторов происходит нарушение озонного слоя; накопление в атмосфере диоксида углерода и ряда малых газовых составляющих неуклонно ведет к изменению климата; развиваются процессы опустынивания, наблюдается угнетение и гибель лесов на больших пространствах; сокращаются глобальные ресурсы плодородия почв, уменьшаются запасы чистых пресных вод; кислотные дожди становятся проблемой века, регрессируют пресноводные экосистемы [45—47].

Важнейшим методологическим принципом системного подхода к изучению глобальных экологических проблем является принцип анализа процессов, связанных с этими проблемами, как элементов планетарной экологической системы. Это требует дальнейшей углубленной разработки концепции биосферы как планетарной экологической системы. Поэтому история становления этой концепции приобретает особую актуальность.

Современное понимание биосферы как планетарной экологической системы сложилось в результате синтеза представлений, первоначально развивавшихся независимо друг от друга: представлений о биосфере как вместелище жизни, как арене, на которой разыгрывается «драма жизни», и представлений о взаимосвязи и взаимозависимости различных видов организмов друг от друга и от окружающей их среды, о целостности природных комплексов, объединяющих сообщества живых организмов и абиотические условия их обитания. И те и другие представления имеют

очень давние истоки и богатую историю, изложению которой может быть посвящена специальная монография, здесь же мы коснемся лишь отдельных ее фрагментов.

Известные с античных времен концепции надорганизменных живых систем первоначально носили сугубо мистический характер. В сочинении Платона «Тимей» «Сверхсущество ... объемлет все остальное живое по особям и родам как свои части...» [60, с. 471]. Аналогичные суждения принадлежат и более древнему греческому философу элейской школы Зенону. На одинаковый смысл этих рассуждений Платона и Зенона Элейского указывал еще во второй половине второго столетия Секст Эмпирик [63, с. 263]. Элементы экологических знаний содержались в трудах Гиппократа и Аристотеля, но знаменитый реформатор античной медицины не касался, а великий Стагирит решительно не разделял представлений о взаимной приспособленности различных видов живых организмов [83, 85].

Накоплению эмпирических знаний о природных комплексах, объединяющих сообщества организмов и абиотические условия их обитания, в большой степени способствовало начавшееся с середины XVI в. создание ботанических садов: в Падуе в 1545 г., в Пизе в 1547 г., в Болонье в 1567 г., в Лейдене в 1577 г., в Гейдельберге в 1593 г. и др. В Москве такой сад, получивший название «Красный сад», был заложен в 1623 г. Назаром Ивановым. Большое разнообразие разводимых в этих садах растений заставляло обращать внимание не только на названия и систематизацию последних, но и на специфичность требований различных видов растений к условиям среды, на их зависимость от этих условий. Научное значение полученных в ботанических садах знаний было осознано довольно скоро. Андре Чезальпино из Ареццо, автор капитального труда, изданного в 1583 г. во Флоренции в шестнадцати томах под заглавием «De Plantis libri XVI» писал: «Много лет я занимался своими исследованиями в различных странах, посещая обыкновенно места, на которых растут различные роды трав, кустарников и деревьев; мне оказывали помощь... сады, устроенные для публики и заключавшие в себе иноzemные растения, собранные из самых отдаленных стран» (цит. по [72, с. 379]).

Внимание ботаников в этот период было почти полностью поглощено исследованием флоры и созданием научной системы растений. Тем не менее в 1691 г. был опубликован обширный обзор «механизмов выживания различных родов животных», принадлежавший перу Джона Рея [103], автора первой сводки по флоре Англии и первого варианта естественной истории растений [53].

В трудах естествоиспытателей XVIII в. отчетливо прослеживается развитие понятия биотического сообщества, полуторастолетиями позже обозначенного Карлом Мёбиусом [101] термином «биоценоз». Так, в 1721 г. Ричард Брэдли, известный своими заслугами в становлении агрономии, писал: «все организмы в большей или меньшей степени зависят друг от друга, что любая от-

дельная часть произведений природы необходима для поддержания всего остального и что если одной из них недостает, то все остальное должно неизбежно прийти в расстройство» [86, с. 159].

С замечательной ясностью и четкостью это положение в дальнейшем было глубоко развито в трудах одного из главных основоположников экологии — Карла Линнея. Взаимосвязь между животными и растительными организмами рассматривалась им с точки зрения пользы для всего сообщества в целом [95]. Весьма замечательно, что, будучи убежденным креационистом, утверждая, что все виды растений и животных были созданы творцом и с тех пор остаются неизменными, Линней в то же время указывал на последовательную смену одних растительных сообществ другими на определенном участке среды.

В монографии «Устройство природы» [96] первый президент Шведской академии наук сделал еще один важный шаг в направлении развития концепции целостности надорганизменных биологических систем: наряду с взаимозависимостью растительных и животных организмов в сообществе он постулировал обязательную субординацию функций и иерархию структур. В понимании экологических закономерностей Линней намного опередил современных ему естествоиспытателей, и поэтому не удивительно, что не труды по экологии, а создание искусственной системы растительного и животного мира, реформа ботанического языка, последовательное применение бинарной номенклатуры и описание большого числа видов растений и животных вошли в перечень заслуг, составивших его всемирную славу еще при жизни.

Понятие биологического сообщества присутствовало в трудах многих естествоиспытателей XIX в., но оно не обозначалось специальным термином, хотя бывали и исключения. Так, английский естествоиспытатель Эдвард Блит [84] пользовался термином «физиологическая система». По Блиту, виды, образующие «физиологическую систему», занимают определенную область и находятся в тесной взаимозависимости друг от друга.

В XIX в. продолжают интенсивно формироваться естественно-научные представления зависимости органических форм от условий среды. Основатель Женевского ботанического сада швейцарский ботаник Огюстен Декандоль изучение воздействий внешней среды на растительные организмы выделил в самостоятельную науку — «эпиреологию».

Вполне определенные высказывания о причинно-следственных связях между организмом и средой мы находим в трудах замечательного практического врача и передового мыслителя первой половины XIX в. Иустина Евдокимовича Дядьковского [43, 44], оказавшего большое влияние на целое поколение врачей и биологов России. Среди учеников И. Е. Дядьковского, которых современники почтительно называли «дядьковцами», был и Карл Францевич Рулье — основатель единственной в мире в додарвинский период школы биологов-эволюционистов. К. Ф. Рулье существенно углубил и конкретизировал идеи своего учителя о взаимозависи-

мости и причинно-следственных связях между организмами и средой обитания. Исследования, которые значительно позже получили название экосистемных, он полагал «задачей, достойной первого из первых ученых обществ». Рулье призывал биологов «исследовать три вершка ближайшего к исследователю болота относительно растений и животных, и исследовать их в постепенном взаимном развитии организации и образа жизни посреди определенных условий» [62, с. 229]. Экологические исследования Рулье привели его к формулировке «Закона двойственности жизненных элементов»: «Для совершения полного круга развития нужно обобщенное участие двоякого рода элементов, принадлежащих живому, и элементов, для него внешних. Закон двойственности жизненных элементов, или закон общения животного с миром. Этот закон имеет самое общее, мировое значение» [61, с. 16].

Методологические принципы системного изучения природных комплексов разрабатывались также современником И. Е. Дядьковского и К. Ф. Рулье известным немецким географом и путешественником Александром Гумбольдтом [33, 34].

Важное значение для последующего развития экосистемных представлений имело объяснение с естественно-научных позиций целесообразного устройства органических форм. Труд Чарльза Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение избранных пород в борьбе за жизнь» и в этом аспекте имел фундаментальное значение [35]. Сейчас менее известно, что одновременно с выходом в свет «Происхождения видов» Дарвина и независимо от него целесообразное устройство органических форм было правильно объяснено с естественно-научных позиций Н. А. Бекетовым [10], первым президентом Петербургского общества естествоиспытателей и последним в царское время выборным ректором Петербургского университета. Положения, выдвинутые им в труде «Гармония в природе», нашли всестороннее развитие в его исследованиях влияния абиотических факторов, и прежде всего света и климата на растения [11]. Гармонию в природе А. Н. Бекетов не абсолютизовал, а понимал, как относительную целесообразность [12].

Важным шагом в развитии экосистемных представлений следует считать концепцию противоречивого, диалектического единства организма и среды, развитую И. М. Сеченовым. В начале 1861 г. им были прочитаны публичные лекции на тему «Так называемые растительные акты в животной жизни». В этих лекциях утверждался принцип единства организма и среды, выдвигалась идея саморегуляции, неразрывно связанная с представлением о гомеостазе. И. М. Сеченов писал: «Организм без внешней среды, поддерживающей его существование, невозможен; поэтому в научное определение организма должна входить и среда, влияющая на него, так как без последней существование организма невозможно...» [64, с. 24].

В 1866 г. немецкий зоолог-дарвинист Эрнст Геккель ввел

в научную литературу термин «экология», обозначив им науку, одним из главных основоположников которой был еще за столетие до этого К. Линней. Под экологией Геккель понимал науку об отношениях организмов к окружающей среде, включая в понятие среды как неорганические условия среды (физические и химические особенности местообитания и климата), так и органические, обусловливаемые контактами с другими организмами [90].

Двадцатью годами позже американский зоолог из Лаборатории естественной истории штата Иллинойс Форбс [87] обозначил природный комплекс живых организмов и их абиотического окружения специальным термином «микрокосм», подчеркнув свою преемственность древней идеи макрокосма — микрокосма. Общеприменимые представления об органической целостности природных комплексов организмов и их абиотического окружения Форбс успешно применил в своих практических исследованиях загрязнения реки Иллинойс. Он подробно описал изменения, происходящие в сообществах водных организмов по мере продвижения загрязнения вниз по течению, а также естественное самоочищение, осуществляющее гидробионтами на различных участках реки, т. е. исследовал прямые и обратные связи между состоянием биотического сообщества и состоянием абиотической среды. Тогда же Гензен [92] в морской экологии представляет биотоп и биоценоз как составляющие единого целого. Экосистемный подход, базирующийся на представлении о целостности, единстве и взаимообусловленности биотических и абиотических процессов в водотоке, нашел отчетливое выражение в работах основателя гидробиологии пресных вод Фореля [88], рассматривавшего вслед за Форбсом водоем как микрокосм.

В работах, опубликованных в конце прошлого столетия, В. В. Докучаев [36—39] начал развивать применительно к наземным экологическим системам «учение о тех многосложных и многообразных соотношениях и взаимодействиях, — а равно о законах, управляющих вековыми изменениями их, — которые существуют между живой и мертвой природой» [36, с. 46]. Эти работы великий русский почвовед рассматривал как первую главу задуманного им капитального труда «о соотношениях между живой и мертвой природой», завершить который ему не позволила тяжелая болезнь [16].

Идеи В. В. Докучаева оказали большое влияние на дальнейшее развитие представлений о целостности природных комплексов, объединяющих сообщества живых организмов и абиотические условия их обитания. Работы П. А. Костычева, Г. И. Танфильева, И. К. Пачосского, А. И. Войкова, Г. Ф. Морозова, а позже В. Н. Сукачева, В. Р. Вильямса глубоко, аргументировано показали, что смена растительных и животных сообществ происходит в прямой зависимости от условий среды и что эта смена обязательно сопряжена с активным воздействием на среду, имеющим своим следствием соответствующее изменение последней. В этих рабо-

так идея природного комплекса как единства живой и неживой природы получает дальнейшее всестороннее развитие.

Г. Ф. Морозов [56, 57] прекрасно разработал учение о лесе как биогеоценозе. К аналогичному пониманию болот пришел и Р. П. Аболин [9]. Учение о болотах как биогеоценозе было всесторонне изложено В. Н. Сукачевым [65] — учеником и последователем Г. Ф. Морозова. Тоже следует сказать и о «Луговедении» А. П. Шенникова [81]. Уже в 20-е годы представления о том, что организм имеет дело со средой, к которой он не только приспособлен, но и которую он активно приспосабливает к себе, становятся достаточно широко распространенными. Определенная заслуга в этом принадлежит и трудам Гендерсона [30], Лотке [97] и ряда других исследователей.

В 1934 г. Л. Л. Россолимо предложил балансовый подход к изучению водоемов, реализованный на энергетической основе Г. Г. Винбергом [27]. Энергетический принцип изучения водных экологических систем составил главную идеиную методическую основу экосистемного подхода, в котором весь водоем рассматривается как целое, формирующееся на основе тесного взаимодействия абиотических и биотических факторов, круговорота вещества и потока энергии.

Для обозначения целостных образований, включающих не только организмы, но и весь комплекс физических факторов местообитания в самом широком смысле, в середине 30-х годов был предложен термин «экосистема». Понятие экосистемы со временем, по-видимому, приобрело несколько более широкое содержание, чем то, которое ему первоначально придавал английский фитоценолог А. Г. Тэнсли [106, 107]. В толковании многих современных авторов «экосистема» — понятие безразмерное и может охватывать пространство любой протяженности — от капли прудовой воды до биосфера в целом [28, с. 632]. Оно охватывает как естественные природные комплексы, так и искусственные, например сельскохозяйственные угодья, сады, парки и т. п.

В 1940 г. В. Н. Сукачевым [66] было выдвинуто понятие биогеоценоза, близкое по своему содержанию к понятию экосистемы, но отличающееся от последнего очевидной определенностью своего объема. Попытки отождествления этих понятий некорректны. Действительно, как справедливо отмечает Г. Г. Винберг [28], даже аквариум или пчелиный улей представляют собой экосистемы, но не являются биогеоценозами. В понимании В. Н. Сукачева Биогеоценоз представляет собой элементарную ячейку биогеосферы, заключенную в границах конкретных растительных сообществ [67—71]. Живые и косные компоненты биогеоценоза связаны между собой обменом веществ и энергии. В результате внутренних противоречивых тенденций этих компонентов биогеоценоз непрерывно изменяется и развивается. Однако наряду с динамичностью биогеоценоз обладает определенной устойчивостью во времени. Такая устойчивость обусловлена тем, что естественные биогеоценозы образуются в результате длительной и всесто-

ронней адаптации живых компонентов друг к другу и к компонентам косной среды. Поэтому биогеоценозы, выведенные из устойчивого состояния теми или иными факторами, могут восстанавливаться в форме, близкой к исходной после устранения этих факторов [41]. Понятие биогеоценоза, выдвинутое В. Н. Сукачевым, явилось естественным развитием идей В. В. Докучаева [36—39], Г. Ф. Морозова [56—57], Г. Н. Высоцкого [29] и др. о взаимозависимости живых и косных тел природы и имело определяющее значение в формировании современного понятия биосферы как планетарной экологической системы.

Термин «биосфера» был введен в геологию в 1875 г. австрийским геологом Э. Зюссом. В монографии, посвященной происхождению горной системы Альп, Зюсс термином «биосфера» обозначил концентрическую оболочку Земли, в которой представлена жизнь [104]. Как в этой небольшой малоизвестной монографии, так и в капитальном труде, обобщившем представления о строении и развитии земной коры на основе контракционной гипотезы, господствовавшей в геологии вплоть до открытия радиоактивного распада элементов, Зюсс не дал строгого определения понятия биосфера и оставил неясным, относится ли оно только к сфере, заселенной живыми организмами, или включает также и геологические слои, образованные в предшествующие геологические эпохи, в которые существовала жизнь [105].

По свидетельству Хуссера [93], аналогичные представления о планетарной области жизни были высказаны несколько раньше, еще в 1869 г., современником Зюсса немецким географом Фридрихом Ратцелем. Последний вновь вернулся к ним спустя тридцать три года в увлекательно написанной книге «Жизненное пространство» [102].

В разработке понятия биосферы у Ратцеля и Зюсса были предшественники, среди которых обычно называют пионера эволюционного учения Жана Батиста Ламарка и значительно реже французского анатома и физиолога Феликса Вик д'Азира [109], который, по утверждению В. И. Вернадского [26], первым увидел, что среда жизни имеет свои особенности, отвечает тому, что позднее Зюссом было названо биосферой. Однако почти двумя столетиями раньше основоположник науки об электричестве, ярый сторонник и смелый пропагандист идей гелиоцентрической системы Коперника Уильям Гильберт в книге, увидевшей свет в год сожжения на костре инквизиции Джордано布鲁но, изображая строение земного шара в разрезе, выделил особую оболочку — «скорлупу» Земли, к которой приурочена жизнь на планете [32]. «Скорлупа» Земли Гильберта, по-видимому, была первым прообразом биосферы в понимании последней Зюсса. Близкое по содержанию к «скорлупе Земли» Гильберта понятие находим и в блистательной монографии скончавшегося в юном возрасте нидерландского географа Бернхардуса Варениуса, который впервые выделил из сложившейся к середине XVII в. системы знаний о Земле географию общую и региональную. В одну из

трех сфер Земли он объединил минералы, грунт, растения и животных [18].

Среди более поздних предшественников Ратцеля и Зюсса справедливо назвать и русского физика и океанографа Э. Х. Ленца, напечатавшего превосходный «Курс физической географии», выдержавший три издания. Давая определение этой науки, он писал: «Физическая география излагает явления, замечаемые нами на поверхности и в доступных нам глубинах Земли, рассматривая их преимущественно как условия для развития органической жизни» [51, с. 1]. Жизнедеятельность организмов Э. Х. Ленц ставил в один ряд с такими огромными геологическими силами, как работа воды, вулканизм, землетрясения [52].

Концепции географического детерминизма Ратцеля были широко известны его современникам, а монография Зюсса «Лик Земли» оказала огромное влияние на геологическую мысль в конце XIX — начале XX в., но их суждения о биосфере оставались незамеченными естествоиспытателями на протяжении нескольких десятилетий. Они были возрождены В. И. Вернадским уже тогда, когда труды, составившие известность Ратцелю и научную славу Зюссу, утратили свое прежнее значение. Вернадский [19—26] развил представления о биосфере как общепланетарной оболочке, области активной жизни, охватывающей толщи тропосферы, гидросферы и часть литосферы.

Понимание места живых организмов в биосфере благодаря трудам В. И. Вернадского принципиально изменилось. Он впервые указал на активную преобразующую деятельность организмов в изменении лика Земли, развил учение о космической роли жизни в геологической истории Земли. Если в представлении Зюсса живые организмы были как бы самодавлеющими телами в биосфере, причинно с ней не связанными, то в представлении В. И. Вернадского живые организмы теснейшим образом материально и энергетически связаны с биосферой, они ее продукт, форма организованности, ее геологическая функция, огромная геологическая сила, определяющая биосферу. До В. И. Вернадского наиболее близко к такому пониманию места и роли живых организмов подходил В. В. Докучаев, указывавший на закономерную генетическую связь между животным, растительным и минеральным царствами, между живой и неживой природой и рассматривавший естественные природные сочетания, образуемые элементами живой и неживой природы, как единые природные комплексы, находящиеся в состоянии постоянного развития. Вслед за В. И. Вернадским Л. С. Берг дал новые подтверждения мощного преобразующего влияния организмов на лик Земли [15, 17].

Научная концепция биосферы, выдвинутая В. И. Вернадским послужила плодотворной основой для дальнейшей творческой разработки. И. П. Герасимов [31] выделил три основных направления разработки отечественными учеными научной концепции биосферы. Это наиболее традиционное для отечественной науки гео-

графическое направление, в развитие которого фундаментальный вклад внесли Л. С. Берг, В. Н. Сукачев, А. А. Григорьев; успешно развивающееся многими исследователями, преимущественно в последнее время, философское и социально-экономическое направление и наиболее тесно связанное с личными исследованиями В. И. Вернадского геохимическое направление, особенно большой вклад в развитие которого внесли А. Е. Ферсман, Б. Б. Полянов, А. П. Виноградов.

Заслуживает внимания исследование Г. Ф. Хильми [75—79] биосфера как саморегулирующейся, чрезвычайно сложной динамической системы с исключительно большим числом параметров, устойчивое состояние которой обеспечивается сложным согласованием самых разнообразных элементов ее динамической структуры, саморегулированием всех ее ярусов и биоценозов, ландшафтов и климатических зон, каждого отдельного организма и их сообществ, населяющих сушу, гидросферу и тропосферу. По Хильми, истоками саморегулирования биосфера являются замкнутые контуры связи между физической средой и «живым веществом». При этом специфическая структура организационных связей в биосфере накладывает «определенные ограничения на проявления законов природы и порождает дополнительные связи между явлениями, происходящими в системе» [77, с. 59].

Для понимания организации биосфера принципиальное значение имеет изучение отношений между биологическими системами различных структурных уровней и их окружающей средой. Эти отношения имеют некоторую аналогию с отношением микрообъекта и прибора, на что нами впервые было указано в 1962 г. [1—3]. Немногим позже к такому же выводу пришел академик В. А. Фок [73, 74]. Отмечая, что следствия, вытекающие из невозможности проведения резкой границы между микрообъектом и прибором, настолько существенны, что требуют специальной философской разработки, он писал: «Можно провести аналогию между этим вопросом, возникающим в физике, и, скажем, вопросом о соотношении между живым организмом и средой в биологии. Живой организм — это не то, что среда, но абсолютно резкой границы между тем и другим провести нельзя» [73, с. 234—235].

Невозможность проведения «абсолютно резкой границы» между живым организмом и средой связана, в частности, с тем, что живые и неживые составляющие биологических систем абсолютно различны, но до тех пор, пока биосистемы функционируют нормально, они неотделимы друг от друга абсолютно. Костные, инертные образования входят в состав биологических систем таким образом, что конкретное целое имеет форму живого.

Исходя из того что любой живой организм состоит как из «живых», так и из «неживых» образований, В. Н. Беклемишев [14] предложил все части, созданные организмом или вовлеченные им извне в его организацию, рассматривать не как «живое вещество», а как организованную материю (добавим к этому, как

биологически организованную материю), и совокупность всех живых существ, входящих в состав биосфера, именовать геомеридой. Термин «геомерида» впервые был предложен в 1919 г. К. Д. Стрынкевичем, но в научную литературу введен В. Н. Беклемишевым [13]. В таком подходе у К. Д. Стрынкевича и В. Н. Беклемишева были предшественники. Так, Ю. Ю. Петри [58, 59] совокупность всех живых существ, населяющих Землю, обозначил термином «биосфера», заимствовав этот термин у Юесса и придав ему принципиально иное значение.

В. Н. Беклемишев геомериду как «высший биоценоз» противополагал биосфере как «высшему биотопу». Нами биосфера понимается не как «высший биотоп», а как его высшее, диалектическое единство с геомеридой. В биосфере отдельные ее компоненты существуют не изолированно, а взаимодействуют друг с другом, оказывая друг на друга формообразующее влияние [5]. При этом в биосфере нет структур, не выполняющих какой-либо функции, так же как нет функций, не связанных с какой-либо структурой.

Невозможность проведения «абсолютно резкой границы» между живым организмом и средой обусловлена прежде всего тем, что живое и неживое, кажущиеся безоговорочно различными началами, в биосфере, в ее подсистемах, в подсистемах ее подсистем, в их элементах, иначе говоря, в биологических системах всех структурных уровней постоянно переходят друг в друга, образуя противоречивое в самом себе единство, систему, в которой живое выступает как высшее организующее начало. Это движение непосредственного исчезновения одного в другом и есть становление биосферы [5]. То что В. И. Вернадский называл «былыми биосферами», как и «современная» биосфера, есть лишь элементы чрезвычайно сложной временной структуры единой биосферы, поскольку «не результат есть действительно целое, а результат со своим становлением», как указывал Гегель в «Феноменологии духа» [29, с. 2]. Согласно его взглядам, один результат — это труп, оставивший позади себя жизнь. Биосфера — как действительно целое — это не совокупность результатов становления, а планетарная экологическая система, живая благодаря непрекращающемуся процессу становления. Вышеизложенное приводит к пониманию жизни как процесса становления биосферы, протекающего на всех структурных уровнях биологических систем, представляющих собой подсистемы и элементы биосферы, подсистемы и элементы ее подсистем и элементов [5]. Непонимание этого не позволяет некоторым современным исследователям принять концепцию биосферы как планетарной экологической системы, что находит отражение и в их определениях биосферы. Так, по определению Г. Ф. Хильми: «биосфера — это область нашей планеты, в которой существует живое вещество и где проявляется его влияние» [79, с. 445]. П. Дювиль и М. Танг в широко известной монографии «Биосфера и место в ней человека» определяют биосферу как «пространство на земном шаре, в котором обитают живые организмы и функциони-

рут экосистемы» [42, с. 107]. В «Метеорологическом словаре» С. П. Хромова и Л. И. Мамонтовой биосфера определяется как «области на Земле, в которых существует органическое вещество и где проявляется влияние этого вещества» [80, с. 62]. Таким образом, в представлениях многих современных исследователей биосфера продолжает оставаться вместилищем жизни, что принципиально отличается от развивающихся здесь представлений о биосфере как планетарной экологической системе.

Планетарная экологическая система иерархически структурирована. Самые крупные подсистемы биосферы (подсистемы первого порядка) связаны с основными структурными образованиями плана Земли — континентами и океанами. Подсистемы первого порядка состоят из подсистем второго порядка, которые обычно бывают связаны как бы с особыми ландшафтными мирами, обладают несоизмеримо большей экологической замкнутостью, чем подсистемы, их составляющие, и имеют самостоятельную историю развития всех своих компонентов: органического мира, рельефа и др. В длинной цепи иерархически соподчиненных биологических систем высших структурных уровней важное место принадлежит биогеоценозу как элементарной единице биосферы. Каждый биогеоценоз обладает своей неповторимой индивидуальностью, что соответствует сформулированному нами ранее принципу абсолютной индивидуальности биологических систем [4]. Биогеоценозы состоят из микрогруппировок, представляющих собой первичные наиболее мелкие совокупности живых и неживых компонентов биогеоценоза, образующих для каждого биогеоценоза более или менее отчетливо выраженную мозаичность.

В планетарно-экологическую систему в настоящее время входит более двух миллионов видов организмов. Для каждого организма характерна определенная организация его структур. В многоклеточных организмах с наиболее развитой структурой выделяются: системный, органный, тканевый и клеточный уровни организации. В зависимости от характера взаимодействий организмы образуют разные системы. Организмы одного вида, находящиеся между собой в генетических взаимодействиях, образуют популяции. Биоценозы как бы сотканы из различных популяций.

Биологические системы всех структурных уровней существуют в единстве взаимной обусловленности. Они возникли и развивались как некоторые части целого — биосфера, — как ее элементы и подсистемы. Система взаимоотношения элементов и подсистем прежде всего характеризует биосферу, которая как целое доминирует над ними и в процессе их развития, и при определении их сущности. На начальном этапе развития биосфера должна была представлять собой наипростейшую планетарную экологическую систему, неразвитую структуру которой нельзя отождествлять со структурой современной биосферы, хотя начало биосферы и остается имманентным всем последующим этапам ее развития, основой биосферы, сохраняющейся на всем протяжении ее существования.

Целостность биосфера обеспечивается прежде всего системой различных типов связей, важная роль в которой принадлежит связям управления. В этом аспекте в организации биосфера выделяются две стороны — управляемая и управляющая, дифференцирующиеся в процессе развития биосфера и достигающие наибольшего развития в современную эпоху биосфера. Управляющие системы разных рангов подсистем и элементов биосфера образуют иерархически организованную систему, которая объединяет, согласует и регулирует функции подсистем и элементов различных рангов биосфера.

Управляющие системы высших и низших рангов подсистем и элементов биосфера принадлежат к различным типам управляющих систем. А. А. Ляпунов [54, с. 78] определил организм, с точки зрения кибернетика, «как объект наивысшего возможного ранга, сохраняющие реакции которого вырабатываются при помощи управляющей системы, у которой высший ярус управления является структурным, в то время как надорганизменные объекты контролируются управляющими системами, у которых высший ярус управления организован по статистическому типу...» Получающаяся сама собой при статистическом типе образования высшего яруса взаимная заменяемость объектов низшего яруса значительно повышает надежность функционирования систем этого типа. Принципиально иная ситуация складывается при структурном объединении. Здесь возникают самостоятельные проблемы повышения надежности системы и обеспечения взаимозаменяемости ее частей.

А. А. Ляпунов [55] отмечал, что более низкие уровни управления более специализированы, как правило, и ведают менее широким кругом функций, тогда как более высокие уровни управления настраивают в целом функционирование управляющих систем низших уровней и таким образом затрагивают целый комплекс различных функций соответствующей системы. Чем крупнее и сложнее управляемая система, тем более разнообразные функции должна выполнять управляющая система. Поэтому статистические связи на высших ярусах могут возникать легче, чем структурные. «Этим объясняется то, что надорганизменные процессы управления имеют много ярусов (популяционный, биогеоценологический, наконец, биосферный), которые построены на статистическом принципе» [54, с. 79].

Иерархическая структура системы управления биосфера обеспечивает ей многие важные преимущества, которыми биосфера не располагала бы при иных типах организации. Как известно, системы иерархической структуры обладают в сравнении, например, с централизованными системами большими преимуществами с точки зрения выработки разнообразных ответных реакций на различные воздействия. Системы иерархической структуры выгодно отличаются от централизованных систем и меньшей жесткостью структуры, и несомненно большей пластичностью, поскольку приспособление централизованной системы

к изменениям, как случайным, так и выражющим эволюцию самой системы и окружающей среды, происходит не в отдельных частях системы, а лишь в центральном пункте управления, ошибки в работе которого не могут быть ничем скорректированы и существенно отражаются на состоянии всей системы. Иерархически же организованное управление намного увеличивает надежность функционирования всей системы в целом. В иерархии управляющих систем биосфера наибольшего развития достигают управляющие системы основных структурных уровней биосферы, к которым на суббиосферном уровне следует отнести прежде всего организмы и клетки.

Управляющая система биосферы обладает различными механизмами регуляции. К наиболее древним из них принадлежит, например, химический механизм регуляции. Он основан на том, что в различных подсистемах и элементах биосферы образуются различные по своей химической природе и характеру воздействия химические соединения. Многие из них, обладая большой биологической активностью, могут уже в крайне малых концентрациях существенно влиять на те или иные процессы, протекающие в биосфере. Поступая в те или иные системы биосферы, они диффузно распространяются из области поступления во всех направлениях и направленно переносятся движением воздушных и водных масс. При этом они могут оказывать влияние на системы, весьма отдаленные от тех, в которых они образуются, действуя с различной силой на различные компоненты и процессы в этих системах, в зависимости от чувствительности последних к данному химическому агенту. Сила ответных реакций в целом будет зависеть от числа элементов, вовлеченных в сферу действия данного химического агента, и от силы действия на них этого химического агента.

В современную эпоху биосфера высшим ярусом ее управляющей системы является человеческое общество [8]. Высший ярус современной системы управления биосферы — человеческое общество — принципиально усиливает целостность биосферы, являясь важнейшим интегрирующим аппаратом биосферы.

С появлением современного высшего яруса управляющей системы биосферы — человеческого общества, — в комплексе законов, определяющих существование и развитие биосферы, возникает новое «ведущее звено», которое принципиально изменяет условия проявления ранее действовавших законов. С развитием современного высшего яруса управляющей системы биосферы определенные отношения исторически первичного и вторичного в биосфере изменяются в известном смысле на противоположные. Смена этих отношений происходит поэтапно, охватывая все большую совокупность исторически первичных законов.

Общество становится к биосфере в отношение управления при материальном производстве. Таким образом, с появлением в биосфере человека история развития системы управления биосферой теснейшим образом связана с историей развития способа произ-

водства, а следовательно, и с историей развития производительных сил и производственных отношений.

Управление обществом биосферой осуществляется через средства труда. Решающим условием возникновения и формирования современного высшего яруса системы управления биосферой было создание и применение орудий производства. Шло развитие и совершенствование орудий труда и вместе с этим возрастала роль общества в управлении биосферой. Особенно существенно она возрастала с освоением человеком новых веществ или сил природы. Увеличение производительных сил общества, совершенствование орудий производства, увеличение производственного опыта и навыков людей к труду вело не только к увеличению производительности общественного труда, но к увеличению роли общества в управлении биосферой. Однако производительные силы хотя и являются ведущим элементом в развитии верхнего яруса системы управления биосферой, сами по себе еще не определяют тип этой системы. Последний, как было сказано выше, определяется способом производства материальных благ. Экономические законы того или иного общественного строя определяют структуру, размещение, пропорции и концентрацию производительных сил, а также характер их развития и управления ими, что имеет принципиальное значение в управлении биосферой [8].

Высший ярус управляющей системы биосфера в настоящее время имеет как бы сегментированное строение. Различные сегменты высшего яруса управляющей системы принадлежат к различным типам управления. Таким образом, на настоящем этапе развития высший ярус управляющей системы биосфера характеризуется многотипностью управления.

Развитие управляющей системы биосфера и в том числе ее высшего яруса представляет естественно-исторический процесс, подчиняющийся объективным законам. Основным ведущим противоречием на современном этапе развития биосфера является противоречие между биосферой как планетарной экологической системой и высшим ярусом ее управляющей системы — обществом как социальной системой. Это противоречие выступает основным источником всей диалектики отношений биосфера и общества.

Степень осознания обществом своей объективной роли высшего яруса управляющей системы биосфера, теоретическое выражение этой роли находит отражение в идеологии. Подлинно передовой и гуманной идеологией наших дней является идеология, объединяющая все население земного шара на борьбу за создание наиболее благоприятных условий жизни на Земле не только для ныне живущих поколений, но и для будущих поколений людей. Ныне живущие поколения должны передать грядущим поколениям не только материальные и духовные ценности, но и пригодную для жизни и прогресса природную среду [6].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абакумов В. А. Черты сходства в математическом аппарате квантовой механики и динамики численности популяций животных.— В кн.: Тезисы Докладов на совещании молодых ученых ВНИРО. М.: Рыбное хозяйство, 1963, с. 6—8.
2. Абакумов В. А. Некоторые вопросы, связанные с определением радиационной интенсивности промысла.— Труды Всесоюзного научно-исследовательского ин-та морского рыбного хозяйства и океанографии, 1964, т. 50, с. 179—192.
3. Абакумов В. А. Принцип дополнительности в биологии.— В кн.: Труды молодых ученых ВНИРО. М.: Пищевая промышленность, 1964, с. 115—147.
4. Абакумов В. А. Принцип В. П. Горячкина применительно к изучению количественных закономерностей биологических процессов.— Земледельческая механика ВАСХНИЛ, 1969, т. 12, с. 5—16.
5. Абакумов В. А. Иерархичность организации биосфера.— В кн.: Методологические аспекты исследования биосферы. М.: Наука, 1975, с. 159—168.
6. Абакумов В. А. Система гидробиологического контроля качества природных вод в СССР.— В кн.: Актуальные проблемы охраны окружающей среды в Советском Союзе и Федеративной Республике Германия. Труды научного симпозиума. Мюнхен, 1984, с. 491—529.
7. 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, с. 273—283.
8. Абакумов В. А. Высший ярус управляющей системы биосфера. За гармонию взаимоотношений человека и природы.— В кн.: Материалы Всеобщего симпозиума. М.: Знание, 1988.— 101 с.
9. Аболин Р. П. Опыт эпигенологической классификации болот//Болотоведение. 1914, № 3—4, с. 231—285.
10. Бекетов А. Н. Гармония в природе.— Русский вестник, 1860, кн. 2, с. 197—241; 1886, кн. 1—2, т. 30, с. 534—558.
11. Бекетов А. Н. Есть ли причины предполагать, что формы растений приспособлены к свету?— Натуралист. 1865, № 14, с. 263—267; 1985, № 15, с. 286—290; 1865, № 16, с. 295—298.
12. Бекетов А. Н. О борьбе за существование в органическом мире. Три публичные лекции.— Вестник Европы, 1873, т. 5(43), кн. 10, с. 558—593.
13. Беклемишев В. Н. Организм и сообщество (к постановке проблемы индивидуальности в биоценологии).— Труды Биологического НИИ и Биологической станции при Пермском Гос. ун-те, 1928, т. 1, вып. 2—3, с. 127—149.
14. Беклемишев В. Н. Об общих принципах организации жизни.— Бюллетень Московского общества испытателей природы, 1964, т. 69, вып. 2, с. 22—38.
15. Берг Л. С. Климат и жизнь.— М., 1922.— 196 с.
16. Берг Л. С. В. В. Докучаев как географ.— Почвоведение, 1939, № 2, с. 14—19.
17. Берг Л. С. Климат и жизнь/2-е переработ. и доп. изд.— М.: Географиз, 1947.— 356 с.
18. Варениус Б. Бернарда Варения Всеобщая география, пересмотренная Жаком Невтоном и дополненная Яковом Журенном. Переведенная с латинск. яз. на русский и в некоторых местах присовокуплены приложения (пер. П. Б. Иноходцева), ч. 1.— Спб., 1870—256 с.
19. Вернадский В. И. О размножении организмов и его значении в механизме биосфера.— Изв. АН СССР, 1926, сер. VI, т. 20, № 9 с. 697—720.
20. Вернадский В. И. О размножении организмов и его значении в механизме биосфера.— Изв. АН СССР, 1926, сер. VI, т. 20, № 12, с. 1053—1060.
21. Вернадский В. И. Биосфера. I—II.— Л., 1926.— 146 с.
22. Вернадский В. И. Об условиях появления жизни на земле.— Изв. АН СССР, 1931, сер. VII, № 5, с. 633—653.
23. Вернадский В. И. Очерки геохимии.— М.—Л., 1934.— 380 с.

24. Вернадский В. И. О коренном материально-энергетическом сплочении живых и косных тел биосферы.— Проблемы биогеохимии, 1939, вып. 2.— 33 с.
25. Вернадский В. И. О геологических оболочках Земли как планеты.— Изв. АН СССР. Сер. географ. и геофиз. 1942, № 6, с. 251—262.
26. Вернадский В. И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения.— М.: Наука, 1965.— 374 с.
27. Винберг Г. Г. Опыт изучения фотосинтеза и дыхания в водной массе озера. К вопросу о балансе органического вещества (сообщение 1).— Труды Лимнологической станции в Косине, 1934, т. 18, с. 5—24.
28. Винберг Г. Г. Экосистема.— БСЭ, т. 29. М.: Советская энциклопедия, 1978, с. 632—633.
29. Высоцкий Г. Н. Покрововедение.— Записки Белорусского государственного института сельского и лесного хозяйства в память Октябрьской Революции, 1925, вып. 4, с. 151—159.
- 29а. Гегель Г. Ф. Сочинения. Т. 4. Системы наук (ч. 1. Феноменология духа).— М., 1959.— 440 с.
30. Гендерсон Л. Д. Среда жизни. Исследование физико-химических свойств неорганического мира с точки зрения их приспособленности к потребностям жизни.— М.—Л., 1924.— 197 с.
31. Герасимов И. П. Взаимодействие природы и общества и задачи современной географии.— В кн.: Взаимодействие природы и общества (философские, географические, экономические аспекты проблемы). М.: Наука, 1973, с. 5—22.
32. Гильберт В. О магните, магнитных телах и о большом магните Земле. Новая физиология, доказанная множеством аргументов и опытов.— М.: Изд-во АН СССР, 1956.— 411 с.
33. Гумбольдт А. Ф. Космос. Опыт физического мироописания Александра фон Гумбольдта.— Спб., ч. 1—5, 1848—1863.
34. Гумбольдт А. Ф. География растений/Под ред. акад. Н. И. Вавилова.— М.—Л.: Сельхозгиз, 1936.— 228 с.
35. Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора.— М.: Сельхозгиз, 1952.— 484 с.
36. Докучаев В. В. К вопросу о переоценке земель Европейской и Азиатской России с классификацией почв.— М., 1898.— 116 с.
37. Докучаев В. В. Место и роль современного почвоведения в науке и жизни.— Ежегодник геологии и минералогии России, 1898, т. 3. (Избранные сочинения, т. 2. М., 1949).
38. Докучаев В. В. К изучению о зонах природы. Горизонтальные и вертикальные почвенные зоны.— СПБ, 1899. (Избранные сочинения, т. 3. М., 1949).
39. Докучаев В. В. Отчет по геологическому обследованию Бессарабской губернии в почвенном отношении.— Кишинев, 1900.— 25 с.
40. Дорст Ж. До того как умрет природа.— М.: Мысль, 1968.
41. Дылис Н. В. Структура лесного биогеоценоза.— М.: Наука, 1969.— 55 с.
42. Дювио П., Танг М. Биосфера и место в ней человека.— М.: Прогресс, 1968.— 253 с.
43. Дядьковский И. Е. Общая терапия.— М., 1836.— 121 с.
44. Дядьковский И. Е. Практическая медицина. Ч. 1. Болезни лихорадочные.— М., 1845.— 596 с. Ч. 2. Болезни лихорадочные.— М., 1846.— 500 с.
45. Израэль Ю. А. Экология и контроль состояния природной среды.— М.: Гидрометеоиздат, 1984.— 560 с.
46. Израэль Ю. А. Глобальные проблемы биосферы и стратегия охраны окружающей среды.— В кн.: Актуальные проблемы охраны природной среды в Советском Союзе и Федеративной Республике Германии. Труды II симпозиума. Л.: Гидрометеоиздат, 1987, т. 1, с. 25—67.
47. Израэль Ю. А. Роль гидрометеорологии и наук об окружающей среде в исследовании и регулировании состояния биосферы. Об Экологической программе страны.— В кн.: Достижения в области гидрометеорологии и контроля природной среды. Л.: Гидрометеоиздат, 1987, с. 167—182.

48. Капица П. Л. Глобальные научные проблемы ближайшего будущего.— В кн.: Методологические аспекты исследования биосферы. М.: Наука, 1975, с. 47—52.
49. Кимберли М. М., Димрот Э. Распределение осадочных углерода, серы, урана и железа как свидетельство сходства сосочков архейской и более поздних атмосферы и гидросфера.— В кн.: Ранняя история Земли. М.: Мир, 1980, с. 575—582.
50. Коммонер Б. Замкнутый круг.— Л.: Гидрометеоиздат, 1974.
51. Ленц Э. Х. Курс физической географии/3-е изд.— СПб, 1865.— 325 с.
52. Ленц Э. Х. Избранные труды.— Л.: АН СССР, 1950.
53. Лункевич В. В. От Гераклита до Дарвина. Очерки по истории биологии. Т. 2, XVII и XVIII вв.— М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1940.— 945 с.
54. Ляпунов А. А. Об управляющих системах в живой природе.— В кн.: О сущности жизни. М.: Наука, 1964, с. 66—68.
55. Ляпунов А. А. Кибернетические подходы к биологии (сборник статей).— Новосибирск: АН СССР, 1973.— 232 с.
56. Морозов Г. Ф. Учение о лесе.— Введение в биологию леса, 1912, вып. 1.— 83 с.
57. Морозов Г. Ф. Учение о лесе/4-е изд.— М.—Л., 1928.— 368 с.
58. Петри Э. Ю. Задачи научной географии.— СПб, 1887.— 28 с.
59. Петри Э. Ю. Методы и принципы географии. Руководство по методике географии/2-е изд.— СПб., 1892.— 317 с.
60. Платон. Сочинение в 3 томах, т. 3.— М.: Мысль, 1971.— 687 с.
61. Рулье К. Ф. Общая зоология. Научное наследство. Т. 2.— М.—Л.: АН СССР, 1951.
62. Рулье К. Ф. Жизнь животных по отношению ко внешним условиям.— Избранные биологические произведения. М.—Л.: АН СССР, 1954.
63. Секст Эмпирик. Сочинения в 2-х томах. Т. 1.— М.: Мысль, 1975.— 397 с.; т. 2.— М.: Мысль, 1976.— 419 с.
64. Сеченов И. М. Избранные философские и психологические произведения.— М., 1947.— 647 с.
65. Сукачев В. Н. Болота, их образование, развитие и свойства.— Л., 1926.— 163 с.
66. Сукачев В. Н. Развитие растительности как элемента географической среды в соотношении с развитием общества.— В кн.: О географической среде в лесном производстве. Л.: Наука, 1940, с. 53—62.
67. Сукачев В. Н. Идея развития в фитоценологии.— Современная ботаника, 1942, № 1—2, с. 19—31.
68. Сукачев В. Н. Биогеоценология и фитоценология.— ДАН СССР, Нов. сер., 1945, т. 27, № 6, с. 447—449.
69. Сукачев В. Н. Фитоценология, биоценология и география.— В кн.: Второй Всесоюзный географический съезд. Тезисы докладов пленарных заседаний. М.—Л.: АН СССР, 1947, с. 17—25.
70. Сукачев В. Н. О соотношении понятий географический ландшафт и биогеоценоз.— Вопросы географии, 1949, сб. 16, с. 45—60.
71. Сукачев В. Н. О некоторых современных проблемах изучения растительного покрова.— Ботанический журнал, 1956, т. 41, № 4, с. 41—56.
72. Уэзвелл В. История индуктивных наук от древнейшего и до настоящего времени. Т. 3, 1869.— 379 с.
73. Фок В. А. Живые контакты между физиками и философами способствовали развитию науки.— В кн.: Методологические проблемы науки. Материалы заседания президиума АН СССР.— М.: Наука, 1964, с. 234—235.
74. Фок В. А. Квантовая физика и философские проблемы.— В кн.: Материалы ко Второму Всесоюзному совещанию по философским вопросам современного естествознания, посвященному 100-летию со дня рождения В. И. Ленина. М.: АН СССР, 1970.
75. Хильми Г. Ф. Теория информации и экология животных.— Вопросы философии, 1957, с. 168—172.
76. Хильми Г. Ф. Философские вопросы преобразования природы.— Вопросы философии, 1962, № 12, с. 57—62.
77. Хильми Г. Ф. Основы физики биосферы.— Л.: Гидрометеоиздат, 1966.— 300 с.

78. Хильми Г. Ф. Современное состояние научных концепций биосферы.— В кн.: Методологические аспекты исследования биосферы. М.: Наука, 1975, с. 91—99.
79. Хильми Г. Ф. Уроки биосферы.— В кн.: Методологические аспекты исследования биосферы. М.: Наука, 1975, с. 445—454.
80. Хромов С. П., Мамонтова Л. И. Метеорологический словарь/Изд. 3.—Л.: Гидрометеоиздат, 1974.— 568 с.
81. Шеников А. П. Луговедение.— Л., 1941.— 512 с.
82. Эггертон Ф. Развитие концепции баланса природы.— В кн.: Историко-биологические исследования. М.: Наука, 1978, вып. 6, с. 54—96.
83. Balme D. M. Aristotle's use of the teleological explanation. Inangular lecture.— London, 1965.— 24 р.
84. Blyth E. Observations on the various seasonal and other external changes which regularly take place in birds, more particularly in those which occur in Britain: with remarks on their great importance in indicating the true affinitis of species; and upon the natural system of arrangement.— Mag. Natural History, 1836, N 9.
85. Bodenheimer F. S. Aristotle—the father of animal ecology.— In: Hoenenaje a Millas-Vallicrosa. Consejo superior de investigaciones científicas. Barcelона, 1954, vol. 1, p. 165—181.
86. Bradley R. A philosophical account of the works of nature. Endeavouring to set forth several gradations remarkable in the mineral, vegetable, and animal parts of the creation. Tending to the composition of a scale of life.— London, 1721.
87. Forbes S. A. The lake as microcosm.— Peoria Sci. Assoc. Bull., 1887, p. 77—87.
88. Forel F. A. Handbuch der Seekunde.— Stuttgart, 1901.— 249 S.
89. Farrester J. World dynamics.— Massachusetts, Whright — Allen Press, Inc., Cambridge, 1971.
90. Haeckel E. Generelle morphologie der Organismen allgemeine grundzüge der organischen Formen — Wissenschaft, mechanisch beründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz — Teorie, Bd. 2. Allgemeine Entwickelungsgeschichte der Organismen. Kritische Grundzüge der mechanischen wissenschaft von den entstehenden Formen der Organismen.— Berlin, G. Reimer, 1866.— 462 S.
91. Hall J. Ecology. Can we survive under capitalism?— N. Y., 1972.
92. Hensen V. Die Plankton-Expedition und Hoeckels Darwinismus-Naturwissenschaften.— Kiel u. Leipzig, 1891.— 87 S.
93. Hussert K. Archiv für Landes- und Volkskunde der Provinz Sachsen, nebst angrenzenden Landesteilen.— Geographische Zeitschrift, 1905, sg. 11, N 10, S. 595—596.
94. King. State of the planet Statement. First draft.— JFIAS, 1975.
95. Linnaeo C. Specimen academicum de oeconomia naturae.— Comptes rendu: Lärda Tidn. Stockholm, 1749, p. 105—108.
96. Linnaeo C. Dissertation academicum de politia naturae.— Comptes rendu: Lärda Tidn. Stockholm, 1760.— 22 p.
97. Lotka A. J. Elements of physical biology.— Baltimore: Williams and Wilkins Co., 1925.— 460 p.
98. McHale J., McHale M. C. Human requirements. Supply level and outer bounds.— A Policy Paper. Aspen Institute for Humanistic studies, 1975.
99. Meadows D. H., Meadows D. L., Randers J., Behrens W. W. The limits of growth.— N. Y.: Univ. Books, 1972.
100. Mesarovic M., Pestel E. Mankind at the Turning Point. The second report to the Club of Rome.— N. Y.: Reader's digest Press, 1974.— 147 p.
101. Möbius K. A. Auster und die Austernwirtschaft— Wiegändt, Hempel de Parey, Berlin, 1877.— 126 S.
102. Ratzel F. Living space: a Biogeographical study (Der Zebenraum. Eine biogeographische Studie) — Compl. publ. for Albert Schäffle on the 75-th ann. of his birth. on Febr. 24, 1901, off by K. Bücher, K. V. Fricker, F. X. Funck, G. V. Mandry, G. V. Mayr, F. Ratzell, 1901.— P. 103—189.
103. Ray J. Synopsis methodica animalium quadrupedium et serpentini genesis.— London, 1693.— 336 p.

104. Suisse E. Die Entstehung der Alpen.— Wien, 1875.
105. Suisse E. Das Antlitz der Erde.— Leipzig, 1883—1909.
106. Teller E. The energy disease.— Harper Magazine, Febr., 1975.
107. Tansley A. G. The use and abuse of vegetational concepts and terms.— Ecology, 1935, vol. 16, N 3, p. 284—307.
108. Toyubee A. The religious background of the present environmental crisis.— Intern. J. Env. Studies, 1972, vol. 3.
109. Vieq d'Azyr F. Traite d'anatomie et de physiologie. 1.1786, p. 6.

DEVELOPMENT OF THE CONCEPT OF THE BIOSPHERE AS THE PLANETARY ECOLOGICAL SYSTEM

V. A. Abakumov

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

Presented is the current concept of biosphere as the planetary ecological system that has been developed as a result of synthesis of ideas initially developing separately: namely the ideas on the biosphere as the receptacle of life and the ideas on interrelations among various species of organisms and the environment, on the integrity of natural complexes combining communities of living beings and abiotic conditions of their life.

ВРЕМЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ БИОГИДРОЦЕНОЗОВ И ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ГИДРОМЕТЕОРОЛОГИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК

В. А. Абакумов, Ю. В. Курилова

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

Временная организация биогеоценозов тесно связана с гелиогеофизическими циклами в биосфере [3]. В научной литературе рассматриваются по меньшей мере две схемы влияния гелиогеофизических факторов на биологические явления. Согласно первой, организмы биогеоценоза непосредственно реагируют на случайно расположенные во времени возмущения. Согласно второй, происходит принудительная синхронизация ритмов биогеоценоза циклическими изменениями гелиогеофизических факторов [5].

Временная организация биогеоценозов проявляется наиболее ярко во временному масштабе сезонных сукцессий [10]. В основе временной организации биогеоценозов лежат периодические процессы. Для периодических процессов биологических систем характерна повторяемость полного цикла различных фаз в постоянном циклическом порядке с колеблющимися в определенных пределах длинами интервалов между последовательными проявлениями одноименных фаз [1]. В экологических системах ведущим периодическим процессом является последовательное чередование фаланг [2]. Основу этого явления составляет взаимная синхронизация биологических процессов, свойственных разным популяциям и разным особям одной популяции, процессов целенаправленных, иерархически организованных, высокointегрированных как на организменном, так и биоценологическом уровнях. В них участвуют многие ряды мультиферментных систем, которые обеспечивают непрерывный обмен веществом и энергией между биоценозом и его средой и в результате которых ему «удается освобождать себя от всей той энтропии, которую он вынужден производить» [14, с. 106].

Чередование фаланг согласуется с ходом сезонных явлений в геофизической среде, со сменой естественных синоптических сезонов, начинающихся и заканчивающихся в разные годы в разные сроки. Сезонная периодичность факторов среды приводит к глубокой перестройке в биогеоценозе. Влияние одних факторов хорошо изучено, влияние других — практически еще не затронуто изучением. К первым могут быть отнесены: изменения температуры, спектрального состава света и амплитуды освещенности, длины светового дня, отличающейся астрономической точностью и являющейся исключительно надежным сигналом наступления того или иного времени года, своеобразными «астрономическими часами» биоценоза. Ко вторым следует отнести: сезонный ход влажности, изменения градиента электрического потенциала атмосферы,

уровня электропроводимости воздуха, ионизации воздуха и содержания в нем озона, изменения геомагнитного поля, зависимость от сезона его суточных вариаций и т. д. [13].

Происходит непрерывное наложение «внешних» ритмов на «внутренние» ритмы биогеоценоза. Суммация ритма действия геофизических факторов с собственным ритмом биогеоценоза представляет собой сложный интеграционный процесс, сущность которого заключается в том, что биогеоценоз перестраивает ритм метаболических процессов таким образом, что последний соответствует ритму воздействий. Захват сигнала и обеспечение устойчивости синхронизации при наличии «шума» осуществляется в биологических системах различных структурных уровней биогеоценоза с высокой степенью надежности. Это является одним из важнейших адаптационных механизмов биогеоценоза.

Фаланги, сменяющиеся последовательно в течение года, обладают различной толерантностью к одним и тем же антропогенным факторам и способны выдерживать различные антропогенные нагрузки. Изучение годовых циклов чередования фаланг показало, что под воздействием антропогенных факторов происходят существенные изменения временной структуры биогидроценозов [4, 7, 8, 11]. Именно «эта структура, — пишут Г. Е. Михайловский и С. Н. Ловягин [10, с. 54], — является одним из наиболее чувствительных и универсальных индикаторов состояния сообщества, подвергающегося антропогенным воздействиям, что обуславливает ее ценность в аспекте разработки систем экологического мониторинга». Поэтому изучение отдельных фаланг и циклов их чередования представляет собой один из важнейших элементов разработки научных основ биомониторинга пресноводных экосистем.

Важнейшим моментом изучения циклов чередования фаланг является уточнение вклада колебаний гидрометеорологических характеристик в общую дисперсию характеристик циклов чередования фаланг, а также исследование их влияния на пространственную неоднородность характеристик этих циклов. Наибольший интерес представляет исследование пространственно-временной изменчивости дат вскрытия рек и продолжительности периода отсутствия льда. Ниже приводятся результаты статистического анализа этих гидрометеорологических характеристик на основе результатов измерений на 60 гидрологических стоковых станциях за период 40-е — 80-е годы. Данные взяты из разработок Гидрометцентра СССР «Сроки замерзания и вскрытия рек и водохранилищ СССР. Вероятностные характеристики» [12]. Определение вероятностных характеристик дат вскрытия рек основано на применении кривых обеспеченности, которые были получены графическим построением на основе ранжирования (расположения в убывающей или возрастающей последовательности) дат вскрытия рек с номером ранжированного ряда m .

Обеспеченности (вероятности превышения в %) рассчитывались по формуле

$$P = \frac{m - 0,3}{n + 0,4}.$$

С кривых обеспеченности, полученных нанесением расчетных P на клетчатку, снимались даты вскрытия, соответствующие обеспеченностям 2, 20, 25, 50, 75, 90, 98 %.

Как показали исследования Гидрометцентра СССР [6], кривые обеспеченности аппроксимируются уравнениями Пирсона III типа, широко применяемыми в гидрометеорологии. Этот трехпараметрический закон распределения описывается следующими тремя параметрами: средней многолетней или величиной при обеспеченности 50 %, дисперсией или коэффициентом вариации, коэффициентом асимметрии.

Пространственные особенности временной изменчивости дат вскрытия рек на территории СССР статистически изучались по широтным распределениям на разных меридианах дат вскрытия рек различной обеспеченности: 2, 10, 25, 50, 75, 90, 98 %.

Все 60 гидрологических станций, для которых были получены кривые обеспеченности, нами были сгруппированы в четыре меридиональных профиля на 30, 36, 42, 54° в. д. по 10—20 станций в каждом (табл. 1).

Таблица 1

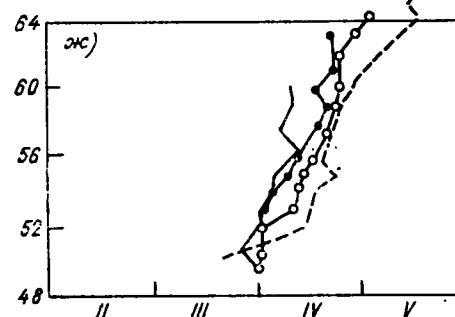
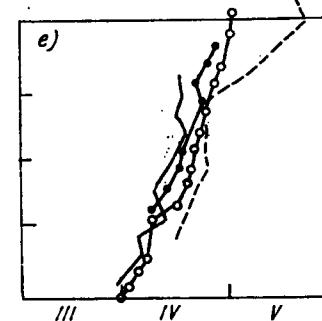
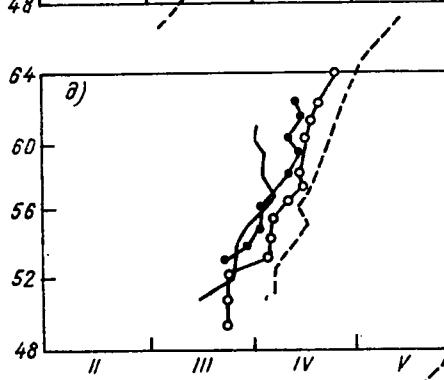
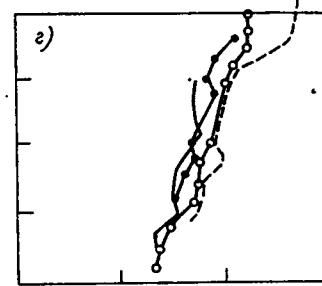
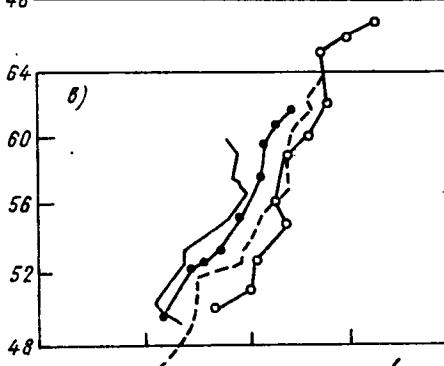
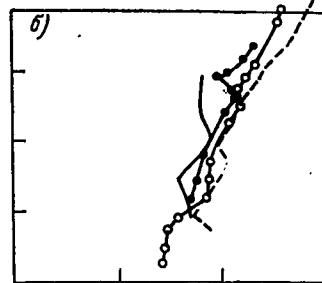
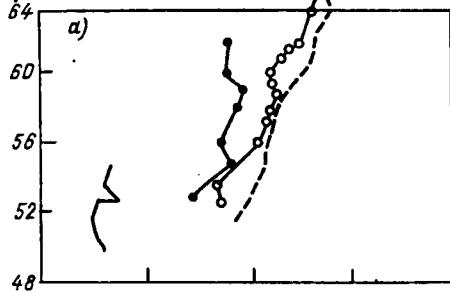
Широтное расположение гидрологических станций в европейской части СССР вдоль меридианов (нумерация станций дана по [12])

Широта	30° в. д.	36° в. д.	42° в. д.	54° в. д.
67° с.				3
66		4		2
65		4		2
64			6	91
63			5	11
62		13	12	1
61		14	8	
60	16	15	7, 10	39
59	17	29	31	43
58	20	18	30	
57	19		38	
56		26	36, 27	44
55	21	35	34	40
54	52	32	33	42
53	53, 54	57	37	41
52	55		47	45
51	56			
50	59		48	46
49			49	
48			51	
47			50	

Рис. 1. Междущиротные изменения дат вскрытия рек на различных долготах λ сгруппированные по различным обеспеченностям P .

Рисунок a b c d e $ж$
 $P \%$ 2 98 10 90 25 75 50

φ° с.ш.



λ° в.д.

- 30
- 36
- 42
- - - 54

По этим четырем долготам и семи обеспеченностям построено 28 профилей $D_{вск} = f(\phi)$ (рис. 1, 2). На рис. 1 эти профили объединены в семь графиков для $P = 2, 10, 25, 50, 75, 90, 98 \%$, каждый из которых включает четыре кривых $D_{вск} = f(\phi)$ для долгот $\lambda = 30, 36, 42, 54^\circ$ в. д. На рис. 2 иная группировка: 28 профилей даны в четырех графиках для долгот $\lambda = 30, 36, 42, 54^\circ$ в. д., каж-

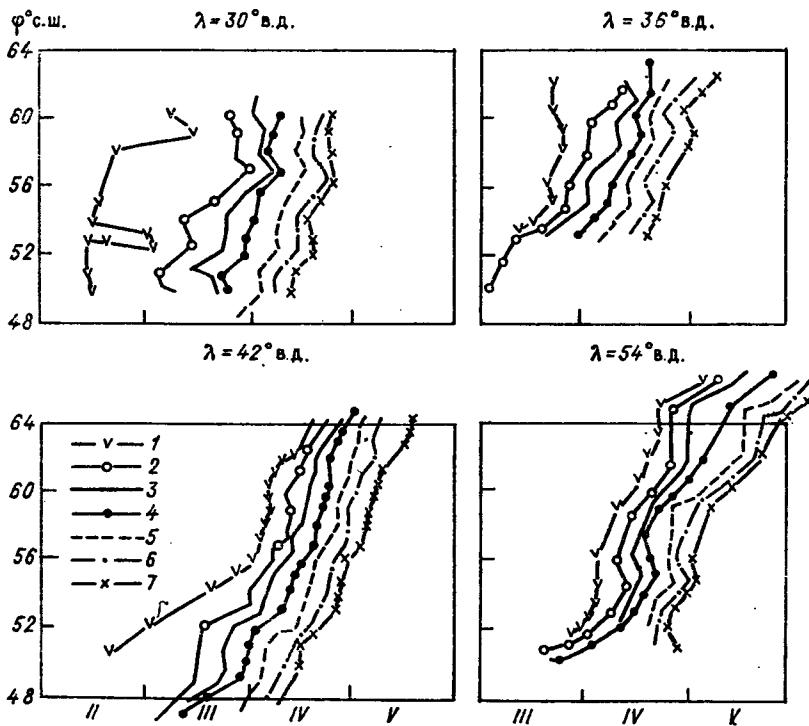


Рис. 2. Междуширотные изменения дат вскрытия рек при различной обеспеченности P , сгруппированные по разным меридианам.

Кривая	1	2	3	4	5	6	7
$P \%$	2	10	25	50	75	90	98

дый из которых объединяет по семь кривых различной обеспеченности.

Анализ этих рисунков показал следующие закономерности пространственно-временной изменчивости дат вскрытия водоемов.

1. Имеется четко выраженная широтная зависимость для $D_{вск} = f(\phi)$, причем в большинстве случаев она имеет линейный характер с малым разбросом точек. По мере смещения на север от 47 до 65° с. ш. происходит запаздывание дат вскрытия на 1 — $1,5$ мес.

2. Запаздывание даты вскрытия наблюдается также на всех обеспеченностях при смещении с запада на восток от меридиана 30° к меридиану 54°, т. е. $D_{вск} = f(\phi, \lambda)$. Запаздывание по долготе несколько меньше и достигает 1 мес (табл. 2).

Таблица 2

Диапазоны перепадов значений $D_{вск}$ в зависимости от трех различных влияющих факторов

Фактор	Перепады	
	минимальные	максимальные
Широтный	2 декады	2 месяца
Долготный	1 декада	1 месяц
Временной	1 месяц	2 месяца

3. Значительное, до двух месяцев, запаздывание $D_{вск}$ отмечается при неизменной широте или долготе, но при разных обеспеченностях по мере перехода от теплых к более холодным годам. Характерно, что для экстремально теплых условий $P = 2\%$ этот разброс особенно велик, доходя до 2 мес, а для экстремально холодных лет с обеспеченностью $P = 90,98\%$ разброс кривых, т. е. влияние долгот уменьшается.

В итоге анализа двух рисунков можно сделать общий вывод о том, что дата вскрытия рек одновременно определяется тремя факторами: $D_{вск} = f(\phi, \lambda, P)$ — двумя пространственными (широтным и долготным) и временным. Последний выражен в обеспеченностях $P(\%)$ и зависит от климатических условий. Сравнительную значимость этих трех факторов можно определить по размаху дат вскрытия водоемов в зависимости от каждого фактора (см. табл. 2).

Размах дат в зависимостях $D_{вск}=f(\phi, \lambda, P)$ от обеспеченностей в пределах 1—2 мес, причем по мере смещения на восток этот размах сокращается (см. рис. 2). Долготное влияние в зависимости $D_{вск}=f(\phi, \lambda, P)$, т. е. запаздывание с увеличением долготы существенно меньше: смещение кривых в пределах 1—2 декад. Причем большее влияние долгот оказывается при средних гидрометеорологических условиях, т. е. при $P=50\%$ и при некотором сдвиге в сторону более теплых лет ($P=20\%$).

Вклад климатических аномалий, выраженных в обеспеченностях, в размах колебаний $D_{вск}$ сравним с вкладом широты места и достигает в максимуме 2 мес. Причем вклад климатического фактора всегда более значим, чем вклад широты места, поскольку его минимальное значение больше (достигает 1 мес). При этом в западных районах европейской части СССР вклад аномалий климатических условий в изменение даты вскрытия водоемов $D_{вск}$ даже более существен, чем широтный, и перекрывает его. В более континентальных восточных районах влияние фактора широтного хода соизмеримо с влиянием климатических факторов (обеспеченностей).

Изучение изменчивостей $D_{вск}$, характеризующих устойчивость водных экосистем, проводится по общепринятой статистической характеристике изменчивости — среднеквадратическому отклонению σ (дисперсии σ^2), а также с привлечением более детальных статистических характеристик с учетом временных масштабов изменчивости [9].

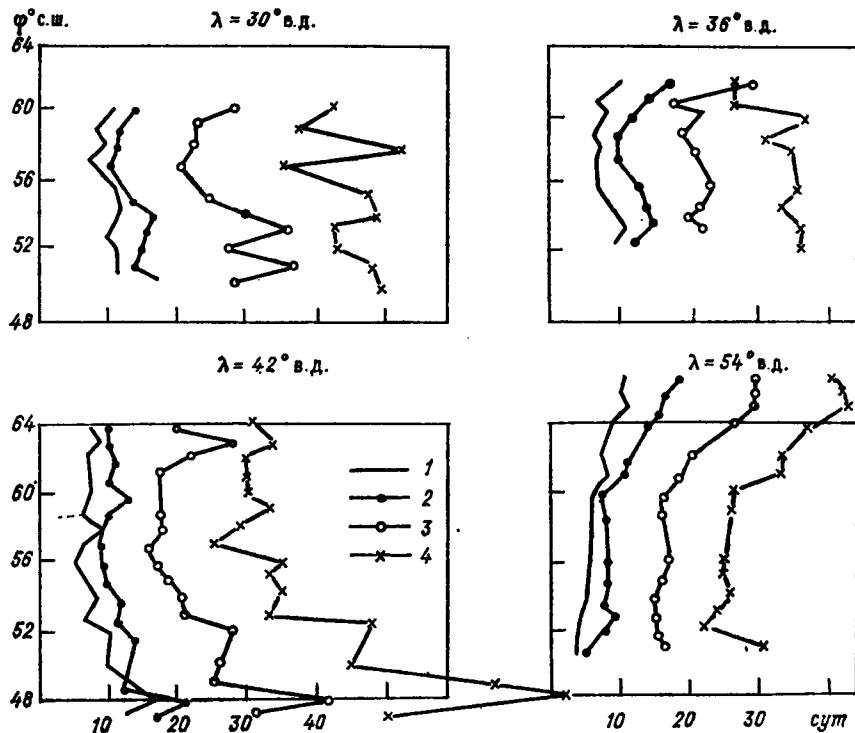


Рис. 3. Междуширотные изменения среднеквадратических отклонений от средних дат вскрытия (1), а также временной изменчивости дат вскрытия различной обеспеченности (2—4).

Кривая	2	3	4
$P \%$	25	10	2

Пространственная широтно-долготная неоднородность показателя изменчивости $\sigma D_{вск}$ является показателем степени неустойчивости водных экосистем в различных районах и составляет основу экологического районирования.

Широтные зависимости $\sigma D_{вск} = f(\phi)$ также существуют, однако в отличие от линейной зависимости, полученной для абсолютной величины $D_{вск}$, они имеют более сложный характер. А именно на каждом из четырех меридианов ($30^\circ, 36^\circ, 42^\circ, 54^\circ$ в. д.) отмечено уменьшение $\sigma D_{вск}$ к северу до 60° с. ш. с повышением далее к северу (рис. 3).

Если природу линейного увеличения абсолютных величин $\Delta_{вск}$ можно было объяснить физически уменьшением к полюсу радиационного баланса, то в данном случае увеличение $\sigma\Delta_{вск}$ к югу и к северу можно объяснить приуроченностью к переходным зонам географической зональности.

Долготные различия $\sigma\Delta_{вск}$ выражены менее, чем для абсолютных значений $\Delta_{вск}$. При сохранении характера междуширотных изменений $\sigma\Delta_{вск}$ сами величины несколько уменьшаются от западного меридиана (10—14 сут) к восточному (6—10 сут) (см. рис. 3).

Несистематические колебания в величинах $\sigma\Delta_{вск}$ от одной широты к другой на фоне двух основных указанных трендов, по-видимому, не являются значимыми, а связаны или с локальными особенностями водосборов, или с неодинаковой длительностью рядов наблюдений на указанных широтах (см. рис. 3).

Временную изменчивость дат вскрытия водоемов можно характеризовать более детально с учетом временного масштаба колебаний, т. е. дифференциально для разных обеспеченностей, учитывая более полно информацию, заключенную в законах распределения.

С этой целью для дат вскрытия рек использовались следующие разности симметричных квантилей, соответствующие приблизительно определенным временными масштабами климатических колебаний [9]:

$$\delta\Delta_{вск} 2 \% = \Delta_{вск} 98 \% - \Delta_{вск} 2 \% \text{ (около 50 лет),}$$

$$\delta\Delta_{вск} 10 \% = \Delta_{вск} 90 \% - \Delta_{вск} 10 \% \text{ (около 10 лет),}$$

$$\delta\Delta_{вск} 25 \% = \Delta_{вск} 75 \% - \Delta_{вск} 25 \% \text{ (около 5 лет).}$$

Междущиротный ход каждой из этих характеристик временной изменчивости $\delta\Delta_{вск}$ вдоль каждого из четырех меридианов 30, 36, 42, 54° в. д. согласуется с широтным ходом $\sigma\Delta_{вск}$, повторяя не только основные тренды, но и все всплески.

Однако абсолютная величина характеристики временной изменчивости разной периодичности различна и увеличивается к краям кривой распределения, т. е. для менее повторяющихся событий. Показатель изменчивости для квазипятилетних колебаний $\delta\Delta_{вск} 25 \%$, на которые приходится большая часть всей выборки, очень близок по абсолютной величине к среднеквадратическому отклонению $\sigma\Delta_{вск}$. Для периодов квазидесятилетней изменчивости $\delta\Delta_{вск} 10 \%$ абсолютная временная изменчивость приблизительно в два раза больше среднеквадратической, а для колебаний 2 %-ной обеспеченности $\delta\Delta_{вск} 2 \%$ — в три раза и более. Эти результаты могут указывать на значительный абсолютный вклад в общую изменчивость ледовых условий водоемов квазидесятилетних и вековых колебаний, соответствующих 11-летним и вековым 80-летним циклам солнечной активности. Особенно велика на малой обеспеченности абсолютная изменчивость для южных районов донских степей, где она приближается к 80 дням, т. е. почти в четыре раза превышает

среднеквадратическое отклонение. Такой подход к оценке второго момента учитывает экстремальные, хотя и очень редкие, пределы отклонений дат вскрытия рек. В заключение остановимся на третьей характеристике кривой обеспеченности (третий момент) — коэффициент асимметрии C_s . В 30 из 37 случаев, для которых имелась возможность его рассчитать, он преимущественно был отрицательным; что говорит о большем преобладании в период выборки холодных лет. По абсолютной величине отрицательные коэффициенты асимметрии также больше (1,4), чем положительные (0,5).

Таким образом, полученные результаты показывают не только на существенный вклад циклических колебаний солнечной активности в общую дисперсию характеристик ледового режима озер, но и на пространственную неоднородность их временной изменчивости по территории СССР. Последнее является статистически обоснованной базой для выбора станций сети биомониторинга и для установления пространственно-временной дифференцированной частоты биологических наблюдений в системе экологического мониторинга.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абакумов В. А. О наблюдениях и сравнительных оценках состояния экологических систем.—В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем.—Л.: Гидрометеоиздат, 1978, т. 1, с. 64—70.
2. Абакумов В. А. Хронобиологические аспекты мониторинга и значение идей физической теории пространства — времени для хронобиологии.—В кн.: Научные основы биомониторинга пресноводных экосистем. Труды Советско-французского симпозиума. Л.: Гидрометеоиздат, 1988, с. 6—27.
3. Абакумов В. А., Курилова Ю. В. Циклические колебания гидрометеорологических характеристик и биомониторинг антропогенных изменений.—В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1989, т. 12, с. 18—28.
4. Абакумов В. А., Тальских В. Н. Временная структура перифитонных сообществ фоновых экосистем.—В кн.: Проблемы фонового мониторинга состояния природной среды. Л.: Гидрометеоиздат, 1987, вып. 5, с. 97—107.
5. Владимирский Б. М. Активные процессы на Солнце и биосфера.—Изв. АН СССР. Серия физ., 1977, т. 41, с. 403—419.
6. Гинзбург Б. М. Вероятностные характеристики сроков замерзания и вскрытия рек и водохранилищ СССР.—Труды Гидрометцентра СССР, 1969, вып. 40.
7. Горидченко Т. П. Временная структура перифитонных сообществ в условиях антропогенных воздействий.—В кн.: Экологическая кооперация. Информационный бюллетень по проблеме III «Охрана экосистем (биогеоценозов) и ландшафта». Братислава: Координационный центр стран — членов СЭВ и СФРЮ, 1985, с. 58—61.
8. Горидченко Т. П., Семин В. А. Особенности временной структуры перифитонных сообществ в условиях антропогенных воздействий.—В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1987, т. 10, с. 76—81.
9. Колесов П. А., Курилова Ю. В. Методы районирования территории на основе пространственно-временной изменчивости увлажненности.—В кн.: Дистанционные оценки общей увлажненности территорий. М.: Радио и связь, 1984.
10. Михайловский Г. Е., Ловягин С. Н. Временная структура планктонного сообщества, ее графовое представление о мониторинге.—В кн.:

Научные основы биомониторинга пресноводных экосистем. Труды Советско-французского симпозиума. Л.: Гидрометеоиздат, 1988, с. 51—62.

11. Свирская Н. Л. Особенности временной структуры зоопланктона сообществ в свете задач экологического мониторинга.— В кн.: Научные основы биомониторинга пресноводных экосистем. Труды Советско-французского симпозиума. Л.: Гидрометеоиздат, 1988, с. 62—67.

12. Сроки замерзания и вскрытия рек и водохранилищ. Вероятностные характеристики. Л.: Гидрометеоиздат, 1970.— 122 с.

13. Чернышов В. Б. Сезонные ритмы внешней среды.— В кн.: Проблемы космической биологии. М.: Наука, 1980, т. 41, с. 238—239.

14. Шредингер Э. Что такое жизнь с точки зрения физики? Лекции, читанные в Тринити-колледже в Дублине, февраль 1943 г. М., 1947.— 146 с.

TEMPORAL ORGANIZATION OF BIOHYDROCENOSSES AND SPACE-TEMPORAL VARIABILITY OF HYDROMETEOROLOGICAL PROPERTIES

V. A. Abakumov, Yu. V. Kurillova

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

The conclusion for the rythm of metabolic processes to be changed under the influence of the rythm of outer impacts is drawn up on the basis of brief review of hydrobiocenoses structure studies and its correlation with a seasonal run of events in the geophysical media.

The space-temporal variability of the two biologically important climatic properties, namely the date of a water body breaking up and the duration of an ice-free (growing) period is studied based on the statistical processing of long (40—80 years) data sets.

It is revealed that the variation in the date of breaking up and the duration of the growing period is determined by the three factors, as follows: latitude, longitude, and climatic, the later expressed in frequency.

The relative importance of those three physico-geographical factors was established with the preference of the climatic one. That leads to the conclusion for the necessity in taking into account the space-temporal variability of climatic factors for optimization and running the network of hydrobiological monitoring.

БИОЛОГИЧЕСКИЙ МОНИТОРИНГ РЕК БОЛЬШОГО КАВКАЗА

Л. М. Будаева

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

Биологический мониторинг поверхностных вод представляет собой наиболее развитую подсистему экологического мониторинга в СССР [7, 8]. В «Руководстве по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений» [12] обобщен многолетний опыт гидробиологического контроля в системе Общегосударственной службы наблюдений и контроля за уровнем загрязнения объектов природной среды. Также подробно описаны методы, дающие адекватную оценку состояния водных экосистем, гарантирующие высокую воспроизводимость результатов, обеспечивающие быстрое получение надежной информации, обладающие достаточной разрешающей способностью для регистрации даже небольших нарушений отдельных биологических процессов и в то же время доступные для гидробиологов, не обладающих высокой профессиональной квалификацией, не требующие больших материальных затрат и сложного технического обеспечения. Этот комплекс методов надежно обеспечивает высокую эффективность гидробиологического контроля состояния почти всех основных типов водных экосистем. Однако применительно к горным рекам он нуждается в ряде существенных уточнений.

Это прежде всего относится к системам, основанным на классическом методе Кольквิตца и Марсона (степень загрязнения Лейбмана, показатель перифитона Тикемана, биологически активная органическая нагрузка Кнопа, совокупный анализ Шмидта и Букка, метод Пантле и Букка в модификации Сладечека и др.) [19, 20]. Классические системы индикаторных организмов зообентоса, как показали наши исследования, не применимы для рек Кавказа. Среднее число классических индикаторных организмов в пробе обычно не превышало 12 %. На некоторых станциях в зообентосе эти индикаторные организмы отсутствовали полностью.

Немногим перспективнее оказалось применение многих известных модификаций метода индикаторных организмов сапробности к зоопланктону и фитопланктону. Среди них определенного внимания заслуживает метод Пантле и Букка в модификации Сладечека [24]. Он в первом приближении отражает степень загрязненности изученных участков различных рек, но, как ранее отмечалось в работе [5], хуже передает различия между отдельными станциями на одной реке. Если это замечание справедливо для загрязненных равнинных рек, то тем более значимо для более чистых горных рек. К тому же следует признать, что фитопланктон и особенно зоопланктон не имеют большого значения в биологическом мони-

торинге рек Большого Кавказа. Очевидна необходимость дальнейших исследований по уточнению состава и индикаторного значения отдельных видов гидробионтов в реках Большого Кавказа [14]. При этом не следует исключать организмы мейобентоса, которые, как правило, отсутствуют в известных списках индикаторных организмов. Весьма перспективными здесь могут оказаться нематоды, особенно *Adenophorea*, обитающие на участках, бедных органическим веществом. Впервые на важное значение нематод как индикаторов качества вод обратил внимание Г. Г. Винберг в докладе на 2-м советско-американском симпозиуме в 1976 г. [4].

Для биологического анализа вод рек Большого Кавказа нами были апробированы многие сравнительные системы оценок состояния экосистем, занимающие по своей сущности промежуточное положение между количественными и классификационными оценками состояния экологических систем: Биотический индекс Трента [29], расширенный биотический индекс [30], биотические очки Чендлера [15], Система баллов Департамента окружающей среды Великобритании (13), Обобщенный индекс биологического качества [28], Биологический индекс общего качества [27], Система Моллера—Пиллота [23], Система Абакумова—Максимова [2]. Все апробированные системы оценок основаны на соотношениях организмов макрообентоса. Исключение составляет разработанная В. А. Абакумовым и В. Н. Максимовым система оценок экологических модуляций, которая является универсальной и позволяет получать оценку состояния водных экосистем по составу любой группы организмов: фитопланктону, макрофитам, зоопланктону и, что особенно важно для горных рек Большого Кавказа, по перифитону и зообентосу.

Использование в биологическом мониторинге тех или иных групп организмов, следовательно, тех или иных систем оценок состояния водных экосистем во многом определяется гидрологическими особенностями водных объектов [9]. Рассматривая скорости течения и характер грунта как факторы, определяющие наличие сообществ макрообентоса текущих вод, Макан [21] пришел к выводу, что скорость течения определяет состав экоценозов бентоса через свое воздействие на дно и на сообщества растений. Еще ранее Хайнс [18] указывал на глубокие различия между бентофауной эродированного и наносного грунта в реках и подчеркивал, что песок неблагоприятен для большинства форм. Действительно многим видам макрообентоса нужны твердые поверхности субстрата как для прикрепления, движения, питания, так и для размножения. Этому требованию в полной мере отвечают каменистые грунты рек Большого Кавказа. Поэтому на этих реках системы оценок состояния экосистем по макрообентосу дают хорошие результаты.

Все апробированные системы намного меньше нуждаются в адаптации к местным условиям, чем классические системы сабробности, поскольку они оперируют крупными таксонами. Так, система баллов Департамента окружающей среды Великобритании

основана на таксонах, ранг которых не ниже семейства, при этом олигохеты учитываются как класс в целом. Важным достоинством этой системы является и то, что в ней учитываются особенности зоны эрозии и зоны наносов.

Обобщенный индекс биологического качества и Биологический индекс общего качества — это системы, разработанные для глубоких медленно текущих рек Франции, и поэтому границы их применения на реках Большого Кавказа очень узки, как и границы применения системы Моллера—Пиллота, разработанной для медленно текущих рек Нидерландов. Гораздо шире может применяться система Чендлера. В этой системе при распределении очков явное предпочтение отдано организмам, адаптированным к быструю текущим водам. Организмам, приспособленным к медленно текущим водам и наносным отложениям, начисляется меньше очков. Система Чендлера позволяет улавливать очень слабые изменения качества воды, но требует тщательного отбора количественных проб в нескольких повторностях во избежание ошибок, связанных с повышенной чувствительностью к естественным различиям между отдельными пробами, отбираемыми на одном и том же участке реки. К недостаткам этой системы следует отнести крайне широкий разброс значений, который не всегда обусловлен различиями в качестве воды. Форма представления оценок в этой системе довольно сложна и мало доступна для небиолога.

Этих недостатков не имеет Биотический индекс Трента и Расширенный биотический индекс. Эти индексы классифицируют качество вод рек с быстрым течением, имеют простую линейную шкалу значений индекса и вполне доступны для понимания небиологов. Основное преимущество Расширенного биотического индекса перед Биотическим индексом Трента заключается в том, что последний имеет небольшую разрешающую способность в пределах «чистая — слабо загрязненная вода». Таким образом, в биологическом мониторинге рек Большого Кавказа наиболее перспективны Расширенный биотический индекс и система Абакумова—Максимова, которая позволяет оценивать состояние экосистем и по перифитону.

В биологическом мониторинге рек Большого Кавказа видное место должно принадлежать исследованию биоценозов перифитона. Реки Большого Кавказа в своих верхних течениях отличаются малым видовым разнообразием основных жизненных форм. Исключение составляет перифитон. Для целей биологического мониторинга особенно важно, что в состав перифитона входят представители всех трех основных экологических групп: автотрофные организмы — продукенты (водоросли); гетеротрофные организмы — консументы (простейшие, коловратки, черви и др.) и организмы — редуценты (нитчатые, палочковидные, зооглайные, кокковидные и т. д.). Обладая определенной структурой, функциональными связями, большой автономностью и в то же время занимая четко ограниченную, часто очень небольшую площадь, микробиоценоз перифитона находится в тесной зависимости от внешних факторов,

включая и антропогенные, которые оказывают легко контролируемые воздействия на его структуру и функциональные связи [3].

В исследовании биоценозов перифитона может быть использован метод искусственных субстратов. Этот метод дает возможность количественного учета перифитона. На естественных субстратах последнее достаточно сложно из-за большой гетерогенности распространения обрастаний. В качестве искусственных субстратов нами использовались пластинки полиметилметакрилата, предметные стекла из некоррозионного стекла, гладкие кафельные плитки, эbonитовые пластиинки и небольшие древесные строганые планки, изготовленные из твердых пород дерева — «клёпки». Последние, в отличие от предметных стекол и кафельных плиток, могут использоваться при исследованиях самых бурных потоков. При количественных исследованиях «клёпки» должны быть полностью идентичными. «Клёпки», изготовленные из различных пород дерева, могут, как показали наши исследования, давать разные результаты. Сопоставление перифитона, образующегося на различных искусственных субстратах, с естественными обрастаниями на камнях показало, что наибольшие отличия имеет перифитон, образующийся на эbonитовых пластиинках. Несмотря на высокую щелочностойкость и кислотостойкость эbonитовые пластиинки, по-видимому, не являются нейтральным субстратом для перифитона. Меньшие отличия, но также легко регистрируемые, имеет перифитон, образующийся на «клёпках».

Наблюдения за процессом формирования оброста начинались через сутки после погружения субстратов. Суточный обrost, как правило, представлял собой очень бедное сообщество, в отличие от суточных обростов, которые мы наблюдали на такой типично равнинной реке, как Москва, и которые представляли собой довольно разнообразные сообщества, включавшие более 40 таксонов водорослей и более 10 таксонов простейших и коловраток [5]. Через неделю обросты в обследованных нами реках намного увеличивали разнообразие таксонов и общую численность организмов. В двухнедельных обростах происходили изменения как в составе руководящих видов, так и в соотношении основных групп перифитона. Через три недели после постановки субстратов, как и в наших исследованиях на реке Москве, качественных изменений по сравнению с двухнедельными обростами не происходило. Отмечались лишь изменения в количественном соотношении между руководящими видами. Дальнейшая экспозиция субстратов приводила к накоплению на них большого количества детрита, что затрудняло подсчет организмов. В целях биологического мониторинга рек Большого Кавказа экспозиция искусственных субстратов перифитона более трех недель является не рациональной.

Из всех исследованных нами искусственных субстратов наиболее удобным в условиях бурных горных потоков оказались пластиинки полиметилметакрилата, который по ударопрочности значительно превосходит, например, полистирол. Для обработки получаемых на метилметакрилате обрастаний очень существенными

являются оптические свойства этого полимера. Он поглощает мало света и обладает коэффициентом светопропускания до 90 % и более. Сравнение перифитонных биоценозов на естественных субстратах и на пластинках метилметакрилата показало, что в целом видовой состав их идентичен.

Оценка состояния речных экосистем должна включать в себя продукционно-энергетические характеристики, отражающие процессы утилизации энергии и вещества биоценозами. Только совместное применение продукционно-энергетических и популяционных методов позволяет получать адекватную оценку состояния экосистем и, как показано в работах В. А. Абакумова, контролировать переход экологической системы под воздействием антропогенных факторов из одного качественного состояния в другое [1].

Из всех существующих методов измерения первичной продукции (методы склянок, метод камер, метод измерения колебаний биомассы автотрофных организмов и метод измерения первичной продукции по балансу веществ в открытом водоеме — балансовый метод) в речных экосистемах, как правило, следует отдавать предпочтение балансовому методу [10]. При этом методе результаты измерений в искусственно изолированных водоемах не экстраполируются на всю экосистему, поскольку измерения проводятся в естественных условиях экосистемы. Однако балансовый метод применим только в случаях, когда константа реаэрации водотока оказывается не меньше константы скорости разложения органического вещества [11]. Это условие резко ограничивает возможности использования балансового метода в биологическом мониторинге рек Большого Кавказа.

При использовании метода склянок необходимо учитывать известный эффект увеличения фотосинтеза при наличии течения [25]. Например, известно, что при сходной флоре обрастаний рост водорослей на перекатах происходит быстрее, чем на плесах. В экспериментах на горячих источниках Исландии водоросли в сообществах обрастаний растут со скоростью 2 см/с [26]. Несколько уменьшить ошибку, детерминируемую этим эффектом, можно путем нежесткой фиксации склянок в потоке [22]. Наши попытки применить метод Халла и Молла [16] в условиях горных рек Большого Кавказа не дали положительных результатов — пластиковые мешки с инкубируемыми пробами легко лопаются, перемещаясь в бурных потоках. В реках метод склянок позволяет получить только ориентировочные значения, так как дает заниженные результаты по сравнению с балансовым методом [17]. Все это существенно увеличивает значимость оценки продукции перифитона по скорости накопления биомассы на поверхностях искусственных субстратов.

Полученные нами выводы, по-видимому, в значительной мере справедливы не только для биологического мониторинга рек Большого Кавказа, но и для биологического мониторинга горных рек других регионов земного шара.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абакумов В. А. Хронобиологические аспекты мониторинга и значение идей физической теории пространства — времени для хронобиологии.— В кн.: Научные основы биомониторинга пресноводных экосистем: Труды Советско-французского симпозиума. Л.: Гидрометеоиздат, 1988, с. 6—27.
2. Абакумов В. А., Максимов В. Н. Экологические модуляции как показатель фонового состояния водной среды.— В кн.: Научные основы биомониторинга пресноводных экосистем: Труды Советско-французского симпозиума. Л.: Гидрометеоиздат, 1988, с. 104—117.
3. Абакумов В. А., Тальских В. Н. Закономерности изменения перифитонных сообществ в условиях загрязнения природной среды.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирование экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1985, т. 8, с. 20—41.
4. Винберг Г. Г. Опыт применения разных систем биологической индикации загрязнения вод в СССР.— В кн.: Влияние загрязняющих веществ на гидробионтов и экосистемы водоемов. Материалы 2-го Советско-американского симпозиума. Л., 1979, с. 285—292.
5. Винберг Г. Г., Алимов А. Ф., Балушкина Е. В. и др. Опыт применения разных систем биологической индикации загрязнения вод.— В кн.: Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. Труды I советско-английского семинара. Л.: Гидрометеоиздат, 1977, с. 124—131.
6. Горидченко Т. М., Бродельщикова О. А., Будаева Л. М. Экспериментальные исследования биоценозов перифитона в условиях фонового загрязнения.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1988, т. 11, с. 84—90.
7. Израэль Ю. А., Абакумов В. А., Цыбань А. В. Гидробиологическая служба наблюдений и контроля водной среды.— В кн.: Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям. Труды Всесоюзной научной конференции. Л.: Гидрометеоиздат, 1981, с. 7—15.
8. Израэль Ю. А., Гасилина Н. К., Абакумов В. А. Гидробиологическая служба наблюдений и контроля поверхностных вод СССР.— Обнинск: ВНИИГМИ—МЦД, 1979.— 17 с.
9. Израэль Ю. А., Гасилина Н. К., Абакумов В. А. Гидробиологические наблюдения и контроль поверхностных вод в СССР.— В кн.: Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям. Труды II советско-английского семинара. Л.: Гидрометеоиздат, 1981, с. 7—15.
10. Лебедев Ю. М. Первичная продукция и некоторые закономерности трансформации органического вещества в водотоках и водоемах бассейна Амура.— В кн.: XIV Тихоокеанский научный конгресс. Комитет «V». М.: Тихоокеанская научная ассоциация, 1979, с. 16—17.
11. Лебедев Ю. М. Первичная продуктивность и некоторые закономерности трансформации органического вещества в водотоках и водоемах бассейна Амура.— В кн.: IV съезд ВГБО АН СССР. Киев: Наукова думка, 1981, с. 126—127.
12. Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений.— Л.: Гидрометеоиздат, 1983.— 240 с.
13. Совместные советско-английские биологические исследования на р. Днепре в мае 1978 г./Х. А. Хокс, Р. А. Дженкина, Дж. Б. Лиминг и др.— В кн.: Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. Труды II советско-английского семинара. Л.: Гидрометеоиздат, 1981, с. 7—15.
14. Чхиквадзе А. Р., Кучава Г. П., Будаева Л. М. Гидробионты — показатели степени загрязнения водоемов Кавказа.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1989, т. 12, с. 142—149.
15. Chandler J. R. Biological approach to water quality management.— Wat. Pollut. Control, London, 1970, vol. 69, p. 415—422.
16. Hall C. A. S., Wolff R. Methods of assessing aquatic primary productivity.— Ecol. Stud., 1974, vol. 14, p. 829—844.

17. Heuer J. H. An evaluation of the Thames river watershed metabolism.—
Storrs. Agr. Expt. Stat. Univ. Conn. Bull., 1975, N 435, p. 42—49.
18. Hynes H. B. N. The biology of polluted waters.—L. U. P., 1960, p. 27.
19. Kolkwitz R., Marsson M. Ökologie der plazlichen Saproben.—
Rep. German Rot. Soc., 1908, vol. 26a, S. 50.
20. Kolkwitz R., Marsson M. Ökologie der tierischen saproben.—Intern.
Rev. Hydrobiol., 1909, N 2, S. 126—152.
21. Macan T. T. Fresh Water Ecology.—Longmans, 1963, 136 p.
22. Marxsen J. Untersuchungen zur Ökologie der Bakterien in der flie-
benden Welle von Büchen. I. Chemismus, Primärproduktion, CO₂.—Dunkelflixie-
rung und Eintrage von partikulärem. 1980, Supplementbd., Bd . 7, N 4,
S. 461—533.
23. Moller-Pillot H. K. M. Faunistische becardeling van der verontrei-
nigin in laglandbekken.—Thesis, 1971, p. 286.
24. Pantle R., Buch H. Die biologische Überwachung der Gewässer und
die Darstellung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse.—Gas- und
Wasserfach., 1955. Bd. 96. S. 604—618.
25. Schmidt G. W. Primary production of phytoplankton in three types
of Amazonia Waters. V. Some investigations on the phytoplankton and its primary
productivity in the clear water, of zoniana, 1982, vol. 7, N 3, p. 335—348.
26. Sperling J. A., Grunewald R. Batch culturing of termophilic
benthic algae in a laboratory. V. 14, N 6, p. 944—949.
27. Verneaux J. et al. Evaluation de la qualite' des eaux courantes.
L'indice biologique de qualité générale (J. B. G.).—Travaux Laboratoire Hydro-
biologie Hydroécologie.—Université de Besançon, 1984.—13 p.
28. Verneaux J., Faessel B., Malesieux G. Note préliminaire a la
proposition de nouvelles méthodes. Détermination de la qualité des eaux cou-
rantes.—Travaux CTGREF et cent. Hydrobiologie.—Université de Besançon, 1976,
14 p.
29. Woodiwiss F. S. The biological system of stream classification used
by the Frewt river authority.—Chemistry and Industry, vol. 1964, p. 443—447.
30. Woodiwiss F. S. The Trent Biotic Index—macroinvertebrates in bio-
logical surveillance.—In: Elaboration of the Scientific Bases for Monitoring the
Quality of Surface Water by Hydrobiological Indicators. Dept. of the Environment,
Central Unit on Environmental Pollution Report of the U.K./USSR. Seminar held
at Valdai, USSR. 12th—14th July, 1976.

BIOLOGICAL MONITORING OF BOLSHOI CAUCASUS RIVERS

L. M. Budaeva

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

Discussed are the main procedures for hydrobiological sampling developed by Soviet and foreign scientists. Various methods were analyzed for their probable application under high-mountain conditions. The specific recommendations for hydrobiological sampling on Bolshoi Caucasus rivers are given and the principle for some definite groups of hydrobionts study that have the indicating value for research under the biological monitoring programme of a region is grounded.

ПРОДУКТИВНОСТЬ ЛУГОВЫХ ЭКОСИСТЕМ И ЕЕ СВЯЗЬ С ОСНОВНЫМИ ГИДРОТЕРМИЧЕСКИМИ ПАРАМЕТРАМИ В ПРИЭЛЬБРУСЬЕ

Л. М. Гольдберг, Н. Л. Цепкова

Высокогорный геофизический институт Госкомгидромета СССР

Н. В. Семенюк, М. А. Хачатуров

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

Луговые экосистемы Приэльбрусья широко распространены и имеют самостоятельное зональное значение. Изучение динамики продукционно-деструкционных процессов на конкретном климатическом фоне представляет несомненный научный и практический интерес. Исследования подобного рода по оценке продуктивности луговых экосистем в этом районе ранее проводились фрагментарно. Они не дают полного представления о структуре и функционировании растительного компонента луговых степей. По данному вопросу для всего Центрального Кавказа имеются всего лишь несколько публикаций [1, 2, 4].

Наши исследования проводились с целью количественной оценки продукционно-деструкционных процессов луговых степей и субальпийских лугов Центрального Кавказа и установления их взаимосвязей с геоморфологическими и климатическими факторами природной среды.

Сбор полевых материалов проводился на геоморфологическом профиле в ущелье р. Адылсу — левого притока р. Баксан — в 1982—1988 гг. ежемесячно с мая по октябрь. Объектами исследования были четыре экосистемы: луговая степь и три различных субальпийских луга (рис. 1). Ниже приводится их краткая характеристика.

Долина р. Адылсу рассекает один из склонов Бокового хребта. Абсолютные высоты вершин бортов долины достигают 3500 м. Слоны крутые, в нижней трети покрыты сосновыми лесами. Выше сосновых лесов на склоне южной экспозиции лежит пояс субальпийских лугов, а на склоне северной экспозиции пояса разделены березовым криволесьем. Верхние части склонов занятые альпийскими лугами (гораздо более выраженным на склоне южной экспозиции), переходящими в сплошные каменистые осыпи субнивальной зоны.

Экосистема 3 (нумерация соответствует геоморфологическому профилю) расположена на высоте 2580 м на склоне южной экспозиции крутизной 35°. Почвы здесь дерновые горно-луговые. Проективное покрытие пестро-кострово-разнотравно-пестроовсяницевого травостоя составляет 90—95 %, его средняя высота равна 40 см.

Субдоминантами овсяницы пестрой являются костер пестрый, осока Юэта, полынь ромашколистная, первоцвет крупночешковый.

Экосистема 6 расположена на высоте 2680 м над ур. м. на склоне северной экспозиции, крутизной 18°. Почвы здесь также дерновые горно-луговые. Травостой разнотравно-пестроовсяницевый. Проективное покрытие 95—100 %, средняя высота 30—35 см. В травостое преобладает овсяница пестрая. Разнотравье представлено в основном тмином кавказским, лютиком трехрассеченным, володушкой многолистной.

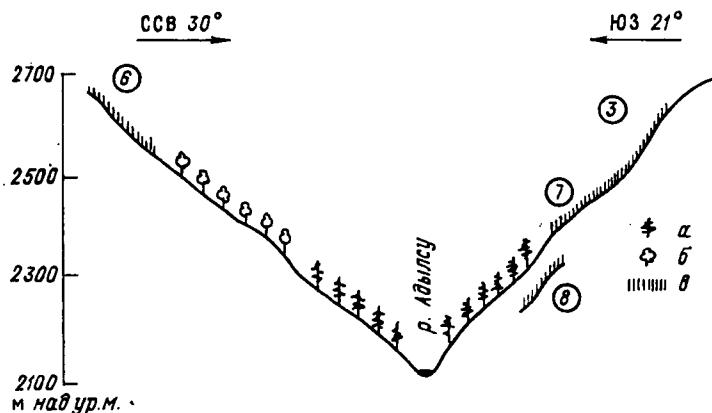


Рис. 1. Схема геоморфологического профиля «Адылсу»
а — сосновый лес, б — березовое криволесье, в — луга.

Экосистема 7 расположена на склоне южной экспозиции на высоте 2350 м над ур. м. Почвы здесь горно-луговые щебнистые. Проективное покрытие злаково-клеверо-разнотравного травостоя 100 %, средняя высота 70—80 см. Доминируют следующие виды: бетонника крупноцветковая, горец альпийский, головчатка гигантская. Из злаков преобладают костер пестрый и метлик боровой.

Экосистема 8 расположена в нижней части горного склона южной экспозиции по высоте 2200 м над ур. м, крутизна склона 33°. Почвы дерновые горно-луговые. Проективное покрытие разнотравно-осоково-злакового травостоя 90 %, а средняя высота 30 см. Доминируют здесь костер пестрый, овсяница бороздчатая, осока низкая, клевер предальпийский, скабиоза кавказская.

Исследования проводились по общепринятой методике учета надземной фитомассы (с разбором на зеленую, ветошь и подстилку) ежемесячно (реже ежедекадно) методом укосов на площадках размером 50 × 50 см при 5-кратной повторности. Запасы подземной фитомассы определялись методом монолитов (20 × 20 × 20 см), отбираемых в те же сроки, на тех же площадках в 3-кратной повторности. Подземная фитомасса отмывалась от почвы на сите с диаметром ячеек 0,25 мм и в дальнейшем ви-

зуально разбивалась на живую и мертвую части. Все образцы высушивались до абсолютно сухой массы и взвешивались с точностью до второго знака после запятой.

Продукция, отмирание и разложение растительного органического вещества рассчитывались по методу минимальной оценки с использованием балансовых уравнений [3].

Анализ серной динамики зеленой фитомассы (табл. 1) показал следующее. Наиболее раннее начало вегетации (конец апреля) отмечено для луговой степи (экосистема 8). На разнотравном лугу (экосистема 7) начало вегетационного сезона сдвинуто по времени на неделю вперед, а на пестроовсяницевом лугу северного склона (экосистема 6) — на месяц. Запасы зеленой массы в этот период примерно одинаковы на всех экосистемах и составляют 0,5—0,8 т/га. Это в основном перезимовавшие побеги злаков, осок и некоторых видов розеточного разнотравья.

По среднемноголетним данным, наибольшая скорость прироста зеленой массы для злаковоразнотравного луга (экосистема 7) склона южной экспозиции отмечается в конце мая — первой половине июня (0,098 т/га·сутки). К этому времени основные виды высокотравья достигают половины своей максимальной высоты. Далее скорость прироста несколько снижается и к моменту достижения максимальных за вегетационный период запасов фитомассы (для данной ассоциации — вторая половина июля) уменьшается до 0,066 т/(га·сут). Для разнотравно-пестроовсяницевого (экосистема 3) и злаково-осокового (экосистема 8) травостоя, расположенных на склоне южной экспозиции, скорость прироста фитомассы почти не меняется от начала вегетации до накопления максимальных за сезон запасов зеленой фитомассы и составляет соответственно 0,046 и 0,041 т/(га·сут). Примерно такие же скорости прироста получаются при расчете по данным других исследователей. Так, для разнотравно-злаковых лугов Центрального Кавказа среднесуточный прирост зеленой массы составляет 0,031 т/га [1], а на различных типах злаково-разнотравных лугов Северо-Западного Кавказа максимальный суточный прирост колеблется в пределах 0,06—0,10 т/га.

Накопление максимальных запасов зеленой массы травостоя приходится на фазу массового цветения доминантных видов. На склоне южной экспозиции эта фаза приходится на июль. Пестровсяницевый луг склона северной экспозиции почти на месяц запаздывает в развитии. Максимум его продуктивности приходится на август. Максимальный запас зеленой массы различных сообществ сильно зависит от климатических условий конкретного года.

В зависимости от климатических условий конкретного года сроки наступления этих фаз могут сдвигаться на 5—15 сут. Но закономерности, связанные с экспозицией и высотой над уровнем моря, все же проявляются достаточно ясно.

По среднемноголетним данным, максимальный запас зеленой фитомассы на осоково-злаковом луге (экосистема 8) отмечается в середине июля. Это время массового цветения преобладающих

Таблица 1

**Оценка фитомассы и мортмассы по данным наблюдений в 1982—1988 гг.
для луговых экосистем Приэльбрусья и результаты расчета интенсивности
образования, спада и разложения¹**

Год учета	День учета (за начало вегетации принято 20 апреля)	Запасы, т/га		Продукция зеленой фитомассы	Интенсив- ность обра- зования мортмассы	Интенсив- ность разло- жения над- земной мортмассы
		зеленой фитомассы	морт- массы			
Экосистема 3						
1982	29	0,42	18,90	0,00	7,45	10,28
1982	69	3,47	7,99	76,25	0,00	147,75
1982	88	2,46	6,35	0,00	53,15	139,47
1982	117	2,47	5,75	0,34	0,00	20,68
1982	154	1,96	8,25	53,78	67,56	0,00
1983	12	0,26	5,43	0,00	7,79	20,73
1983	38	0,55	5,13	11,15	0,00	11,53
1983	67	2,06	3,63	52,06	0,00	51,72
1983	102	3,47	4,83	74,57	34,28	0,00
1983	127	2,46	5,85	0,40	40,80	0,00
1983	159	0,26	9,29	38,75	107,50	0,00
1984	19	0,42	8,51	0,72	0,00	3,54
1984	57	1,87	8,33	38,15	0,00	4,73
1984	73	3,20	6,26	83,12	0,00	129,37
1984	152	2,00	9,86	30,37	45,56	0,00
1985	9	0,35	6,00	0,00	7,60	25,39
1985	54	1,70	2,38	30,00	0,00	80,44
1985	95	3,40	4,59	95,36	53,90	0,00
1985	117	2,96	4,76	0,00	20,00	12,27
1986	12	0,32	6,40	0,00	10,35	3,92
1986	42	0,51	6,38	6,33	0,00	0,66
1986	59	1,36	6,12	50,00	0,00	15,29
1986	69	1,40	4,93	4,00	0,00	119,00
1986	78	2,04	2,72	71,11	0,00	245,55
1986	86	2,89	3,06	148,75	42,49	0,00
1986	119	2,69	2,81	0,00	6,06	13,63
1986	129	2,99	4,78	227,00	197,00	0,00
1986	141	2,72	5,02	0,00	22,50	2,50
1987	13	0,21	5,52	0,00	10,81	8,66
1987	31	0,47	4,35	14,44	0,00	65,00
1987	42	0,85	4,76	71,81	37,27	0,00
1987	62	1,56	3,32	35,50	0,00	72,00
1987	77	2,42	4,01	103,33	46,00	0,00
1987	97	4,62	3,74	110,00	0,00	13,50
1987	110	4,25	4,47	27,69	56,15	0,00
1987	120	5,01	6,29	258,00	182,00	0,00
1987	138	3,40	4,59	0,00	89,44	183,88
1987	159	2,13	5,04	0,00	60,47	39,04

¹ Расчет на ЭВМ данных граф 5—7 по данным граф 3, 4 и последующее преобразование первых в среднемесячные данные для расчета корреляций с гидрометеорологическими данными (см. табл. 4) составляют авторский вклад М. А. Хачатурова в данную работу.

Год учета	День учета (за начало вегетации принято 20 апреля)	Запасы, т/га		Продукция зеленой фитомассы	Интенсив- ность образ- ования мортмассы	Интенсив- ность разло- жения над- земной мортмассы
		зеленой фито- массы	морт- массы			
Экосистема 3						
1988	17	0,31	4,82	0,00	8,34	9,35
1988	27	0,77	4,62	46,00	0,00	20,00
1988	36	0,98	4,57	23,33	0,00	5,55
1988	47	1,48	4,05	45,45	0,00	47,27
1988	80	3,10	5,35	88,48	39,39	0,00
1988	113	3,26	6,52	40,30	35,45	0,00
1988	159	1,94	8,51	14,56	43,26	0,00
1982	51	0,18	9,09	4,40	10,45	0,00
1982	69	1,62	6,32	80,00	0,00	153,88
1982	88	3,07	7,14	119,47	43,15	0,00
1982	104	3,26	5,63	11,87	0,00	94,37
1982	117	2,50	4,70	0,00	58,46	130,00
1982	154	1,87	6,00	18,10	35,13	0,00
1983	20	0,02	6,82	0,00	8,18	4,55
1983	38	0,32	5,32	16,66	0,00	83,33
1983	51	0,64	4,14	24,61	0,00	90,76
1983	68	1,86	3,71	71,76	0,00	25,29
1983	102	3,49	4,93	83,82	35,88	0,00
1983	125	4,63	6,12	101,30	51,73	0,00
1983	147	2,15	6,46	0,00	112,72	97,27
1983	159	1,44	7,06	0,00	59,16	9,16
1984	30	0,26	5,14	0,00	5,10	13,41
1984	56	1,27	4,84	38,84	0,00	11,53
1984	74	1,70	3,72	23,88	0,00	62,22
1984	105	3,10	4,33	64,83	19,67	0,00
1984	154	2,32	5,61	10,20	26,12	0,00
1985	25	0,21	6,38	0,00	9,13	5,80
1985	53	1,36	4,25	41,07	0,00	76,07
1985	82	2,52	3,79	40,00	0,00	15,86
1985	116	2,51	6,13	68,52	68,82	0,00
1986	30	0,17	5,10	0,00	8,54	12,29
1986	46	0,34	3,74	10,62	0,00	84,99
1986	77	1,87	3,57	49,35	0,00	5,48
1986	88	2,55	3,55	61,81	0,00	1,81
1986	130	3,71	3,74	32,14	4,52	0,00
1986	140	2,04	5,81	39,99	207,00	0,00
1986	149	2,00	6,45	66,66	71,11	0,00
1987	28	0,17	5,55	0,00	7,65	11,42
1987	60	0,67	4,74	15,62	0,00	25,31
1987	71	1,22	4,28	50,00	0,00	41,81
1987	103	2,55	3,06	41,56	0,00	38,12
1987	125	2,90	3,40	31,36	15,45	0,00
1987	134	3,04	4,40	126,66	111,11	0,00
1987	143	2,86	5,02	48,84	68,88	0,00
1987	153	1,46	6,99	56,99	197,00	0,00
1988	20	0,09	7,00	0,00	6,03	5,99
1988	58	0,82	7,07	21,05	1,84	0,00
1988	93	3,00	6,44	62,28	0,00	18,00
1988	127	2,72	4,46	0,00	8,23	66,47
1988	159	0,75	6,23	0,00	61,56	6,25

Год учета	День учета (за начало вегетации принято 20 апреля)	Запасы, т/га		Продукция зеленой фитомассы	Интенсив- ность обра- зовования мортмассы	Интенсив- ность разло- жения над- земной мортмассы			
		зелено- й фито- массы	морт- массы						
		кг / (га · сут)							
Экосистема 7									
1982	27	0,60	2,72	0,00	8,53	13,35			
1982	37	1,95	2,67	135,00	0,00	5,00			
1982	69	6,25	2,82	139,06	4,68	0,00			
1982	88	5,93	3,14	0,00	16,84	0,00			
1982	105	4,86	3,39	0,00	62,94	48,23			
1982	154	2,57	3,51	0,00	46,73	44,28			
1983	11	0,43	3,40	0,00	9,86	10,36			
1983	38	2,42	3,18	73,70	0,00	8,14			
1983	51	2,51	3,42	25,38	18,46	0,00			
1983	67	3,98	3,06	91,87	0,00	22,50			
1983	102	6,86	2,89	82,28	0,00	4,85			
1983	127	4,71	2,49	0,00	86,00	102,00			
1983	149	2,60	4,40	0,00	95,90	9,09			
1984	11	0,43	5,00	0,00	9,77	7,07			
1984	57	3,13	4,69	58,69	0,00	6,73			
1984	73	4,86	2,55	108,12	0,00	133,75			
1984	104	5,50	2,00	20,64	0,00	17,74			
1984	156	2,86	3,40	0,00	50,76	23,84			
1985	12	0,51	4,25	0,00	10,87	6,94			
1985	54	2,78	2,04	54,04	0,00	52,61			
1985	64	4,04	1,43	126,00	0,00	61,00			
1985	83	4,51	1,53	30,00	5,26	0,00			
1985	100	4,35	1,70	0,58	10,00	0,00			
1985	117	4,13	2,89	57,05	70,00	0,00			
1985	149	2,60	5,00	18,12	65,93	0,00			
1986	13	0,09	4,68	0,00	11,20	12,63			
1986	28	0,34	4,25	16,66	0,00	28,66			
1986	42	1,36	3,23	72,85	0,00	72,85			
1986	69	2,74	4,00	79,62	28,51	0,00			
1986	78	3,74	4,02	113,33	2,22	0,00			
1986	86	4,42	2,89	85,00	0,00	141,25			
1986	119	3,60	2,96	0,00	24,84	22,72			
1986	129	3,74	4,08	126,00	112,00	0,00			
1986	154	3,16	2,75	0,00	23,20	76,39			
1987	12	0,26	5,00	0,00	13,30	2,98			
1987	27	0,63	4,69	24,66	0,00	20,66			
1987	40	1,23	4,08	46,15	0,00	46,92			
1987	53	2,96	2,4	133,07	0,00	129,23			
1987	62	3,42	2,18	51,11	0,00	24,44			
1987	74	4,57	1,80	95,83	0,00	31,66			
1987	94	8,69	2,89	260,50	54,50	0,00			
1987	108	6,90	3,06	0,00	127,85	115,71			
1987	116	5,70	2,72	0,00	150,00	192,50			
1987	127	5,28	2,38	0,00	38,18	69,09			
1987	135	4,00	3,06	0,00	160,00	75,00			
1987	157	2,37	4,89	9,09	83,18	0,00			
1988	25	0,85	5,29	0,00	6,66	4,91			
1988	57	3,26	5,01	75,31	0,00	8,74			
1988	83	4,48	3,76	46,92	0,00	48,07			
1988	126	3,74	2,86	0,00	17,20	38,13			
1988	160	1,96	2,94	0,00	52,35	50,00			

Год учета	День учета (за начало вегетации принято 20 апреля)	Запасы, т/га		Продукция зеленой фитомассы	Интенсив- ность образ- ования мортмассы	Интенсив- ность разло- жения над- земной мортмассы
		зеленой фито- массы	морт- массы			
Экосистема 8						
1982	28	0,49	1,77	0,00	7,60	11,77
1982	38	0,75	1,48	26,00	0,00	29,00
1982	52	3,27	1,39	180,00	0,00	6,42
1982	69	3,59	1,40	19,41	0,58	0,00
1982	87	3,40	1,02	0,00	10,55	31,66
1982	108	3,32	1,35	11,90	15,71	0,00
1982	117	2,82	1,51	0,00	55,55	37,77
1982	154	2,50	2,70	23,51	32,16	0,00
1983	15	0,21	2,53	0,00	10,36	11,13
1983	38	0,75	2,32	23,47	0,00	9,13
1983	51	0,92	1,07	13,07	0,00	96,15
1983	67	1,56	0,94	40,00	0,00	8,12
1983	72	2,49	1,65	328,00	142,00	0,00
1983	97	3,15	1,84	34,00	7,60	0,00
1983	139	2,10	3,90	24,04	49,04	0,00
1984	13	0,15	2,62	0,00	8,33	13,80
1984	43	1,03	1,92	29,33	0,00	23,33
1984	73	2,52	1,19	49,66	0,00	24,33
1984	110	3,00	1,78	28,91	15,94	0,00
1984	155	2,45	2,38	1,11	13,33	0,00
1985	11	0,43	2,55	0,00	9,35	8,56
1985	55	2,38	0,85	44,31	0,00	38,63
1985	65	2,72	1,02	50,99	17,00	0,00
1985	84	4,14	1,36	92,63	17,89	0,00
1985	116	3,47	1,02	0,00	20,93	31,56
1986	9	0,17	3,15	0,00	13,04	4,62
1986	28	0,61	3,06	23,15	0,00	4,73
1986	43	1,02	2,55	27,33	0,00	34,00
1986	63	1,36	2,04	17,00	0,00	25,50
1986	87	3,06	1,53	70,83	0,00	21,25
1986	100	2,14	1,70	0,00	70,76	57,69
1986	110	2,18	1,71	5,00	1,00	0,00
1986	119	2,00	2,72	92,22	112,22	0,00
1987	11	0,23	3,51	0,00	7,02	3,88
1987	26	0,60	3,23	24,66	0,00	18,66
1987	37	1,00	2,24	36,36	0,00	90,00
1987	52	1,46	2,58	53,33	22,66	0,00
1987	59	1,48	2,41	2,85	0,00	24,28
1987	74	2,69	1,29	80,66	0,00	74,66
1987	92	3,09	0,90	22,22	0,00	21,66
1987	107	2,79	0,94	0,00	20,00	17,33
1987	117	3,34	1,70	131,00	76,00	0,00
1987	127	3,49	1,60	15,00	0,00	10,00
1987	136	2,43	2,19	0,00	117,77	52,22
1987	146	2,32	2,71	40,99	52,00	0,00
1987	159	1,98	3,88	63,84	90,00	0,00
1988	12	0,30	5,26	0,00	7,88	1,40
1988	26	0,85	5,16	39,28	0,00	7,14
1988	36	1,20	4,91	35,00	0,00	25,00
1988	48	1,28	4,79	6,66	0,00	9,99
1988	78	2,73	4,73	48,33	0,00	2,00
1988	115	2,92	2,14	5,13	0,00	70,00

в травостое злаков: *Bromopsis vakiagata*, *Festuca sulcata*, *Koeleria Caucasicia*, *Phleum phleoides*. В зависимости от климатических условий максимальный запас колеблется от 2,52 до 4,14 т/га, при этом среднее многолетнее составляет 3,27 т/га. Близкие значения максимальных за вегетационный период запасов зеленой массы отмечаются для пестроовсяницевых лугов обоих склонов. Разнотравный луг, расположенный несколько выше границы леса, характеризуется наиболее высокими значениями этого показателя — 5,47 т/га (4,42—6,90 т/га).

В дальнейшем по окончанию формирования максимального запаса фитомассы наблюдается его уменьшение. Интенсивность убывания запасов зеленой фитомассы примерно одинакова на пестроовсяницевом лугу (экосистема 3) и осоково-злаковой луговой степи (экосистема 8) на южном склоне (0,02 т/(га·сут), причем она имеет тенденцию увеличиваться к концу вегетации.

Поскольку запасы зеленой фитомассы пестроовсяницевого луга на склоне северной экспозиции (экосистема 6) достигают максимума на месяц позже, а вегетация заканчивается примерно в те же сроки (конец сентября), скорость убывания запасов зеленой массы здесь примерно вдвое выше (0,04 т/(га·сут), чем в такой же ассоциации на склоне южной экспозиции.

Максимальная же скорость убывания запасов зеленой фитомассы отмечена на злаково-разнотравном лугу (экосистема 7) южного склона (0,06 т/(га·сут), поскольку там фактически за тот же период (2 месяца) отмирает втрое большее количество фитомассы.

Ход сезонной динамики запасов надземной мортмассы во всех изученных экосистемах противоположен ходу запаса зеленой фитомассы. В начале вегетационного периода они варьируют от 3 до 7 т/га в различных экосистемах. Наиболее высоки они на пестроовсяницевых лугах обоих склонов (экосистемы 3 и 6) — 5,5—7,0 т/га.

Это несколько ниже того максимума запасов мортмассы, который отмечается в конце вегетационного периода. Почти половина детрита в этих экосистемах создана отмиранием многолетних растений за несколько предыдущих вегетационных периодов.

На двух других лугах южного склона со злаково-разнотравным (экосистема 7) и осоково-злаковым (экосистема 8) травостоями максимальные запасы надземной мортмассы отмечены в мае (соответственно 4,2 и 3,0 т/га), так как к моменту установления устойчивого снежного покрова (вторая половина октября) не все зеленые части растений (особенно осок и некоторых злаков) переходят в ветошь.

В дальнейшем по мере повышения температуры воздуха общее количество надземной мортмассы начинает интенсивно сокращаться. Одновременно меняется ее структура: после схода снега ускоряется процесс перехода ветоши предыдущего года в подстилку запас которой за счет этого несколько увеличивается в мае и июне.

Скорость разложения растительных остатков зависит в первую

очередь от гидротермических условий почвы. Так, на пестроовсяницевом лугу склона северной экспозиции (экосистема 6), где наблюдается относительно самая высокая влажность и самая низкая температура почвы, скорость разложения минимальна ($4,2 \text{ мг}/(\text{г}\cdot\text{сут})$). И наоборот, наибольшая интенсивность разложения ($8,1 \text{ мг}/(\text{г}\cdot\text{сут})$) отмечается на осоково-злаковом лугу (экосистема 8) на склоне южной экспозиции, где наименьшая влажность и наибольшая (для всех рассмотренных экосистем) температура почвы.

Минимальные запасы мортмассы для всех четырех типов экосистем наблюдаются в момент накопления максимальных запасов зеленой массы.

Для экосистем склона южной экспозиции это вторая половина июля, а для пестроовсяницевого луга на склоне северной экспозиции — конец июля — август. После момента, когда отмечается максимальный запас зеленой массы, начинается увеличение запасов надземной мортмассы. Это связано с двумя процессами: возрастающим отмиранием зеленых частей растений и замедлением процессов разложения растительных остатков. Следует отметить, что интенсивность накопления запасов надземной мортмассы на пестроовсяницевых лугах, которые расположены на большей, чем остальные экосистемы, высоте (250—400 метров абсолютного превышения), значительно выше и составляет почти $0,1 \text{ т}/(\text{га}\cdot\text{сут})$. И в конце сентября здесь отмечается максимальный запас надземной мортмассы, который на склоне северной экспозиции колеблется в интервале $4,8$ — $5,4 \text{ т}/\text{га}$, а на склоне южной экспозиции $6,0$ — $8,5 \text{ т}/\text{га}$. На осоково-злаковом (экосистема 8) и злаково-разнотравном (экосистема 7) лугах запас надземной мортмассы в конце сентября еще не достигает максимальных за год значений. Это, по-видимому, связано с более благоприятными условиями для вторичной (осенней) вегетации растений и для процессов деструкции растительных остатков. В результате скорость пополнения запасов мортмассы здесь вдвое ниже, чем на пестроовсяницевых лугах.

Анализируя среднемноголетнюю динамику запасов зеленой фитомассы и надземной мортмассы, можно выделить два типа экосистем, различающихся этими показателями. Для первого типа (пестроовсяницевые луга обоих склонов) характерно значительное преобладание запасов мортмассы над зеленой фитомассой в течение всего вегетационного периода. Это связано с тем, что доминантный вид — *Festuca wokopowii* образует кочки, состоящие из мертвых побегов нескольких лет. Процесс накопления мортмассы в этих сообществах преобладает над разложением.

Для другого типа (осоково-злаковые и разнотравные луга на склоне южной экспозиции) в течение лета в структуре фитомассы характерно преобладание зеленой фитомассы, что вообще характерно для луговых экосистем.

Анализ среднемноголетних значений основных параметров продуктивности (табл. 2) позволил сделать ряд выводов.

Таблица 2

Основные среднемноголетние показатели продукциино-деструкционных процессов в высокогорных луговых экосистемах Приэльбруссия (1 — минимум, 2 — максимум, 3 — среднее значение; 4 — среднеквадратическое отклонение/стандартная ошибка средней)

Экосистема	Homop. экосистемы	Параметры						Среднегодо- вное значение опада и деструкции, м/(га·год)	
		Температу- ра, °C	Влажность %	Максимум живой фитомассы, м/га	Среднегодо- вое значение мертвой фитомассы, м/га	Среднегодо- вая продук- ция фито- массы, м/(га·год)	Среднегодо- вое значение мертвой фитомассы, м/га		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Пестровицевый луг	3	1	6,90 11,00 8,66 1,50/0,67	61,80 73,00 63,27 4,34/1,94	2,99 5,01 3,57 0,66/0,25	1,51 2,47 2,00 0,33/0,13	4,43 8,45 5,98 1,66/0,63	5,17 8,45 6,28 1,41/0,43	2,65 7,36 5,34 1,92/0,72
	6	1	6,30 7,83 7,26 0,75/0,34	62,80 69,80 65,59 2,74/1,23	2,52 4,63 3,35 0,67/0,25	1,64 2,00 1,80 0,13/0,05	4,68 6,56 5,41 0,73/0,27	3,00 8,69 5,67 1,86/0,71	3,07 7,45 6,06 1,45/0,55
Разнотравный луг	7	1	8,50 9,48 9,05 0,44/0,20	59,50 75,00 67,26 5,73/2,56	4,42 6,90 5,47 1,15/0,44	2,73 3,90 3,27 0,47/0,18	2,31 4,04 3,36 0,63/0,24	4,25 6,67 5,72 0,97/0,37	3,73 11,55 6,46 2,62/0,99
Осоково-злаковый луг	8	1	8,48 10,71 9,85 0,91/0,41	59,00 71,50 64,38 4,81/2,15	2,52 4,14 3,27 0,53/0,20	1,51 4,35 2,48 0,97/0,37	1,36 5,24 2,33 1,35/0,51	1,68 4,84 3,51 1,29/0,49	2,31 4,19 3,33 0,72/0,27

Изученные экосистемы по продуктивности относятся к высокопродуктивным лугам Центрального Кавказа. Наиболее продуктивной луговой экосистемой здесь является пестроовсяницевый луг на склоне южной экспозиции (6,28 т/(га·год)), а наименее продуктивной — осоково-злаковый луг на том же склоне (3,51 т/(га·год)). В то же время наиболее высокие запасы зеленой фитомассы отмечены на разнотравном лугу (5,47 т/га), что несколько выше, чем на наиболее продуктивном пестроовсяницевом лугу, расположенным на склоне южной экспозиции. Это кажущееся несоответствие запасов и продукции объясняется большим участием на разнотравном лугу растений, менее склонных к вторичной осенней вегетации по сравнению со злаковыми.

Разложение мертвой фитомассы превышало новообразование органического растительного вещества за рассматриваемый период наблюдений в наибольшей степени на разнотравном лугу. Травостой здесь отличается наименьшей долей видов с многолетними зелеными частями. В то же время на пестроовсяницевом лугу в этот период продукция превалировала над отмиранием и в результате отмечен небольшой (15 %) положительный баланс зеленой фитомассы. Это связано со значительным участием в травостое *Festuca tukonowii* с большой долей многолетних зеленых частей.

Для выявления тесноты связей продуктивности травостоя запасов зеленой массы и микроклиматических параметров по четырем экосистемам были рассчитаны коэффициенты корреляции (табл. 3, 4).

Таблица 3

Коэффициенты корреляции ежедекадной динамики запасов зеленой массы с микроклиматическими параметрами для разных экосистем

Микроклиматические параметры	Номер экосистемы			
	3	6	7	8
запасы фитомассы, м/га				
Температура почвы на глубине 20 см	0,95	0,76	Не определась	0,76
30 см	0,95	0,82	То же	0,72
40 см	0,96	0,82	-	0,72
50 см	0,96	0,84	-	0,71
Температура воздуха	0,80	0,69	0,88	0,77
Влажность воздуха	-0,28	-0,41	0,44	0,46

При анализе корреляций оказалось, что сила связей в большей степени определяется высотой над уровнем моря, чем экспозицией склона. Для верхних площадок (экосистемы 3 и 6) наиболее сильна корреляция продуктивности с температурой почвы на глубинах 40 и 50 см, в то время как для экосистемы (осоково-злаковый луг) — с температурой почвы на глубине 20 см. Температура

Таблица 4
Корреляционная матрица связей месячных средних и экстремальных значений параметров экологических и гидротермических процессов внутри вегетационного периода

Показатель	Продукция	Номер экосистемы								Интенсивность разложения подстилки
		3	6	7	8	3	6	7	8	
Продукция	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Интенсивность образования мертвых массы	0,08	0,23	0,76	0,50	—	—	—	—	—	—
Интенсивность разложения подстилки	0,46	0,05	—0,29	0,12	—0,22	0,30	—0,24	0,24	—	—
Температура воздуха	0,72	0,57	0,44	0,60	0,19	—0,20	0,29	—0,22	0,44	0,15
минимальная	0,78	0,62	0,37	0,62	0,21	—0,20	0,19	—0,29	0,48	0,10
максимальная	0,64	0,54	0,49	0,56	0,14	—0,12	0,39	—0,13	0,43	0,18
Средняя температура поверхности почвы	0,50	0,50	0,47	0,68	0,09	—0,21	0,27	—0,21	—0,37	0,07
Число дней с заморозками на почве	—0,52	—0,51	—0,34	—0,64	0,03	0,26	—0,10	0,33	—0,42	0,02
Средняя влажность воздуха.	0,49	0,66	—0,10	0,30	0,50	0,41	—0,16	0,14	0,35	0,15
Осадки	0,60	0,61	0,40	0,76	—0,05	—0,33	0,07	—0,52	0,48	0,01
									—0,09	0,23

поверхностных слоев почвы на верхних площадках очень сильно варьирует в течение суток, поэтому ее корреляция с показателями запаса или пробы фитомассы, отличающимся большей инертностью слабее, чем в рассмотренных выше случаях. Еще более определена дифференциация коэффициентов корреляции хода изменения запасов фитомассы с влажностью воздуха. Она обусловлена различной влагообеспеченностью травостоев разных экосистем. На верхних площадках (экосистемы 3 и 6), находящихся примерно на границе субальпийского и альпийского поясов, увлажнение достаточное, поэтому повышение влажности воздуха приводит к снижению продуктивности (отрицательная корреляция).

Характерно, что на пестроовсяницевом лугу на склоне северной экспозиции (экосистема 6), где увлажнение наиболее обильное, коэффициент корреляции наименьший; на нижних площадках наблюдается обратное явление. Поскольку травостой на последних испытывает дефицит влаги, коэффициенты корреляции влажности с продуктивностью (запасами зеленої массы) положительны, причем на осоково-злаковом лугу (экосистема 8), находящемся в более аридных, чем разнотравный луг (экосистема 7) условиях, коэффициент корреляции выше. Коэффициенты корреляции запасов фитомассы в травостое с температурой воздуха также заметно зависят от высоты экосистемы над уровнем моря. Для верхних площадок они относительно невысокие по сравнению с корреляциями с температурой почвы, а для нижних — более значительные. Однако кривые среднедекадных температур воздуха довольно точно повторяют ход кривых для зеленої массы злаков всех экосистем.

Поскольку травостой — довольно инертная система по сравнению с микроклиматической системой, имеет место некоторое запаздывание изменения продуктивности по отношению к изменению среднедекадных температур. Оно почти одинаково для всех площадок и составляет примерно 7—12 дней.

Повышение температуры воздуха, как правило, приводит к росту запасов фитомассы. Но иногда это правило нарушается. Повышение среднедекадной температуры воздуха в конце августа приводит к довольно резкому уменьшению запаса зеленої фитомассы на осоково-злаковом лугу, а следующее за ним понижение — к некоторому росту запасов фитомассы. Объясняется это, вероятно, тем, что в конце августа — начале сентября заканчивают плодоносить большинство видов трав этой экосистемы. В это время процесс высыхания зеленої частей растений начинает преобладать над их приростом, и повышение температуры воздуха ускоряет этот процесс.

При анализе корреляционных связей не запасов фитомассы, а параметров продукции и деструкции с гидротермическими показателями получены несколько другие оценки значений корреляций, однако общая картина сохранилась. Положительно коррелируют ежемесячная продукция с температурой воздуха (0,5—0,8) и с суммой осадков (0,4—0,8), отрицательная корреляция наблюда-

ется с числом дней, когда отмечались заморозки на почве в течение вегетационного периода.

Близкие оценки таких связей получены и другими авторами — исследователями горных лугов [5, 6].

Таким образом, субальпийские луга Приэльбрусья высокопродуктивны (3,5—6,3 т/га в год). Значение продукции зеленой фитомассы этих лугов в первую очередь определяется высотой над уровнем моря.

Связь продуктивности лугов с микроклиматическими параметрами неоднозначна. Так, при достаточном и избыточном увлажнении коэффициенты корреляции — отрицательные, при недостаточном — положительные, увеличивающиеся по мере роста дефицита влаги.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агладзе Г. Д., Зотов А. А. Горные пастбища и сенокосы Кавказа.— Тбилиси: Сабчота Сакартвело, 1987.— 464 с.
2. Нахуцишвили Г. Ш., Чхиквадзе А. К., Хецуриани Л. Д. Продуктивность высокогорных травяных сообществ Центрального Кавказа.— Тбилиси: Мецниереба, 1980.— 152 с.
3. Титлянова А. А. Изучение биологического круговорота в биоценозах (методическое руководство).— Новосибирск: Наука, СО, 1971.— 31 с.
4. Эфендиев М. Р. Сезонная и годовая динамика фитомассы некоторых высокогорных луговых ассоциаций Большого Кавказа (Закатальский гос. заповедник). Автореф. дисс. на соискание учен. степени канд. биол. наук.— Баку, 1969.— 27 с.
5. Sims P. L., Coupland R. T. (producers). Grassland ecosystems of the world.— Cambridge univ. press, 1979, N 73, 86 p.
6. Walter F. Mueggler. Vegetation in production and seasonal development of Mountaine glasslands in Western Montana. Intermountain forest and range exp. Station Ogden., Vt 84401 Research paper, 316, 1983, 16 p.

PRODUCTIVITY OF MEADOW ECOSYSTEMS AND ITS RELATION WITH THE MAJOR HYDROTHERMIC PARAMETERS IN NEAR ELBRUS MT REGION

L. M. Goldberg, N. L. Tsepkova

*High-Mountain Geophysical Institute, USSR State Committee
for Hydrometeorology*

N. V. Semenyuk, M. A. Khachaturov

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

The paper presents the many years data on seasonal dynamics of production processes in sub-alpine meadows of Central Caucasus (illustrated with near Elbrus Mt region). The correlative analysis of seasonal dynamics of herbage bio- and mortmass stock of the four herbage communities of different sub-alpine biotops is done. Given are the calculated values of an annual biomass production, of accumulation and destruction of mortmass, and the many years dynamics of those processes. The correlations of those indices with hydrothermic parameters are calculated and analyzed.

БИОМОНИТОРИНГ ПРЕСНОВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ В КАНАДЕ: ПРОГРАММА ДЕПАРТАМЕНТА РЫБОЛОВСТВА И ОКЕАНОВ

И. Дж. Дэвис

Департамент рыболовства и океанов, Канада

Программа биологического мониторинга пресноводных экосистем была разработана Департаментом рыболовства и океанов для оценки долгосрочного влияния кислотных выпадений в пяти главных географических регионах Канады. Станции мониторинга размещены вдоль градиента поля выпадения сульфатов, от центра страны к крайнему востоку до побережья океана. Программа выполняется согласованно с программами мониторинга воздуха и химизма поверхностных вод, осуществлямыми Министерством по охране окружающей среды. Через одно-два десятилетия мониторинг даст долгосрочные ряды данных по выбранным системам, которые покажут, приведет ли контроль за эмиссией серы в Канаде к биологической рекультивации некоторых территорий, подвергшихся неблагоприятному влиянию. Мониторинг сможет также дать данные о продолжающемся ухудшении окружающей среды в других частях страны и поможет прогнозировать пределы естественной изменчивости для систем, свободных от неблагоприятных воздействий. Программа направлена на выявление структуры рыбных сообществ и компонентов литорального бентоса водных систем. Запланировано проведение ежегодной оценки большинства параметров. По большинству видов наблюдений разработан перечень измерений, которые проводятся в порядке испытания с 1987 г. При регистрации первичных данных больше внимания уделяется отбору качественных, а не количественных проб, имея в виду в будущем определение относительных и абсолютных показателей численности. Даётся детальная программа, научное обоснование ее структуры и критерии выбора станций наблюдений. Приводятся данные по хирономидам, полученные по программе мониторинга для экспериментально закисленного озера и соседнего контрольного озера, расположенных на северо-западе провинции Онтарио, чтобы показать ограничения и потенциальные возможности использования некоторых методов анализа сообществ для предварительной интерпретации данных мониторинга.

В течение последних десятилетий в критических выступлениях отмечалось, что исследования кислотных дождей в Северной Америке не дают прямых доказательств экологического ущерба от их выпадения [10]. Это подтверждают данные наблюдений за гидрохимическими показателями и биотой водоемов в Северной Америке и в Европе. Полученные результаты позволяют предположить, что ограниченное распространение многих видов тесно связано с закис-

лением пресных вод. Но только в нескольких случаях было документально зарегистрировано прямое влияние закисления на водную биоту [1, 12, 17]. Также мало данных о биологической рекультивации после воздействия закисления в тех районах, в которых выпадение кислот уменьшилось [3].

Недавно было подписано несколько соглашений на уровне федераций и провинций об уменьшении эмиссий серы в восточной части Канады на 50 % от уровня 1980 г. Эти соглашения вступят в полную силу к 1994 г. Ожидается, что в некоторых частях провинции Онтарио произойдет значительное уменьшение выпадения сульфатов. Для крайнего востока страны прогнозируется незначительное улучшение (менее чем на 5 %) или даже некоторое ухудшение условий, в то время как в центральных частях ожидается определенное улучшение ситуации.

В связи с необходимостью регистрировать любое дальнейшее ухудшение состояния окружающей среды и оценивать эффективность стратегий контроля эмиссий Департамент рыболовства и океанов совместно с другими правительственными организациями разработал программу биологического мониторинга. Цель этой статьи — дать общее описание этой программы, отметить ее сильные и слабые стороны, отразить важнейшие положения программы мониторинга и на примере показать возможности некоторых методов анализа сообществ для интерпретации данных.

ПРАГМАТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ФИЛОСОФИИ БИОМОНИТОРИНГА

Признано необходимым осуществлять программу биомониторинга в течение нескольких десятилетий, поскольку это позволит выделить долговременные тренды на фоне ежегодных колебаний, присущих биологическим системам. Территориальный охват и детальность программы должны быть ограничены, чтобы она могла непрерывно функционировать вне зависимости от будущих уровней финансирования. Поэтому было решено, что программа мониторинга должна быть сконцентрирована на нескольких конкретных территориях Восточной Канады, распределенных вдоль градиента поля осаждения сульфатов. Далее системы — кандидаты на включение в программу — должны быть чувствительны к воздействию выпадения кислот, совпадать, где возможно, с районами осуществления Министерством по охране окружающей среды мониторинга химического состава воздуха и поверхностных вод и располагаться в радиусе практической доступности для крупнейших исследовательских лабораторий Департамента рыболовства и океанов.

В результате наложенных ограничений не представляется возможной экстраполяция данных мониторинга, собранных в отдельных точках, на весь район. Различия в зоogeографическом распределении видов усложняют сравнение от точки к точке. Также понимается, что мониторинг не может показать причины и последствия, а только тенденции во времени. Однако результаты монито-

ринга могут служить катализатором для более подробных исследований в каждом районе.

Мониторинг пресноводных рыб — объектов спортивного рыболовства в озерах и лосося в реках восточного побережья и вдоль северного берега реки Св. Лаврентия был признан особенно важным для программы, поскольку это соответствует основной задаче департамента: осуществлять мониторинг именно этих ресурсов и охранять их. К тому же имеются серьезные основания считать, что многие таксоны, включая карповых рыб [13], ракообразных и др. [2, 6, 8, 13, 14] высокочувствительны к закислению. Многие из этих таксонов считаются видами-индикаторами, но немногие из них являются эндемичными для всех частей страны. Ограничение объектов мониторинга рыбами—объектами спортивного рыболовства и видами-индикаторами снижает ценность полученных данных, особенно в плане их возможного использования в дальнейшем для решения других проблем окружающей среды, но полное ежегодное обследование озер и рек выходит за пределы возможностей исполнителей программы.

В качестве компромисса был выбран подход «выборочное сообщество». Ежегодный мониторинг должен включать обследование ихтиофауны и макробентоса (особенно в зоне литорали) в озерах и макробентоса на перекатах в реках и ручьях, дополненное данными по химии, гидрологии и характеристикой биотопа.

Программа мониторинга для рыб в ручьях и реках оказалась сложнее программы для озер. Во-первых, большая часть лососевых рек в Новой Шотландии пополняется из рыбопитомников, что не дает возможности оценить «естественную» структуру сообщества или годовые изменения возрастного состава популяции. Во-вторых, поскольку реки предоставляют широкий спектр сред обитания, значительная часть рыб может находить временное убежище в относительно хорошо защищенных притоках в периоды резкого эпизодического падения pH в основном потоке. В-третьих, мобильность рыбных стай усложняет точное определение оказанных на них влияний и характера питания — тех факторов, которые важны для интерпретации результатов биохимических тестов, предлагаемых сейчас для использования в данной программе мониторинга.

Для решения этих проблем было рекомендовано по всем наблюдаемым рекам установить садки для подсадки мальков с целью определения на месте качества воды. В дополнение к единообразным данным по каждому району этот метод биотестирования в садках позволит точно определить характер питания рыб и испытываемые ими воздействия, что важно для биохимического тестирования.

РАЗМЕЩЕНИЕ СТАНЦИЙ И МЕТОДЫ МОНИТОРИНГА

После определения основ программы были разработаны критерии размещения станций и методы отбора образцов. Были выбраны пять основных районов мониторинга (рис. 1), включающих район экспериментальных озер (РЭО) в северо-западной части

Онタрио (служит точкой отсчета как территория с низким уровнем выпадений) и районы водосборов озер Турецких, Алгома, Онтарио, а также рек и озер в южной части Квебека, на юго-западе Новой Шотландии и на юго-западе Ньюфаундленда. В каждом районе были выбраны три—пять рек или озер, которые более всего соответствовали принятым критериям.

Серия малых озер (площадью менее 50 га), чувствительных к воздействию кислотных выпадений и включающих системы как с прозрачной, так и с бурой водой, безусловно, подходят для мониторинга. Желательно, чтобы в каждом районе одно из озер

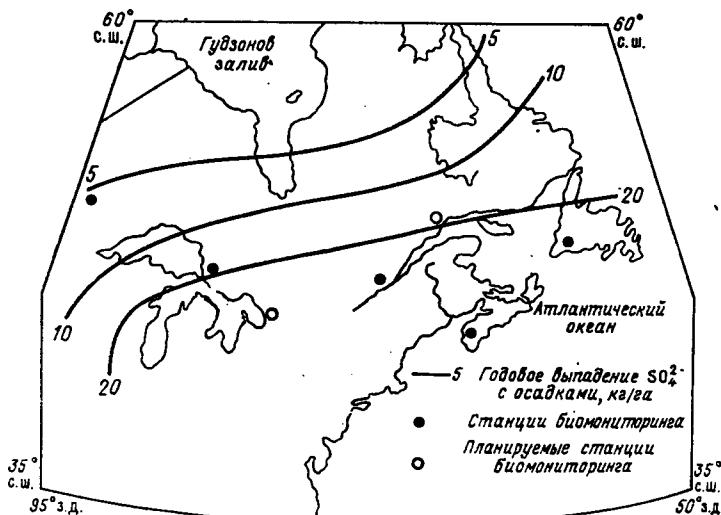


Рис. 1. Размещение станций биомониторинга в Канаде на 1980 г.

имело донные отложения, что позволит проводить палеолимнологические исследования. Реки с бурой водой, в которых устойчиво держится низкий уровень рН, или реки с чистой водой, в которых возникают эпизодические падения рН, имелись в трех из пяти районов мониторинга. Далее требовалось, чтобы в реках и ручьях имелся лосось, поддерживалось минимальное течение, а на изучаемом участке максимальное течение не должно мешать работам по программе мониторинга.

Также были введены четыре дополнительных критерия отбора как для рек, так и для озер. Во-первых, каждая система должна содержать биоту, типичную для данной части страны. Во-вторых, станции мониторинга должны быть в разумной степени доступны, в то же время они должны быть свободны от влияния местных источников загрязнения и относительно защищены от возможного поражения в будущем. В-третьих, там, где возможно, эти системы должны совпадать с районами, в которых Министерство по охране окружающей среды или местные правительственные агентства ве-

Таблица 1

Сводка видов наблюдений по программе биомониторинга Департамента рыболовства и океанов

Система	Компонент	Вид наблюдений	Иследуемые показатели	Метод	Минимальная частота
Озеро/река	Химия	Отбор проб воды из поверхностных слоев	pH, щелочность, основные ионы	По методике Министерства по охране окружающей среды	3—5 раз в год
	Гидрология	Водомерные и за расходом	Водный баланс	Периодические измерения или запруживание Сети, ловушки, кошельковый невод	По мере необходимости Ежегодно или каждые 2—3 года в зависимости от продолжительности жизни
	Рыбы	Обследование	Состав сообщества, структура по возрастным группам и классам (все виды)	Ежегодно	Ежегодно
Река/озеро	Рыбы	То же	Состав сообществ наличие/отсутствие (все виды) Тест на летальность	То же	Раз в 2—3 года
		Биотестирование *	Биохимические индикаторы Ракообразные и насекомые	Содержание в садках контрольной популяции Разрабатывается	Раз в 2—3 года вместе с биопробами
Озеро	Макробентос	Отбор проб, крови и тканей *	Пиявки, раки, и другие беспозвоночные	Ручной сбор, сеть, проволочные сита (5 станций на озеро)	Ежегодно
		Отбор проб в литоральной зоне	Бентосные ракообразные (включая мизид), хирономиды	Ловушки с приманкой (10 шт.) Драги (5 шт.), вертикальные сетевые волокушки (3 шт. ночью)	"
Река	Макробентос Растительность	Глубинный отбор проб	Насекомые и ракообразные	Драги (5 шт.), вертикальные сетевые волокушки (3 шт. ночью)	"
		Отбор проб на перекатах и отмелях	Мхи и нитчатые водоросли (озера), покровы (реки)	Неводы, ручной сбор (9 станций на реку)	2—3 раза в год
Озеро	Палеонтология	Обследование	Панцири диатомовых и другие ископаемые остатки	Инспекция/фотографирование	Ежегодно
		Отбор образцов керна донных отложений	Разделение фракций и микроскопическое исследование	Один раз в первые годы	

* Предполагается.

дут мониторинг химического состава воздуха и поверхностных вод. В-четвертых, должен измеряться уровень воды в каждой точке мониторинга, что позволит рассчитать расход и возобновление и интерпретировать химические данные.

Разработка стандартного набора методов исследований началась в 1986 г. В дополнение к стандартным методам был определен единый набор оборудования для отбора образцов при большинстве видов исследований, что позволило обеспечить единообразие методов. В табл. 1 обобщены основные измерения, методы и предполагаемая частота взятия образцов.

Эта базовая программа должна давать широкую ежегодную картину состояния рыб и макробентоса в каждой системе. Упор был сделан на определение структуры сообщества и относительную численность каждого таксона. Там, где получение количественных данных не требовало слишком больших усилий, этому методу отдавалось предпочтение, однако как компромисс между объемом информации и затратами чаще использовались полуколичественные методы или методы выборочного отбора репрезентативных проб. Показанная в табл. 1 программа исследований 3—5 озер или рек в каждом районе составляет необходимый минимум. Желательен мониторинг и других важных биотических факторов, особенно тех, которые характерны для данной географической местности, или таких, которые предположительно могут войти в общую программу, например отбор образцов зоопланктона, фитопланктона, микробентоса не отражен в используемой в настоящее время схеме исследований; не применяется также и биоакустическая методика измерения биомассы стаи рыб. Однако если по каждому из этих элементов будут проведены серьезные исследования, они могут быть включены в программу в будущем.

БАНКИ ДАННЫХ, АНАЛИЗ И ОТЧЕТЫ

Не планируется окончательно определить структуру банка данных и стандартные аналитические процедуры, пока не будут получены данные первого полного года осуществления программы исследований. Предварительная работа в этом плане началась в 1988 году с использованием данных года испытания программы.

В настоящее время существует общее мнение, что обмен данными среди участников программы — это первейшая необходимость, хотя ответственность за первичную обработку каждого ряда данных возлагается на того, кто их собрал. Компьютерное хранение информации будет организовано в одном центре. Обмен данными и отчетами канадской программы с другими странами также будет приветствоваться, равно как и практические связи между разными программами.

ПРИМЕР АНАЛИЗА СООБЩЕСТВ

Хотя обнаружить перемены в структуре сообщества, вызванные внезапным исчезновением или появлением нескольких основных видов или групп, сравнительно нетрудно, эти явления обычно

имеют такие катастрофические последствия, что очень редко требуется полномасштабная программа мониторинга для того, чтобы их обнаружить. Наиболее вероятный сценарий для наших программ мониторинга такой, при котором данные покажут слабые, долговременные и скрытые обычными годовыми варияциями сдвиги в состоянии видов. Обнаружение таких перемен — это трудная задача анализа сообществ, сложность которой возрастает с увеличением объема базовой информации. Работа с большими объемами данных обычно не позволяет делать детальные исследования как при скриннинге. В то же время первой стадией часто является математический анализ сообщества.

Несмотря на большое разнообразие имеющихся методов анализа сообществ, практическая применимость многих из них часто весьма сомнительна [16]. Я проиллюстрирую на нескольких примерах, как один из этих методов оказался особенно ценным для выявления влияния экспериментального закисления озера на структуру сообщества хирономид (*Diptera*).

Закисление небольшого (площадью 27,27 га) олиготрофного озера на Канадском щите было начато в 1976 г. в РЭО в северо-западной части Онтарио. После двух лет предварительных исследований было начато еженедельное введение серной кислоты в эпилимнион озера 223 в течение безледного периода каждого года. Началось медленное снижение pH воды от первоначального значения равного примерно 6,50 до минимального, достигшего 5,02 в 1981 г. Кислотность поддерживалась равной 5,09 в 1982 г. и 5,13 в 1983 г. Детали экспериментальной обработки даны в [12, 13].

С 1975 по 1983 г. я осуществлял мониторинг над структурой сообщества хирономид в озере 223 путем отлова взрослых насекомых в период их вылета ловушками, с частотой один раз в неделю в течение каждого безледного сезона. Ловушки были расставлены вдоль трансектов по территориально-взвешенной схеме: пробы брались со всех глубин прямо пропорционально доле каждого глубинного слоя в общей площади озера. Для сравнения такой же отбор образцов осуществлялся на расположенному вблизи контрольном незакисленном озере 226 ЮВ с 1978 по 1986 г. За десять лет, в течение которых с каждого озера брались пробы, было обнаружено всего 154 вида.

Предварительный анализ показал, что с 1981 по 1983 г. общее число видов хирономид в озере 223 уменьшилось примерно вдвое (рис. 2 а). Однако в период с 1975 по 1983 г. наблюдались небольшие изменения от года к году числа родов, присутствовавших в озере. Для сравнения заметим, что значение численности видов и родов в озере 226 ЮВ не проявляли в течение сходного 9-летнего периода устойчивого тренда (рис. 2 б). Годовая изменчивость численности родов в озере 226 ЮВ была выше, чем в озере 223. Видовое обилие в сообществе озера 226 ЮВ не имело устойчивого направления изменения, но в один год (1981 г.) поднялось почти на 40 %. Более тщательное рассмотрение данных показало, что этот подъем объяснялся присутствием большего числа умеренно

редких видов (т. е. тех, чья численность составляет 1—5 % от общей численности вылетавших особей). 1981 год был также годом, когда общее число отловленных особей в озере 226 ЮВ на 139 % превысило среднее для всех остальных годов. Таким образом, общее число видов в некотором смысле является функцией от числа выловленных особей, особенно для редких и умеренно редких таксонов, в связи с чем при толковании изменений этот показатель должен использоваться с осторожностью. Важно учитывать относительно малую чувствительность анализа на родовом уровне. Поэтому при рассмотрении структуры сообщества желательно стремиться, по возможности, к анализу на видовом уровне.

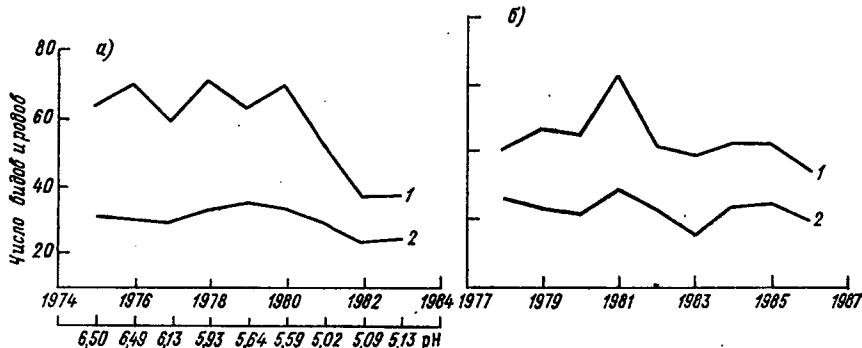


Рис. 2. Число видов (1) и родов (2) имаго хирономид по годам на озере 223 (а) и озере 226 ЮВ (б).

Значительно больше информации по изменениям, привнесенным закислением, дает ранжирование по численности каждого вида в сборе, и сообщество делится на группы: обычные, умеренно многочисленные, умеренно малочисленные и редкие виды. Эти группы должны соответствовать минимальному числу видов, составляющих 50, 51—95, 96—99 и более 99 % от общей численности выловленных особей. Данные по озеру 226 ЮВ и озеру 223, полученные как суммарное число видов в каждой категории, показаны на рис. 3.

Устойчивое снижение числа видов на всех уровнях (т. е. от обычных до редких) очевидно из данных по озеру 223 с 1981 г. Наибольшее снижение наблюдалось у редких видов, но этот результат объясняется тем, что вылов в период 1981—1983 гг. был значительно ниже среднего, и поэтому при отборе образцов редкие виды попадались очень мало. Наиболее явным было уменьшение числа обычных видов — от 7—10 в начале эксперимента, до единственного вида *Cladotanytarsus* к 1983 г. Это наводит на мысль, что если условия были неблагоприятны даже для обычных видов, то закисление могло вызвать полный сдвиг порядка ранжирования по численности отдельных таксонов, равно как и общее снижение численности присутствующих видов.

Кроме временного повышения численности умеренно редких видов в 1981 г., данные по озеру 226 ЮВ (см. рис. 3 б) не показывают долговременных трендов ни на одном уровне. Если использовать данные по озеру 226 ЮВ как точку отсчета, то можно сделать вывод, что численный баланс структуры сообщества должен

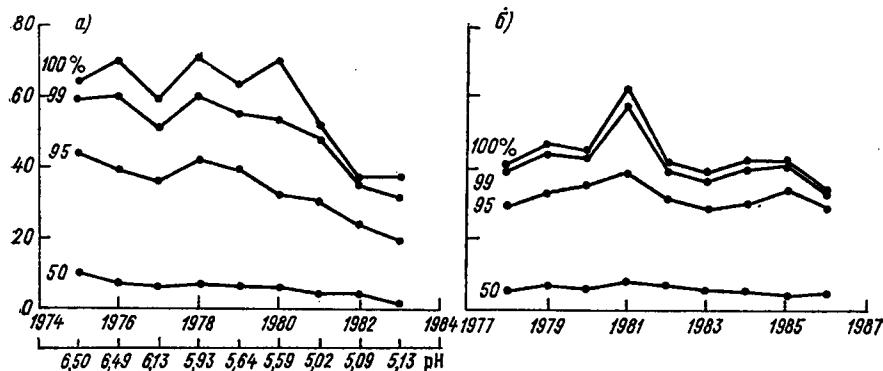


Рис. 3. Минимальное число видов, необходимое для получения различной доли (%), суммарной годовой продукции имаго хирономид в озере 223 (а) и озере 226 ЮВ (б).

Была сделана следующая группировка видов по численности: 0—50 % — обычные, 50—95 % — умеренно многочисленные, 95—99 % — умеренно редкие и 99—100 % — редкие.

оставаться постоянным из года в год. Таким образом, изменения, наблюдавшиеся в озере 223 с 1981 по 1983 г., лежат за пределами вероятности естественной изменчивости.

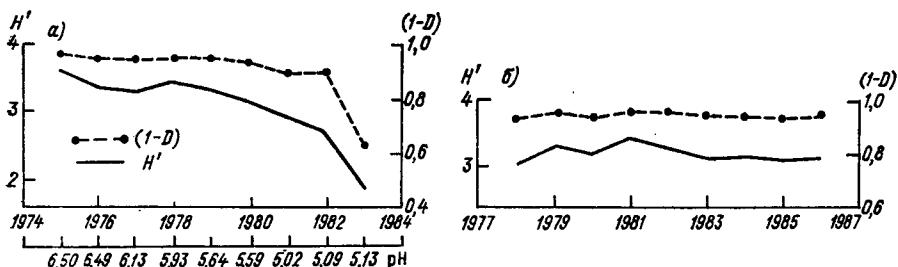


Рис. 4. Изменения видового разнообразия хирономид по годам в озере 223 (а) и озере 226 ЮВ (б).

Индексы разнообразия обычно служат индикаторами перемен в сообществе [16]. Два таких индекса — по Шеннону — Винеру (n') и индекс Симпсона (D), построенный как $1 - D$ показаны на рис. 4 для озер 223 и 226 ЮВ.

Во всех случаях индексы показывают низкую годовую изменчивость. Для озера 223 (рис. 4 а) индекс Симпсона практически не дает указаний на изменения сообщества вплоть до 1983 г., в то время как индекс разнообразия Шеннона — Винера показывает, что

сдвиги в структуре сообщества начались еще в 1980 г. Данные по озеру 226 ЮВ не указывали наличия тенденций. Благодаря своему одномерному характеру эти индексы больше информации не несут.

В отличие от индекса разнообразия Шеннона—Винера и индекса Симпсона, которые теряют смысл при замене видов, нометрическая многомерная шкала (НМШ) чувствительна к таким видовым сдвигам [5]. Эта шкала может использоваться для отражения ежегодной структуры сообщества через ряд координат точек в двух- или трехмерном пространстве. Таким образом, годовые изменения в составе видов и их численности вызывают сдвиги точек как в их относительном положении, так и в расстоянии между ними. Оси координат и их деления прямо отражают первое, второе и третье измерения сходства или различий между сообществами, но не так легко соотносятся с физическими характеристиками подобных видовых комбинаций.

Ниже следует пример, на котором я проанализировал данные по всем годам по озерам 223 и 226 ЮВ как составное целое, так что значения по НМШ, как бы не произвольны они ни были, были общими для обоих рядов данных по озерам. Из-за ограниченности емкости компьютера и программы (SYSTAT), использовались данные только по 125 наиболее часто встречающимся видам из общего числа 154 вида. Мало вероятно, чтобы исключение данных по 29 самым редким видам существенно повлияло на результаты анализа, поскольку большая часть этих видов была обнаружена лишь в одном из этих двух озер и только в единичных случаях.

Матрица корреляции коэффициентов тау — B Кэнделла была первой, рассчитанной по исходной матрице численности (т. е. число видов в озере/год), с целью провести относительные измерения степени сходства сообщества из года в год. Поскольку тау — B — непараметрический статистический коэффициент, он хорошо подходит к этому типу вычислений, особенно когда данные мониторинга отражают относительную численность или по категориям. В дальнейшем при работе с тау — B нет нужды трансформировать данные в соответствии с допущением нормальности, что необходимо для некоторых других способов корреляции.

С помощью матрицы коэффициентов тау — B , по НМШ были получены ряды координат точек для каждой пары озеро/год, что позволило нам лучшим образом представить взаимосвязи между сообществами, которые были детально отражены в корреляционной матрице. Процесс определения масштабов является итеративным подбором наиболее подходящего решения. Результаты анализа НМШ показаны на трехмерных графиках на рис. 5.

Эти графики вскрывают четыре наиболее важные черты изменений сообществ. Во-первых, точки для озера 223 (рис. 5 а) рассеяны сильнее (в первом измерении на 200 %, во втором измерении на 40 %, в третьем измерении на 14 %), чем для озера 226 ЮВ (рис. 5 б), и показывают, что долговременная изменчивость была выше в озере 223. Во-вторых, изменения в озере 226 ЮВ колеблются вокруг некоторого центрального значения, обнаруживая

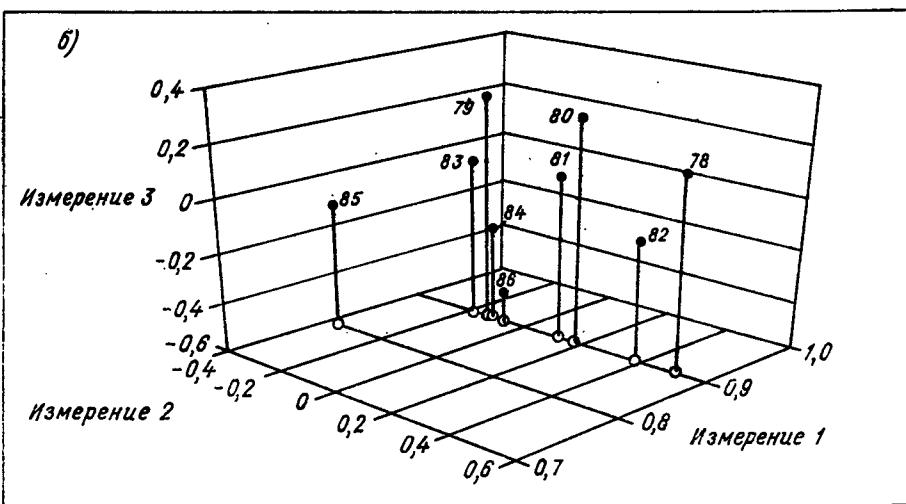
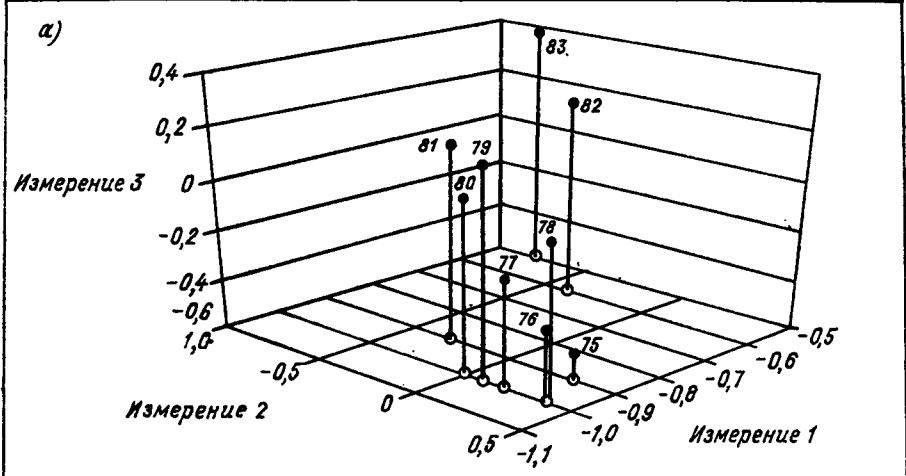


Рис. 5. Трехмерные схемы результатов анализа структуры сообщества хирономид с помощью неметрической многомерной шкалы (НМШ) для озера 223 (а) и озера 226 ЮВ (б).

Положение точек указывает на относительное сходство сообществ, точкам даны номера соответственно году.

свой случайный характер. Предположительно, это случайное движение является проявлением естественной изменчивости. Напротив, точки для озера 223 располагаются вдоль S-образной траектории, что предполагает направленные изменения, вызванные заислением. С этим связано третье наблюдение, что изменение в графике для озера 226 ЮВ обнаруживается почти исключительно через перемещение точек во втором и третьем измерениях, в то время как в озере 223 происходит значительное движение в первом измерении. Таким образом, движение внутри второго и третьего измерений представляет годовую изменчивость, в то время как движение в первом измерении предполагает результат внесения кислот. Четвертое и последнее наблюдение проиллюстрировано рис. 5 а. До 1981 г. характер направленного изменения в озере 223 был установленнымся, но расположение точек для 1979, 1980 и 1981 г. в третьем измерении наводит на мысль, что некоторые сдвиги в структуре сообщества начали происходить еще в 1979 г. Методы, использовавшиеся ранее, не указывали подобных изменений. Анализ первичных данных показал, что в 1979 г. некоторые второстепенные виды (те, которые стали затем доминирующими) уже начали повышать свою численность, в то время как другие, более часто встречающиеся виды становились более редкими.

Хотя толкование значительности изменений в сообществе требует в конечном итоге детального исследования перечня видов и их тенденций во времени, метод НМШ обещает стать чувствительным и полезным орудием предварительного скриннинга больших объемов данных, которые, вероятно, будут получены в ходе выполнения программ биомониторинга.

Успех мониторинга зависит не только от аккуратности отбора образцов и своевременного анализа данных. Каждая программа мониторинга должна быть долговременной и поддерживаться в рабочем состоянии определенным уровнем финансирования и технического обеспечения. Самые программы должны развиваться. Например, мониторинг должен содержать элементы исследования или быть связан с исследовательской работой. Данные мониторинга помогут выявить новые научные задачи. Новые или более чувствительные методы, разработанные в ходе исследований, должны включаться в программы мониторинга при условии, что эти дополнения не будут угрожать непрерывности сбора данных. Важно, чтобы происходил обмен методами и результатами между разными программами как внутри, так и между странами, что будет способствовать увеличению чувствительности измерений и повышению качества интерпретации данных. Дополнительное преимущество подобной кооперации заключается в том, что по своей междисциплинарной и межнациональной природе они способствуют сохранению покомпонентных исследований.

БЛАГОДАРНОСТИ

Я благодарю Дж. Р. М. Келсо и других членов Научно Консультативного комитета, которые внесли большой вклад в разра-

ботку Программы биомониторинга Управления по Окружающей Среде. Я благодарен моим летним помощникам за их работу в РЭО: Б. Билий сделал все таксономические определения, М. Стефенсон дал весьма полезные советы при исследовании НМШ, Д. М. Розенберг и М. Стефенсон внесли много конструктивных и своевременных критических замечаний в рукопись данной статьи, Д. Ларок отпечатал ее в конечном виде.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Allison W. R., Harvey H. H. Methods for assessing the benthos of acidifying lakes.—In: Effects of Acidic Precipitation on Benthos. Hamilton, North-American Benthological Society, 1980, p. 1—13.
2. Eilers J. M., Lien G. J., Berg R. G. Aquatic organisms in acidic environments: A Literature review. Dept. natural resources tech. bull. 150: 1—18, Madison, 1984.
3. Keller W., Pitblado J. R. Water quality changer in sudbury area lakes: a comparison of synoptic surveys in 1974—1976 and 1981—1983.—Water Air Soil Pollut., 1986, vol. 29, p. 285—296.
4. Kelso J. R. M., Minns G. K., Gray J. E., Jones M. L. Acidification of surface waters in eastern Canada and its relationship to aquatic biota.—Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci., 1986, vol. 87.
5. Kenkel N. C., Orloci L. Applying metric and nonmetric multidimensional scaling to ecological studies: some new results.—Ecology, 1986, vol. 67, p. 919—928.
6. Nero R. W., Schindler D. W. Decline of relictia during the acidification of lake 223.—Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1983, vol. 40, p. 1905—1911.
7. Okland K. A. Mussels and crustaceans: studies of 1000 lakes in Norway.—In: Ecological Impact of Acid Precipitation. Proceeding of an International Conference. Sandefjord, Norway, march 11—14, 1980. Oslo.
8. Okland J., Okland K. A. The effects of acid deposition on benthic animals in lakes and streams.—Experientia, 1986, vol. 42, p. 471—436.
9. Raddum G. G. Comparison of benthic invertebrates in lakes with different acidity.—In: Ecological Impact of Acid Precipitation. Proceedings of an International Conference, Sandefjord, Norway, march 11—14, 1980. Snsf project, Oslo.
10. Roberts L. Federal report on acid rain draw\$ criticism. News and comment.—Science, 1987, vol. 237, p. 1404—1406.
11. Roff J. C., Kwiatkowski R. E. Zooplankton and zoobenthos communities of selected Northern Ontario lakes of different acidities.—Can. J. Zool., 1977, vol. 55, p. 899—911.
12. Schindler D. W. et al. Experimental acidification of lake 223, experimental lakes area: background data and the first three years of acidification.—Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1980, vol. 27, p. 342—354.
13. Schindler D. W. et al. Long-term ecosystem stress: the effects of years of acidification on a small lake.—Science, 1985, vol. 228, p. 1395—1401.
14. Stephenson M., Mackie G. L. Lake acidification as a limiting factor in the distribution of the Freshwater amphipod *hyalella azteca*.—Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1986, vol. 43, p. 288—292.
15. Systat. The system for statistics. Systat. inc., Evanston.
16. Washington H. G. Diversity, biotic and similarity indices: a review with special relevance to aquatic ecosystems.—Water Res., 1984, vol. 18, p. 653—694.
17. Watt W. D., Scott C. D., White W. J. Evidens of acidification of some Nova Scotian rivers and its impact on Atlantic salmon (*Salmo salar*).—Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1983, vol. 40, p. 462—473.

**CANADIAN FRESHWATER BIOMONITORING:
THE PROGRAMME OF THE DEPARTMENT
OF FISHERIES AND OCEANS**

I. J. Davies

Department of Fisheries and Oceans, Canada

Considered is the Programme for freshwater ecosystems biological monitoring developed by the Department of Fisheries and Oceans for assessment the long-term effects of acid deposition in the five major geographical regions of Canada. Discussed are the mathematical methods of communities analyses and possibilities of their application in practice illustrated with chironomids communities.

ВЛИЯНИЕ ФОНОВЫХ И БЛИЗКИХ К ФОНОВЫМ КОНЦЕНТРАЦИИЙ КАДМИЯ И СВИНЦА И ИХ СМЕСЕЙ НА РОСТ *CHLORELLA* sp.

T. B. Замараева, A. A. Рудкова

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

При разработке принципов экологического нормирования необходимо учитывать влияние загрязняющих веществ на состояние живых организмов, входящих в три компонента экосистем: продуценты, консументы и редуценты. В настоящее время разработаны предельно допустимые концентрации (ПДК) различных промышленных выбросов только для человека и некоторых животных. Однако известно, что иногда продуценты, т. е. растения, являются более чувствительными организмами к загрязняющим веществам. Дозы загрязняющих веществ, допустимые для человека, могут существенно повлиять на состояние фитотрофов, а следовательно, и на состояние всей экосистемы. Кроме того, всякого рода отклонения от условий физиологического оптимума существования растений (температура, влажность, pH среды, условия питания и т. д.) могут усилить действие даже незначительных концентраций загрязняющих веществ. Поэтому необходимо планомерное изучение действия их низких концентраций на рост и физиологию растений в сочетании с другими стрессовыми факторами.

Удобной моделью для изучения действия загрязняющих веществ (в частности, тяжелых металлов) на растения являются одноклеточные водоросли, поскольку они просты в эксперименте и обладают высокой скоростью роста. Как следует из многих публикаций, основные исследования влияния тяжелых металлов на рост, физиологические процессы, морфологию и т. д. одноклеточных пресноводных водорослей проводятся с использованием токсичных и субтоксичных концентраций металлов и высокой исходной плотности клеток. Минимальная концентрация в начале эксперимента, как правило, составляла 10^3 — 10^6 кл/мл. В работе [2], посвященной исследованию зависимости скорости роста водорослей от температуры, кислотности среды и концентрации тяжелых металлов, нами также была использована начальная плотность засева $2 \cdot 10^3$ кл/мл.

Однако при такой исходной плотности клеток трудно выявить влияние низких концентраций металлов, поскольку их значительное количество будет адсорбироваться на поверхности клеток, достаточно быстро изменения концентрацию металла в среде.

В работе [13] было показано, что при концентрации водорослей $6,5 \cdot 10^7$ кл/мл и Cd 1 мкг/л на клетке адсорбируется $5 \cdot 10^{-10}$ мкг/кл, т. е. при начальной плотности 10^5 кл/мл в растворе сразу же остается лишь половина исходной концентрации кадмия. Поэтому

в данной работе мы исследовали рост клеток *Chlorella* sp. в присутствии фоновых¹ и близких к фоновым концентраций кадмия (0,1—10 мкг/л) и свинца (1—100 мкг/л) и их смесей при различной кислотности среды на фоне очень низкой начальной плотности клеток (~ 10 кл/мл).

Изучение скорости роста водорослей мы выбрали в связи с тем, что она представляет собой интегральный показатель состояния клеток, который для поставленной задачи является наилучшим.

МЕТОДЫ

Культура одноклеточной зеленой водоросли *Chlorella* C—9 была получена из коллекции водорослей Института физиологии растений АН СССР. Исходную бактериально чистую культуру клеток поддерживали в логарифмической фазе роста еженедельным пересевом в стерильных условиях на свежую 5 %-ную среду Тамия [4]. Опыты проводили в 50 мл 5 %-ной среды Тамия, не содержащей комплексообразующих соединений, pH среды доводили 0,1 н HCl или 0,1 н NaOH до исходных значений 3,5, 5,5 и 8,5 и стерилизовали фильтрованием через мембранные фильтры Сынпор № 8 (0,3 мкм). Начальная плотность засева клеток составляла около 10 кл/мл. Инкубация проб проводилась в инкубационной качалке РС—ТК (фирма В. Грауп) при постоянном освещении и 5500 ± 30 лк, перемешивании со скоростью 100 об/мин и температуре 30 °С. Длительность инкубации 4—6 сут. Все эксперименты проводились с 12 повторностями каждого воздействия.

Клетки водорослей инкубировали в отсутствии металлов (контроль) и в присутствии CdCl₂ и Pb(NO₃)₂ в концентрациях, указанных в каждом опыте. Конечные концентрации в пробах готовились из концентрированных исходных растворов металлов, которые хранились замороженными при —20 °С. Концентрацию кадмия в исходном растворе определяли на АА-спектрофотометре.

По окончании инкубации число клеток в каждой пробе определялось в двух аликоватах с помощью электронного счетчика клеток Coulter Counter.

Скорость роста культуры водорослей оценивали с помощью формулы

$$\mu = \frac{\ln N(t_2) - \ln N(t_1)}{t_2 - t_1},$$

где N — число клеток, t_1 и t_2 — начальный и конечный момент времени.

Регрессионный анализ полученных данных проводился на персональном компьютере РС—АТ.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Вследствие того что специфическая скорость роста водорослей даже в идентичных условиях может в достаточной степени отли-

¹ По данным работы [9] средние фоновые концентрации кадмия в пресных водах европейской части СССР составляют 0,25 мкг/л, а свинца — 1 мкг/л.

чаться от опыта к опыту, результаты влияния различных концентраций металлов на рост водорослей удобнее представить в виде процентов, приняв за 100 % скорость роста в соответствующем контроле.

Влияние различных концентраций Cd на скорость роста культуры водорослей *Chlorella C-9* представлена в табл. 1. Можно

Таблица 1

Скорость роста (% от контроля) клеток *Chlorella C-9* в присутствии Cd в разной концентрации при различных значениях pH среды

pH	Концентрация Cd, мкг/л							
	0	0,1	0,5	0,8	1	2	4	10
3,5	100	87,1 * <i>p</i> >0,05	135 <i>p</i> <0,001		112,4 <i>p</i> <0,05	114,3 <i>p</i> <0,05		
5,5	100	98,7 * <i>p</i> >0,05	97,5 <i>p</i> <0,001	99,7 <i>p</i> <0,01	101,34 * <i>p</i> >0,05	97,31 * <i>p</i> >0,05	98,6 <i>p</i> <0,001	
8,5	100	86,1 <i>p</i> <0,001	94,2 <i>p</i> <0,001			84,1 <i>p</i> <0,001		69,6 <i>p</i> <0,001

* Результаты недостоверны.

видеть, что в зависимости от кислотности среды реакция клеток на присутствие даже таких незначительных концентраций кадмия различна. В кислых условиях наблюдается достоверная стимуляция роста водорослей; при pH = 5,5 изменения незначительны или недостоверны, а в щелочной области мы видим торможение скорости роста клеток, усиливающееся по мере увеличения концентрации кадмия (*p* < 0,001).

Таблица 2

Скорость роста (% от контроля) клеток *Chlorella C-9* в присутствии Pb в разной концентрации при различных значениях pH среды

pH	Концентрация Pb, мкг/л						
	0	1	5	10	20	50	100
3,5	100	89,1 * <i>p</i> >0,05	106,8 <i>p</i> >0,05	83,1 <i>p</i> <0,01	65,3 <i>p</i> <0,001		
5,5	100	106,9 <i>p</i> <0,001	99,3 <i>p</i> <0,001				
8,5	100	94,6 <i>p</i> <0,001	96,3 <i>p</i> <0,01		83,3 <i>p</i> <0,001	69,4 <i>p</i> <0,001	90,7 <i>p</i> <0,001

* Результаты недостоверны.

Таблица 3

**Совместное влияние Cd и Pb на скорость роста (% от контроля)
клеток *Chlorella C-9* при различных значениях pH среды**

Концен- трация, Pb, мкг/л	Концентрация Cd, мкг/л					Форма взаимо- влияния **
	0	0,1	0,5	1	2	
pH = 3,5						
0	100					
1		76,5 <i>p</i> <0,001				
5			137,3 <i>p</i> <0,001			
10				105,5 * <i>p</i> >0,05		
20					73,6 <i>p</i> <0,001	C
pH = 5,5						
0	100					
1		101,6 * <i>p</i> >0,05				
5			97,2 <i>p</i> >0,001	105 * <i>p</i> >0,05		A
					102 * <i>p</i> >0,05	
pH = 8,5						
Концен- трация Pb, мкг/л	Концентрация Cd, мкг/л					Форма взаимо- влияния
	0	0,1	0,5	2	10	
0	100					
1		88,2 <i>p</i> <0,001				A
5			84,8 <i>p</i> <0,001		100,4 * <i>p</i> >0,05	C
10				90,8 <i>p</i> <0,001		A
50				78,5 <i>p</i> <0,001		A
100				82,3 <i>p</i> <0,001	50,5 <i>p</i> <0,001	C
200					46,3 <i>p</i> <0,001	

* Результаты недостоверны.

** Оценивались только достоверные результаты. A — антагонизм, C — синер-
гизм.

Таблица 4

Влияние Cd на фоне имеющегося в среде Pb на скорость роста (% от контроля) клеток *Chlorella C-9* при различных значениях pH среды

Концентрация Pb, мкг/л	Концентрация Cd, мкг/л				
	0	0,1	0,5	1	2
$pH = 3,5$					
1	100	$85,9$ $p < 0,05$			
5	100		128 $p < 0,001$		
10	100			$126,5$ $p < 0,001$	
20	100				$112,7$ $p < 0,05$
Концентрация Pb, мкг/л	Концентрация Cd, мкг/л				
	0	0,1	0,5		
$pH = 5,5$					
1	100		$95,1$ $p < 0,01$		
5	100			$98,0$ $p < 0,001$	
Концентрация Pb, мкг/л	Концентрация Cd, мкг/л				
	0	0,1	0,5	2	10
$pH = 8,5$					
1	100	$93,1$ $p < 0,001$			
5	100		$87,9$ $p < 0,001$	$101,1^*$ $p > 0,05$	
20	100			$119,2$ $p < 0,001$	
50	100			124 $p < 0,001$	
100	100			$86,3$ $p < 0,001$	$55,1$ $p < 0,001$

* Результаты недостоверны.

Таблица 5

Влияние Pb на фоне имеющегося в среде Cd на скорость роста (% от контроля) клеток *Chlorella C-9* при различных значениях pH среды

Концентрация Pb, мкг/л	Концентрация Cd, мкг/л			
	0,1	0,5	1	2
pH = 3,5				
0	100	100	100	100
1	87,9 * $p > 0,05$			
5		101,7 * $p > 0,05$		
10			93,6 * $p > 0,05$	
20				64,6 $p < 0,001$
pH = 5,5				
0	100	100	100	100
1	103,1 $p < 0,01$			
5		99,8 * $p > 0,05$	93,3 $p < 0,001$	99,2 * $p > 0,05$
Концентрация Pb, мкг/л	Концентрация Cd, мкг/л			
	0,1	0,5	2	10
pH = 8,5				
0	100	100	100	100
1	102,4 * $p > 0,05$			
5		99 $p < 0,001$	101,6 $p < 0,05$	
20			92,1 $p < 0,001$	
50			80,3 $p < 0,001$	
100			85,8 $p < 0,001$	73,3 $p < 0,001$
200				59,9 $p < 0,001$

* Результаты недостоверны.

В табл. 2 представлены данные об изменении скорости роста водорослей в присутствии 1—100 мкг Pb/l при различной кислотности среды. Данные о влиянии 1 и 5 мкг Pb/l при pH = 3,5 не достоверны. При всех остальных воздействиях показано высоко достоверное снижение скорости роста. Исключением является действие 1 мкг Pb/l при pH = 5,5, при которых скорость роста составляет 107 % от контроля (эффект также достоверен, $p < 0,001$).

Рост клеток водорослей в среде, содержащей одновременно различные концентрации солей кадмия и свинца, представлен в табл. 3.

Комбинация 0,5 мкг Cd/l и 5 мкг Pb/l дает значительное ускорение роста водорослей (137 % при pH 3,5) и усиливающееся торможение роста при защелачивании среды от 5,5 до 8,5. Остальные сочетания концентраций Cd и Pb с высокой достоверностью снижают скорость роста клеток. Особо следует подчеркнуть, что комбинация двух фоновых концентраций Cd (0,1 мкг/l) и Pb (1 мкг/l) вызывала торможение роста клеток в условиях кислотности среды, отличных от оптимальных, т. е. при pH 3,5 и 8,5.

В табл. 4. и 5 представлены данные анализа опытов по совместному действию двух металлов. Причем в одном случае анализируется вклад кадмия на фоне имеющегося в среде свинца (т. е. за 100 % принимается рост водорослей только в присутствии свинца); в другом случае влияние свинца на фоне кадмия.

ОБСУЖДЕНИЕ

Реакция одноклеточных водорослей на низкие, близкие к фоновым концентрациям металлов, изучена очень мало. В ряде работ [3, 6, 8, 11] отмечается факт стимуляции роста клеток и фотосинтеза кадмием в концентрации 1—10 мкг/l, однако не известны начальные условия эксперимента (плотность клеток, состав и pH среды).

Характер отклика водорослей на металл в большой степени зависит от вида водорослей. Так, в работе [11] в присутствии 2—4 мкг Cd/l наблюдалась, с одной стороны, стимуляция роста клеток *Elakatothris* и *Rhabdoderma gorski*, а с другой — торможение скорости роста двух других видов водорослей — *Dinobryon bavaricum* и *Dinobryon sertularia*. Стимулирующий эффект авторы пытаются объяснить не прямым воздействием кадмия, а конкурентным высвобождением возможно недостающих элементов питания.

Известно, что токсичность кадмия меняется с изменением pH среды. В некоторых работах [16, 17, 24] показано большее угнетение роста фитопланктона в кислых условиях. Однако большинство авторов отмечают увеличение токсичности в отношении роста клеток водорослей [10, 14, 23], поглощения клетками азота и фосфора [18, 19], увеличение адсорбции и внутриклеточного поглощения кадмия [10, 14] в щелочных условиях. Ранее нами [2, 7] также было показано, что концентрации Cd, равные 10 и 20 мкг/l, больше тормозят рост водорослей в щелочной среде, чем в кислой.

В данной работе с нашей точки зрения интересен тот факт, что концентрация кадмия меньше среднефоновой ($0,1$ мкг/л) и близкая к фоновой ($0,5$ — 2 мкг/л) вызывает заметное и высоко достоверное торможение скорости роста водорослей при $\text{pH} = 8,5$; практически отсутствует эффект в оптимальных для клеток условиях ($\text{pH} = 5,5$) и наблюдается стимуляция роста водорослей в кислой среде ($\text{pH} = 3,5$).

Возможно, что стимуляция скорости роста в этом случае объясняется высвобождением элементов питания [11]. Однако известно, что в сильно кислых растворах клетка тратит много энергии на поддержание оптимальной внутриклеточной концентрации ионов водорода, на работу электрогенных водородных насосов [5]. Добавление же в среду ионов кадмия, возможно, создает условия для меньшего поступления H^+ в клетку и тем самым способствует сохранению энергии, которая может расходоваться на рост клеток.

Свинец считается наименее токсичным из тяжелых металлов и занимает последнее место в ряду токсичности [15, 20].

В нашей постановке опытов мы наблюдали стимулирующее рост действие свинца только в концентрации 1 мкг/л и при pH среды, равной $5,5$. Во всех остальных случаях действие его или было недостоверным (1 и 5 мкг/л, $\text{pH} = 3,5$), или значительно тормозило рост ($p < 0,001$) (см. табл. 2).

В литературе мало данных о влиянии низких концентраций свинца. Имеются сообщения о стимулирующем рост сине-зеленой водоросли *Anabaena spiroides* действии свинца в концентрации 5 — 100 мкг/л [1] и морских одноклеточных водорослей — в концентрации 1 — 10 мкг/л [3, 6]. В то же время очень высокая чувствительность к воздействию свинца выявлена у морской водоросли *Skeletonema costatum*, чей рост значительно снижается в присутствии 1 — 10 мкг Pb/l , $\text{pH} = 8,0$ [21]. Анализ литературных данных показывает, что очень широкий диапазон концентраций свинца переносится различными видами водорослей без существенных изменений скорости роста [22].

Характер действия смесей Cd и Pb (см. табл. 3—5) в основном повторяет влияние Cd на скорость роста водорослей (см. табл. 1). Однако в кислых условиях мы не наблюдали достоверных результатов в случаях, когда кадмий и свинец были взяты отдельно в концентрации соответственно $0,1$ и 1 мкг/л. Смесь этих же концентраций металлов дает значительное (76,5 %) и достоверное торможение роста водорослей при $\text{pH} = 3,5$. Следует еще раз подчеркнуть, что эти концентрации металлов ниже фоновых. Смеси металлов достоверно не изменяют скорость роста клеток по сравнению с контролем в оптимальных для культуры условиях, $\text{pH} = 5,5$.

Токсическое действие смесей кадмия и свинца больше выражено при $\text{pH} = 8,5$.

Действие смеси двух металлов на рост водорослей может быть аддитивным в отношении эффектов каждого металла в отдельности, но чаще выявляется антагонистический или синергический

характер взаимодействий. Для выявления формы взаимовлияния металлов мы проанализировали разницу в скоростях роста клеток в контроле и в опыте при совместном и раздельном действии кадмия и свинца. Результаты представлены в табл. 3. Какой-либо определенной тенденции при взаимодействии металлов выявлено не было.

Таким образом, нами было показано, что и фоновые концентрации тяжелых металлов оказывают воздействие на рост одноклеточных водорослей, если плотность популяции последних достаточно мала. Направление воздействия связано с наличием других стрессовых факторов, таких, как кислотность среды и температура [2, 12].

Авторы выражают глубокую благодарность Ф. Н. Семевскому за содействие в обработке и анализе данных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Влияние солей тяжелых металлов на размножение, пигментный комплекс, азотфиксацию и ультраструктуру сине-зеленои водоросли *Anabaena spirialis Kleb*. (Л. А. Анникушина, Н. Ф. Анникушин, В. Я. Костяев и др.— В кн.: Биология и систематика низших организмов. Л., Наука, 1978, вып. 35, с. 122—134.
2. Замараева Т. В., Рудкова А. А. Изучение зависимости скорости роста одноклеточных водорослей от температуры, кислотности среды и концентрации тяжелых металлов.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1989, т. 12.
3. Ибрагим А. М., Патин С. А. Влияние ртути, свинца, кадмия и меди на первичную продукцию и фитопланктон некоторых прибрежных районов Средиземного и Красного морей.— Океанология, 1975, т. 15, № 5, с. 886—890.
4. Культивирование коллекционных штаммов водорослей.— Межвузовский сб. Ред. Громов Б. В., ЛГУ, 1983.
5. Лямин О. О., Ктиторова И. Н. Экспериментальные способы смещения внутриклеточной кислотности и влияние внутриклеточного pH на электротогенный водородный насос растительной клетки.— Физиология растений, 1976, т. 23, № 2, с. 305—314.
6. Патин С. А., Морозов Н. П. Микроэлементы в морских организмах и экосистемах.— М.: Легк. и пищев. пром. 1981.— 153 с.
7. Рудкова А. А., Ройтман А. А., Замараева Т. В. Действие кадмия на рост одноклеточных водорослей при различных значениях кислотности среды.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1988, т. 11, с. 129—141.
8. Упитис В. В. Макро- и микроэлементы в оптимизации минерального питания микроводорослей.— Рига: Зиннате, 1983.— 240 с.
9. Фоновое содержание свинца, ртути, мышьяка и кадмия в природных средах (по мировым данным). Сообщение 3/В. А. Петрухин, Г. А. Адрианова, Л. В. Бурцева и др.— В кн.: Мониторинг фонового загрязнения природных сред. Л.: Гидрометеоиздат, 1986, вып. 3, с. 3—27.
10. Accumulation of cadmium by green microalgae/T. Sakaguchi, T. Tanji, A. Nakajima, T. Horikoshi.— Europ. J. Appl. Microbiol. Biotechnol., 1979, vol. 8, p. 207—215.
11. Continuous culturing of natural phytoplankton communities in the experimental lakes area: effect of enclosure, *in situ* incubation, light, phosphorus and cadmium/F. De Noyelles, R. Knoechel, D. Reinke et al.— Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1980, vol. 37, p. 424—433.
12. Effect of temperature on cadmium toxicity to the green alga *Scenedesmus acutus*. 1. Development of cadmium tolerance in batch culture/H. J. G. Hoopen, P. J. Nobel, A. Achaap et al.— Antonie van Leeuwenhoek, 1985, vol. 51, p. 344—346.

13. Geisweid H. J., Urbach W. Sorption of cadmium by the green microalgae *Chlorella vulgaris*, *Ankistrodesmus braunii* and *Eremosphaera viridis*.—Z. Pflanzenphysiol., 1983, Bd. 109, S. 127—141.
14. Gipps J. F., Collier B. A. W. Effect of physical and culture conditions on uptake of cadmium by *Chlorella pyrenoidosa*.—Austral. J. Mar. Freshw. Res., 1980, vol. 31, p. 747—755.
15. Kessler E. Limits of growth of give *Chlorella* spicies in the presence of toxic heavy metals.—Arch. Hydrobiol. Suppl., 1986, vol. 73, N 1, p. 123—128.
16. Klass E., Rowe D. W., Massaro E. J. The effect of cadmium on population growth of the green alga *Scenedesmus quadricauda*.—Bull. Environ. Contam. Toxicol., 1974, vol. 12, p. 442—445.
17. Müller K. W., Payer H. D. The influence of pH on the cadmium repressed growth of alga *Coelastrium proboscideum*.—Physiol. plant., 1979, vol. 45, p. 415—418.
18. Peterson H. G., Healey F. P., Comparative pH dependent metal inhibition of nutrient uptake by *Scenedesmus quadricauda*.—J. Phycol., 1985, vol. 21, p. 217—222.
19. Peterson H. G., Healey F. P., Wagemann R. Metal toxicity to algae: a highly pH dependent phenomenon.—Can. J. Aquat. Sci., 1984, vol. 41, p. 974—979.
20. Rachlin J. W., Jensen T. E., Warkentine B. The growth respons of the green alga (*Chlorella saccharophila*) to selected concentrations of the heavy metals Cd, Cu, Pb and Zn.—In: Trace Substances in Environmental Health XVI, 1982, p. 145—154, Univ. Missouri.
21. Rivkin R. B. Effect of lead on growth of the marin diatom *Skeletocystis costatum*.—Mar. Biol., 1979, vol. 50, p. 239—247.
22. Rosko J. J., Rachlin J. W. The effect of cadmium, copper, mercury, zinc and lead on cell devision, growth and chlorophyll a content of the chlorophyte *Chlorella vulgaris*.—Bull. of Torrey Botanical Club, 1977, vol. 104, N 3, p. 226—233.
23. Skowronski T. Cadmium sorption by green microalga *Stichococcus bacillaris* in media containing urea or ammonium sulfat as N-sources: the effect of pH changes.—Acta Microbiol. Pol., 1987, vol. 36, p. 127—133.
24. Toxicity of pH, heavy metals and bisulfite to a freashwater green alga/M. D. Baker, C. J. Mayfield, W. E. Juniss et al.—Chemosphere, 1983, vol. 12, p. 35—44.

EFFECTS OF BACKGROUND AND SIMILAR TO THEM CADMIUM AND LEAD (AND THEIR MIXTURES) CONCENTRATIONS ON GROWTH OF CHLORELLA sp.

T. V. Zamarayeva, A. A. Rudkova

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

For the first time revealed is the statistically reliable alteration of freshwater algae growth rate in the presence of background and similar to them cadmium concentrations (0.1—2 µg/l). Those metal concentrations do not effect on algae growth under the optimum for algae acidity conditions, but deviation from the optimum ones to the increase in acidity (pH 3.5) stimulates sell growth and to the increase in alkalinity (pH 8.5) prevents the process. The reliable decrease in algae growth rate in the presence of lead background concentrations (1—5 µg/l) is shown under pH 8.5 values.

ЭКОЛОГО-ТОКСИКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ЗАКИСЛЕНИЯ ПРИРОДНЫХ ВОД

E. D. Иголкина

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

Антропогенное закисление пресноводных экосистем сопровождается глубокими перестройками водных биоценозов на всех трофических уровнях. По мере повышения кислотности водной среды уменьшается видовое разнообразие водных организмов, происходит смена доминантных видов [5, 25, 26, 31], снижается интенсивность продукции процессов [24, 41]. Общую направленность экологических изменений при закислении природных вод можно характеризовать как экологический регресс с присущей ему определенной направленностью развития целого комплекса общих по своему экологическому значению признаков: уменьшению видового разнообразия, устойчивости к внешним возмущениям, увеличению энтропии, упрощению межвидовых отношений, уменьшению пространственной гетерогенности, упрощению временной структуры популяций [1—3].

Отрицательные экологические последствия закисления пресноводных экосистем обусловлены воздействием на гидробионтов водородных ионов (H^+) [27, 28] и токсичных металлов [10, 11], концентрации которых при закислении возрастают. Помимо прямого воздействия, связанного с изменением химического состава воды, существенное значение имеет и косвенное воздействие, связанное с изменением межвидовых отношений. Активная реакция водной среды (pH) является одним из важнейших экологических факторов обитания гидробионтов [16]. Кроме того, pH биологических жидкостей (крови, гемолимфы) является основой нормального функционирования всех систем организма на уровне биохимических (физико-химических) реакций, например энзиматических. pH водной среды играет важнейшую роль в обмене веществ между организмом и средой в экологическом метаболизме.

Водоемы с различной естественной кислотностью водной среды населяют гидробионы, адаптированные к определенным интервалам концентраций водородных ионов (эврионные организмы приспособлены к наиболее значительным колебаниям pH водной среды, стеноионные, наоборот, жизнеспособны при незначительных колебаниях pH). В соответствии с предложенной классификацией типов природных водоемов гумидной зоны СССР в зависимости от фактора pH [20] водоемы различной трофности и состава флоры и фауны подразделяются на нейтрально-щелочные ($pH = 6,8\text{--}8,5$), олигоацидные ($pH = 6,7\text{--}5,6$), мезоацидные ($pH = 5,5\text{--}4,0$) и полиацидные ($pH \leq 4,0$). Указанные пределы колебаний pH среды в озерах различных групп соответствуют харак-

теру влияния этого показателя на число встреченных видов, а также на состав фауны и степень развития ее отдельных представителей. Данная классификация разработана преимущественно по массовым видам основных систематических групп гидробионтов и требует дальнейшего развития и углубления. Наибольшее видовое разнообразие флоры и фауны наблюдается в естественных водоемах с нейтрально-щелочной реакцией водной среды ($\text{pH} = 6,8-8,0$): в них обнаружено до 60 видов рыб (лососевых, щучковых, окуневых и других), сотни видов фитопланктона, зоопланктона, зообентоса, разнообразная микрофлора. В олигоацидных водоемах ($\text{pH} = 6,7-5,6$) видовое разнообразие флоры и фауны резко снижается (примерно вдвое). Рыб обнаруживается около 20 видов, отсутствуют или очень редки высшие, в том числе реликтовые ракообразные ($\text{pH} = 6,0-5,5$), такие, как *Pontoporeia affinis*, *Mysis oculata*, *Pallasea quadrispinosa*, являющиеся важнейшим кормовым ресурсом для рыб. Не выносят подкисления некоторые виды брюхоногих (*Gastropoda*) и двустворчатых (*Bivalvia*) моллюсков, подёнок (*Ephemeroptera*), ручейников (*Trichoptera*). Происходит угнетение бактериальной флоры, сокращается видовое разнообразие высшей водной растительности, фитопланктона и других, в массе появляются ацидофильные виды зоопланкtonных организмов, редки лосось, форель, сиг. Рыбы отличаются замедленным ростом, карликовыми формами. Озерная кумжа и хариус встречаются лишь в некоторых озерах и в небольшом количестве. В озерах с pH вод 6,0 и менее обычны окунь, плотва и щука. По мере повышения кислотности вод от олигоацидных к полиацидным озерам происходит дальнейшее обеднение и перестройка биоценотических комплексов в озерах различной трофности: олиготрофных, мезотрофных, эвтрофных. Флора и фауна становятся однообразными, число видов гидробионтов сокращается. В мезоацидных водоемах ($\text{pH} = 5,5-4,0$) встречается не более 2—3 видов рыб, преимущественно щука и окунь. В полиацидных водоемах ($\text{pH} \leq 4,0$) рыба отсутствует, крайне ограничено видовое разнообразие фитопланктона (5—10 видов), зоопланктона (обычно не более 15—19 видов). Особенно ограничено видовое разнообразие зообентоса. В наиболее кислых водоемах с негумифицированными и гумидными водами обитает ограниченное число ацидофильных и некоторых эврионных видов водных организмов: *Holopedium gibberum*, *Bosmina obtusirostris*, *E. Lamellatus*, *A. exica*, *M. rosea*, *A. nanus*, *A. gigas*, *A. languides*, *A. languidoides*, *E. serrulatus*, *E. obtusalis*, *E. lilljeborgi*, *C. flavidus*, *T. fontinalis*, *D. brachyurum*, *Ch. sphaericus*, *E. graciloides*, *M. leuckarti*, *P. psilopterus*, *Procladius* и др.

В природных водоемах существуют суточные колебания pH вод, обусловленные, например, фотосинтетическими процессами (подщелачивание) и дыханием растений ночью (потребление O_2 и выделение CO_2), (подкисление среды); сезонные колебания [12]. Антропогенное закисление значительно снижает pH природных вод [4], особенно велика роль серной кислоты, которая является

основным компонентом кислотной составляющей атмосферных осадков [13].

Повышение кислотности водной среды вызывает нарушение обменных процессов в водных экосистемах на всех уровнях организации жизни в водоеме: организменном, популяционном, биоценотическом, экосистемном. Угнетение обменных процессов на организменном уровне приводит к изменению морфометрических характеристик гидробионтов, появлению уродливых форм, задержке в развитии, замедлению роста, нарушению воспроизводства и т. д. Наиболее чувствительные виды элиминируют из экосистем. Снижение pH до 5,0 и менее оказывает токсическое действие на икру, молодь, половозрелых особей низкоустойчивых видов рыб (например, лососевых). Особенно опасно повышение кислотности для рыб, обитающих в слабоминерализованных водах при низком содержании кислорода. Оптимальная биологическая продуктивность в пресных водоемах наблюдается при pH = 6,5–8,5 (толерантный диапазон pH) [15, 16, 20]. По имеющимся данным, уменьшение численности некоторых видов, гибель молоди гидробионтов различных систематических групп, снижение производственных процессов в водоемах происходит уже при pH водной среды 6,0 [20, 29–35, 39]. По мнению ряда исследователей, pH водной среды, равное 5,6, по-видимому, предельная величина, ниже которой возникают необратимые биологические последствия для пресноводных экосистем. На выносимость водных организмов к изменению активной реакции водной среды влияет целый ряд факторов: содержание кальция (Ca^{2+}), гумификация вод, жесткость и другие [15, 16, 37, 40].

В основе токсического действия низких значений pH лежит нарушение деятельности систем ионной и осмотической регуляции, локализованных в жаберном эпителии водных животных [7, 8]. Снижение pH среды значительно увеличивает утечку ионов Na^+ , K^+ , Cl^- , Ca^{2+} у рыб, ракообразных и моллюсков. Следствием увеличения проницаемости жабр для ионов является падение концентрации натрия в плазме крови и ее закисление [36]. Первостепенной причиной гибели рыб и ракообразных при низких значениях pH (на уровне летальных и сублетальных значений) является снижение концентрации натрия в крови рыб и гемолимфе ракообразных. Проницаемость тканей для Na^+ и Cl^- в значительной степени зависит от внешней концентрации кальция. Способность Ca^{2+} стабилизировать в кислой среде как натриевый, так и кислотно-щелочной гомеостаз свидетельствует о том, что ионы кальция ограничивают проницаемость жабр не только для ионов натрия, но и для ионов водорода, «цементируя» межклеточные контакты [17], являющиеся основной «мишенью» действия летальных концентраций, и стабилизируя наружные цитоплазматические мембранны. Значения pH, вызывающие существенные изменения в проницаемости жаберного эпителия для Na^+ , коррелируют с нижними границами значения pH, при которых взрослые особи различных видов рыб встречаются в природных условиях, что, по-видимому, связано со

специфическими свойствами и доступностью для внешних воздействий межклеточных контактов [7, 8].

Феномен проницаемости жабр проявляется лишь при летальных или близких к летальным значениям pH, угнетение транспорта Na^+ через жабры у пресноводных рыб наблюдается уже в толерантном диапазоне значений pH [7]. Степень ингибирования поглощения ионов натрия у рыб зависит от pH внешней среды и начинает прослеживаться у нейтральноводных гидробионтов уже при $\text{pH} \approx 6,0$. В зависимости от силы воздействия у рыб может происходить частичное или полное восстановление транспорта натрия в процессе акклиматации. Адаптация и закисление среды осуществляется за счет уменьшения потерь Na^+ . Возможной причиной угнетения транспорта Na^+ в жабрах рыб при изменении pH внешней среды может служить снижение активности различных ферментов. Прежде всего, это касается Na^+ , K^+ , Mg^{2+} -активируемых АТФ-аз и сукцинатдегидрогеназы, непосредственно участвующих в мембранным переносе ионов [7, 21].

Основная роль в поддержании ионной асимметрии между клетками жаберного эпителия и пресной водой, бедной ионами Na^+ , K^+ , принадлежит строфантин (оубаин)-нечувствительной АТФ-азе. Оптимум pH для Na^+ , K^+ АТФ-азы и строфантин-нечувствительной АТФ-азы находится в пределах значений pH от 7,5 до 8,5 и не изменяются при адаптации рыб к закислению среды. Процесс акклиматации к закислению среды сопровождается фазными изменениями активности сукцинатдегидрогеназы (СДГ) в жабрах рыб. Увеличение активности СДГ соответствует первоначальному угнетению поглощения Na^+ у карася, а фазе восстановления транспорта Na^+ — снижение активности этого фермента. В толерантном диапазоне pH для карася, трехглой колюшки ($\text{pH}=4,5-5,5$) отмечаются фазные изменения синтетических процессов в жаберном эпителии — угнетение или интенсификация процессов синтеза белка и РНК в зависимости от времени экспозиции в закисленной водной среде [18]. В дальнейшем развитие этих процессов замедляется, частично восстанавливается транспорт Na^+ , снижается проницаемость жаберного эпителия, стабилизируется концентрация Na^+ и pH в крови, нормализуется активность СДГ и белкового синтеза в хлоридных клетках. Отмечается увеличение числа митохондрий, расширение и развитие агранулярного и цитоплазматического ретикулума. Поглощение и потери натрия уравновешиваются, но, как правило, на более низком, чем в нейтральной и слабокислой среде, уровне. По-видимому, фазное усиление ферментативных и синтетических процессов в клетках жаберного эпителия отражает общую неспецифическую реакцию на действие повреждающего фактора внешней среды.

У ракообразных, так же как и у рыб, при ацидификации происходит нарушение процессов ионной регуляции. Наблюдаются увеличение выхода Na^+ и Ca^{2+} из организма, ингибирование сорбции Na^+ из внешней среды. У некоторых видов ракообразных кальциевый обмен более чувствителен к снижению pH, чем натриевый.

По-видимому, изменения в регуляции обмена кальция, происходящие в кислой среде, могут ограничивать существование отдельных видов в водоемах со сниженными значениями рН среды [7, 8].

Мы исследовали влияние закисления водной среды на синтетические процессы в организме гидробионтов в толерантном диапазоне значений рН, используя в качестве опытных животных организмов карпов-годовиков *Cyprinidae*, массой 14—19 г, выращенных в условиях аквариума, и брюхоногих моллюсков *Viviparus contectus* массой 3,5—5,0 г, а в качестве предшественников синтеза белка и ДНК соответственно ^{14}C -аминокислоты D,L($1\text{-}^{14}\text{C}$)-валин и D,L($1\text{-}^{14}\text{C}$)-аланин и ^3H -тимидин-(метил- $^3\text{H}_1$)-тимидин. Мы исходим из предположения, что такие важные параметры, как уровни биосинтеза белка, РНК и ДНК, должны коррелировать с функциональной активностью тканей гидробионтов при закислении. Карпы выдерживались в аквариумах (отсадках из кислотоустойчивого материала) с подкисленной водой до рН = 6,0—6,5 и 4,7—5,5 (в контроле рН = 7,5) в течение 1,5 мес, моллюски — при тех же значениях рН водной среды — в течение двух недель. Подкисление водной среды производилось добавлением серной кислоты. В контрольные аквариумы кислота не добавлялась. За 20 ч до окончания экспозиции гидробионты извлекались из аквариумов, помещались в стеклянные камеры объемом 2 л с подкисленной водой (опытные) и контрольные (рН = 7,5): карпы по 1 особи, моллюски — по 10 особей в камеру. В каждую камеру вводились радиоактивные предшественники биосинтеза белка D,L($1\text{-}^{14}\text{C}$)-валин и D,L($1\text{-}^{14}\text{C}$)-аланин и ДНК-(метил- $^3\text{H}_1$)-тимидин в количестве 200 мкКи/л каждого [6]. Через 20 ч экспозиции гидробионтов извлекали из камер, тщательно промывали проточной водой и исследовали скорость синтеза белка, РНК и ДНК в различных органах карпов (печени, кишечнике, жабрах, мышечной ткани) и в теле моллюсков. После декапитации (у карпов) и выделении тела моллюсков внутренние органы рыб и тело моллюсков гомогенизировали в охлажденном растворе 0,14 М NaCl, гомогенаты обрабатывались по методике химического фракционирования белка, РНК и ДНК. Процедура включала осаждение кислотонерастворимого материала 5 %-ной трихлоруксусной кислотой, отмывку осадков кислотой и органическими растворителями, щелочной гидролиз ДНК [9]. В полученных фракциях определяли количество белка, РНК и ДНК по цветной реакции с реагентом Фолина [36] и дифениламином соответственно. Количество РНК определялось спектрофотометрически.

В аликовтах измеряли радиоактивность: 0,1 мл каждой пробы наносили на квадраты фильтровальной бумаги размером 2,5 × 2,5 см, высушивали на воздухе и просчитывали в стандартном толуольном сцинтилляторе в счетчике SL—30 «Intertechnique» в режиме двойной метки $^3\text{H}/^{14}\text{C}$. Рассчитывали удельную радиоактивность белка и ДНК, и опытные значения сравнивали с соответствующими контрольными. Количество РНК определялось спектрофотометрически.

Параллельно с изучением синтетических процессов проводилось исследование поглощения гидробионтами тест-экзометаболитов при закислении водной среды. В качестве тест-экзометаболитов использовались те же радиоактивные ^{14}C -аминокислоты и ^3H -тимидин, что и при изучении синтеза белка и ДНК. Мы исходили из предположения, что закисление водной среды в соответствии с общим изменением интенсивности биологических процессов в пресноводных экосистемах при ацидификации должно оказывать влияние и на

обмен гидробионтов с водной средой. Перед помещением гидробионтов в камеры с подкисленной водой и внесенным тест-экзометаболитами (использовались те же гидробионты и тот же уровень закисления водной среды, что и при исследовании процессов синтеза белка и ДНК) измерялась радиоактивность водных растворов ^{14}C -аминокислот и ^3H -тимидина в камерах. После 20-часовой экспозиции и из-

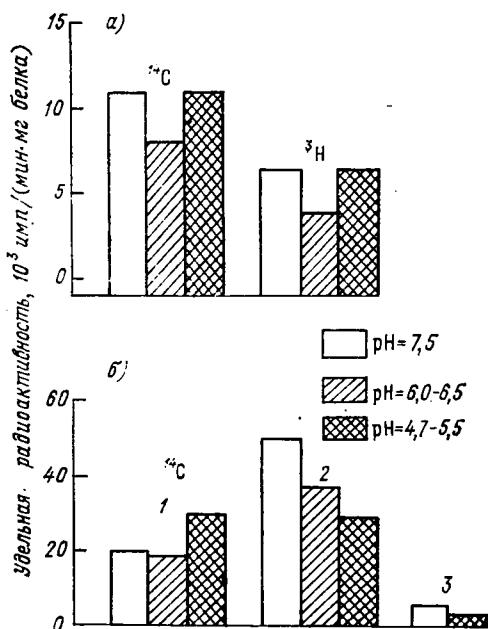


Рис. 1. Биосинтез белка в организмах гидробионтов при закислении водной среды.

а — в теле моллюсков *Viviparus confectionis* после 2-недельной экспозиции, б — в печени (1), жабрах (2), мышечной ткани (3) карпов-головников *Cyprinidae* после 1,5-месячной экспозиции.

влечения гидробионтов из камер снова измерялась радиоактивность опытных и контрольных водных растворов. Интенсивность поглощения гидробионтами тест-экзометаболитов оценивалась по остаточной радиоактивности водных растворов после извлечения гидробионтов и по числу импульсов в минуту на 1 г массы сырой ткани. Результаты исследования синтеза белка, РНК и ДНК представлены соответственно на рис. 1—3.

После полуторамесячной экспозиции в закисленной водной среде ($\text{pH} = 4,7-5,5$) у карпов обнаружилось повышение удельной радиоактивности белка в печени и, наоборот, снижение в жабрах и мышечной ткани относительно контроля уже при закислении водной среды до $\text{pH} = 6,0-6,5$. Увеличение содержания РНК в печени и снижение в мышечной ткани относительно контроля отмечено у карпов при закислении водной среды до $\text{pH} = 6,0-6,5$, при большем закислении ($\text{pH} = 4,7-5,5$) — выражено сильнее. Наблюдалось значительное снижение удельной радиоактивности ДНК

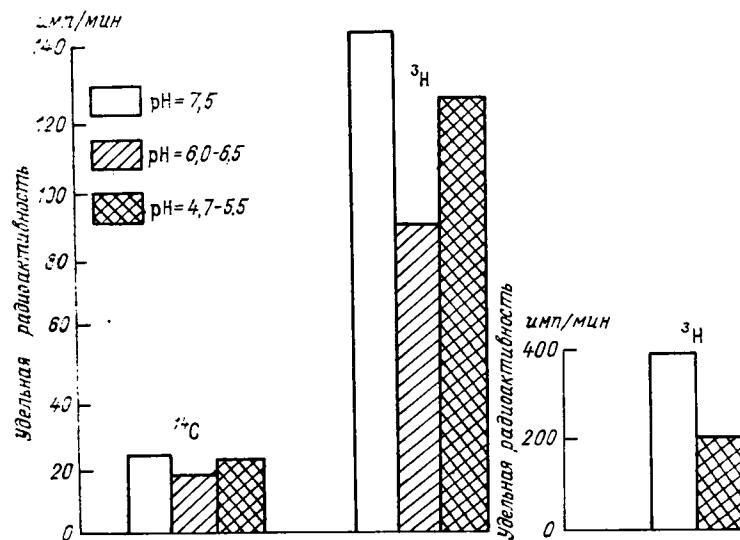
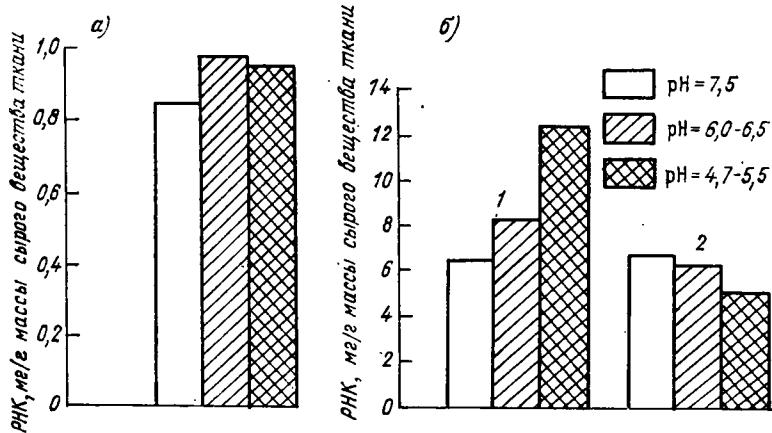


Рис. 3. Биосинтез ДНК у гидробионтов при закислении водной среды.

а — в теле моллюсков *Viviparus contectus* после 2-недельной экспозиции, *б* — в мышечной ткани карпов-годовиков *Cyprinidae* после 1,5-месячной экспозиции

в мышечной ткани карпов при экспозиции в закисленной водной среде с $\text{pH} = 4,7-5,5$. Синтез ДНК находится в тесной зависимости от белкового синтеза, поэтому наблюдаемый параллелизм в снижении скорости биосинтеза белка и ДНК при закислении среды не вызывает удивления.

После двухнедельной экспозиции в закисленной водной среде ($\text{pH} = 6,0-6,5$) отмечалось снижение скорости синтеза белка как по ^{14}C , так и по ^3H -предшественникам, снижение скорости синтеза ДНК и увеличение содержания РНК в теле моллюсков. При экспозиции в водной среде с $\text{pH} = 4,7-5,5$ у моллюсков отмечено увеличение содержания РНК в теле относительно контроля, но

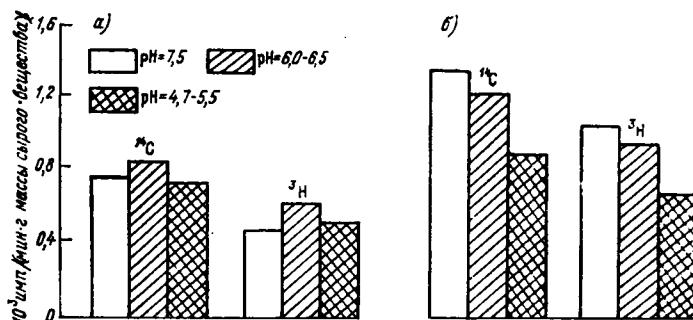


Рис. 4. Поглощение гидробионтами тест-экзометаболитов при закислении водной среды.

а — поглощение D ($1-^{14}\text{C}$ -аланина (200 мкюри), D ($1-^{14}\text{C}$)-валина (200 мкюри), (метал. ^3H)-тимидина (200 мкюри) при совместном внесении моллюсками *Viviparus costatus* после 2-недельной экспозиции; б — поглощение тест-экзометаболитов карпами-головниками *Cyprinidae* после 1,5-месячной экспозиции.

менее выраженное, чем у опытных животных, содержащихся при закислении среды до $\text{pH} = 6,0-6,5$; снижение скорости биосинтеза белка ДНК при закислении среды до $\text{pH} = 4,7-5,5$ также менее выражено, чем у моллюсков при экспозиции в среде с $\text{pH} = 6,0-6,5$.

Результаты исследования интенсивности поглощения тест-экзометаболитов гидробионтами при закислении водной среды представлены на рис. 4. У карпов после полугорамесячной экспозиции в закисленной водной среде отмечается снижение интенсивности поглощения тест-экзометаболитов относительно контроля в соответствии с повышением кислотности водной среды. В большей степени снижена интенсивность поглощения тест-экзометаболитов у карпов, содержащихся в водной среде с $\text{pH} = 4,7-5,5$. У моллюсков после двухнедельной экспозиции в закисленной водной среде обнаружилось увеличение интенсивности поглощения как ^{14}C -аминокислот, так и ^3H -тимидина относительно контроля только в опытах с закислением воды до $\text{pH} = 6,0-6,5$.

Сопоставляя характер полученных результатов по интенсивности синтетических процессов в организме карпов и моллюсков при

закислении водной среды с результатами, полученными ранее исследователями по влиянию закисления на пресноводные экосистемы и отдельные водные организмы, можно сделать вывод, что наблюдаемые нами изменения в скорости биосинтеза белка, ДНК и количественные изменения РНК в различных органах карпа и теле моллюсков являются проявлением неспецифической реакции водных организмов на токсическое воздействие повышенных концентраций водородных ионов. Одновременное снижение и увеличение качественных или количественных показателей функционального состояния различных органов и систем организма свидетельствует о наличии адаптационного процесса к воздействующему фактору [19], в данном случае — к кислотному стрессу. Изменение интенсивности синтетических процессов у исследованных нейтрально-водородных гидробионтов отмечается уже при рН водной среды 6,0. Полученные результаты находятся в соответствии с данными исследователей, показавших влияние закисления водной среды уже при рН = 6,0 на пресноводные экосистемы с исходной нейтральной или близкой к ней активной реакцией водной среды, например на интенсивность производственных процессов, и на нейтрально-водородные организмы — воздействие на икру, молодь низкоустойчивых к изменению рН видов рыб, на некоторые виды беспозвоночных, особенно реликтовые формы, и другие.

Снижение интенсивности поглощения тест-экзометаболитов у карпов уже при рН среды 6,0 можно объяснить, по-видимому, снижением интенсивности обмена между организмом и средой вследствие угнетающего воздействия повышенных концентраций водородных ионов. Отсутствие изменений в интенсивности поглощения тест-экзометаболитов у моллюсков при рН = 4,7—5,5 предположительно можно объяснить большей устойчивостью данного вида моллюсков к изменению активной реакции водной среды.

В водных экосистемах присутствуют различные классы органических соединений — белковой природы, углеводы, аминокислоты, безазотистые органические кислоты, азотистые основания, витамины, гормоны, антибиотики и другие, в том числе обладающие высокой биологической активностью и обеспечивающие межорганизменный обмен на уровне популяции, биоценоза, экосистемы в целом. Доказана роль внешнеметаболических факторов — «биохимических параметров» — в совместной встречаемости организмов [22]. Экзометаболиты создают тот химический фон, который регулирует развитие популяции и морфологические реакции составляющих популяцию животных [23].

При закислении водной среды «удар» высоких концентраций ионов водорода (и сопутствующих им ионов тяжелых металлов и других токсичных веществ, содержащихся в атмосферных осадках) направлен прежде всего на водную среду, в которой присутствуют различные экзометаболиты. Поскольку разнообразные процессы функционирования биологических систем на уровне биохимических (физико-химических) реакций осуществляются в определенном оптимуме рН [14], определение и исследование чувствительных

звеньев обмена водных организмов со средой, межорганизменного обмена на популяционном, биоценотическом и экосистемном уровнях при повышении кислотности водной среды позволит выявить чувствительные показатели раннего предупреждения отрицательных экологических последствий закисления пресноводных экосистем.

Изменения в структуре водных сообществ (уменьшение видового состава, смена доминантных видов и другие) происходят в результате истощения резервов адаптации чувствительных звеньев водных экосистем к действующему фактору. Определение допустимых кислотных нагрузок на пресноводные экосистемы обуславливает необходимость экологического нормирования рН для водоемов различных типов в соответствии с их зональным расположением и народнохозяйственным использованием. Понятие «нормы» как зоны оптимального функционирования водных экосистем (в пределах адаптационных резервов) диктует необходимость определения прежде всего «нормы» и «патологии» экосистем на уровне состояния функциональных характеристик водных экосистем на различных уровнях их организации. К функциональным характеристикам, представляющим интерес при изучении влияния закисления среды на пресноводные экосистемы, на наш взгляд, следует отнести направленность и интенсивность изменений: функционального состояния различных систем организма гидробионтов (особенно видов, чувствительных к закислению), обмена водных организмов со средой на уровне лохосов, фаланг, экосистем в целом в период сезонной сукцессии; изменения выше границ естественной изменчивости продукционных процессов, пространственно-временной организации биоценозов, некоторых других звеньев экологического метаболизма в зависимости от уровня воздействия такого токсичного фактора, как повышенные концентрации водородных ионов. Развитие функционального подхода к исследованию влияния закисления водной среды на пресноводные экосистемы позволяет разрешить вопрос о пороговых концентрациях H^+ для чувствительных элементов водных экосистем на уровне экологических модуляций и таким образом разрешить проблему ранней диагностики закисления природных вод, прогноза их состояния, установления экологических нормативов рН для водоемов различных типов, рационального выбора методов биомониторинга.

Автор выражает благодарность Ю. И. Митрохину за помощь в выполнении экспериментальной части работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абакумов В. А. Иерархическая организация биосферы.— В кн.: Методологические аспекты исследования биосферы. М.: Наука, 1975, с 159—168.
2. Абакумов В. А. Основные направления изменения водных биоценозов в условиях загрязнения окружающей среды.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1979, т. 2, с. 37—47.
3. Абакумов В. А. Система гидробиологического контроля качества природных вод в СССР.— В кн.: Актуальные проблемы охраны окружающей

природной среды в Советском Союзе и Федеративной Республике Германии. Научный симпозиум. Мюнхен, 1984, с. 491—507.

4. Абакумов В. А., Иголкина Е. Д., Свирская Н. Л. Экологические последствия закисления природных вод в результате выпадения кислотных осадков. М.: Гидрометеоиздат, 1987. 24 с.

5. Абакумов В. А., Казаков Ю. Е., Свирская Н. Л. Гидробиологические последствия закисления озер.—В кн.: Комплексный глобальный мониторинг состояния биосфера. Труды III Международного симпозиума. Л.: Гидрометеоиздат, 1986, с. 221—225.

6. Вельтищева И. Ф. Изучение обмена веществ у рыб с применением радиоактивного углерода.—Труды ВНИИРО, 1979, т. 19, с. 9—18.

7. Виноградов Г. А. Функциональные основы действия низких рН на рыб и беспозвоночных.—В кн.: Проблемы водной токсикологии, биотестирования и управления качеством воды. Л.: Наука, 1986, с. 6—25.

8. Виноградов Г. А., Комов В. Т., Матей В. Е. Функциональные основы действия низких рН на рыб и ракообразных.—В кн.: Физиологические и биохимические аспекты токсикологии пресноводных животных. Борок, 1984, с. 147—190.

9. Георгиев Г. П. Химия и биохимия нуклеиновых кислот.—Л.: Медицина, 1968, с. 74—87.

10. Загрязнение окружающей среды соединениями серы, содержащимися в воздухе. Его последствия и борьба с ним.—Нью-Йорк: ООН, 1984.—355 с.

11. Израэль Ю. А. Экология и контроль природной среды/Изд. 2.—Л.: Гидрометеоиздат, 1984.—560 с.

12. Использование показателей функционального состояния биоты в биондикации поверхностных вод/В. А. Брызгало, Л. С. Федорова, Г. А. Хоружая и др.—В кн.: Проблемы водной токсикологии, биотестирования и управления качеством воды. Л.: Наука, 1966, с. 107—118.

13. Кислотные дожди/Ю. А. Израэль, И. М. Назаров, А. Я. Прессман и др.—Л.: Гидрометеоиздат, 1983.—204 с.

14. Лениндже А. Биохимия. Молекулярные основы структуры и функции клетки.—М.: Мир, 1974.—421 с.

15. Лукьяненко В. И. Общая ихтиотоксикология.—М.: Легкая и пищевая промышленность, 1983.—320 с.

16. Лукьяненко В. И. Экологические аспекты ихтиотоксикологии.—М.: Агропромиздат, 1987.—239 с.

17. Маленков А. Г., Чунч Г. А. Межклеточные контакты и реакции ткани.—М.: Медицина, 1979.—145 с.

18. Матей В. Е., Харазова А. Д. Изменение ультраструктуры и синтеза белка и РНК в хлоридных клетках жаберного эпителия карася при закислении водной среды.—Ихтиология, 1982, т. 24, № 8, с. 905—910.

19. Путинцев А. И. Некоторые представления об адаптации и закономерностях реагирования гидробионтов на токсические воздействия.—В кн.: Сравнительные аспекты биохимии рыб и некоторых других животных. Петрозаводск, 1981, с. 127—146.

20. Салазкин А. А. Основные типы озер гумидной зоны СССР и их биологопродукционная характеристика.—Изв. ГосНИОРХ, 1976, т. 80.—194 с.

21. Соколов В. А., Виноградов Г. А. Изучение адаптации рыб к различным значениям рН наружной среды.—Биология внутренних вод, 1977, № 33, с. 56—59.

22. Хайлов К. М. Экологический метаболизм в море.—Киев: Наукова думка, 1971.—252 с.

23. Шварц С. С., Пястолова С. А. Влияние экзометаболитов на рост и развитие пресноводных организмов.—В кн.: Взаимодействие между водой и живым веществом. Труды Международного семинара. М.: Наука, 1985, т. 2, с. 42—47.

24. Acid precipitation: some hydrobiological change/G. Hendrey, K. Baalrud, T. Traaen, G. Raddum.—Ambio, 1976, vol. 5, p. 224—227.

25. Acidic precipitation: consideration an air quality standard/S. E. Lance et al.—Water, Air Soil Poll., 1981, vol. 16, p. 469—506.

26. Acidification today and tomorrow.—Swedish Ministry of Agriculture. Environment'82 Committee, 1982.—231 p.
27. Beemish R. I. Acidification of lakes Canada by acid precipitation and the resulting effects of fish.—*Water, Air Soil Poll.*, 1976, vol. 6, p. 501—514.
28. Dickson W. The acidification of Swedish lakes.—In: Proceedings of the International Conference of the Ecological Impact of Acid Precipitation. Norway, 1980, p. 8—20.
29. Effects of acid precipitation of freshwater organisms/H. Leivested, G. Hendrey, I. Muniz, E. Snekvik.—In: Impact of Acid Precipitation on Forest and Freshwater Ecosystems in Norway. Acid precipitation—Effects and fish. Project, Research Report 6, AAS, Norway, 1976, p. 86—111.
30. Graham O. Macrophyte succession in Swedish lakes caused by deposition of airborne acid substances.—United States Forest Service General Technical Report NE—23, 1976, p. 519—530.
31. Howells G. D. Fishery status quality in areas affected by acid deposition.—*Wat. Sci. Techn.*, 1983, vol. 15, p. 67—80.
32. Hultberg H., Graham O. Effect of acid precipitation on macrophytes in oligotrophic Swedish Lakes.—In: Proceedings First Special Symposium on Atmospheric Contribution to the Chemistry of Lake Waters. Inter. Assoc. Great Lakes Res., Sept. 28—Oct. 1, 1975, p. 208—217.
33. Minshall G., Minshall I. Further evidence on the role of chemical factors in determining the distribution of benthic invertebrates in the river Duddon.—*Archiv Fuer Hydrobiologia*, 1978, N 83, p. 324—355.
34. Nilssen P. Acidification a small watershed in Southern Norway, and some characteristics of acidic environments. Internationale Revue Gesamten.—*Hydrobiologia*, 1980, N 65, p. 177—207.
35. Okland I. Acidification in 50 Norwegian Lakes.—*Nordic Hydrology*, 1980, vol. 11, p. 25—32.
36. Packer B. K., Dunson W. A. Effects of low environmental pH on blood pH and sodium balance of brook trout.—*J. Exp. Zool.*, 1970, vol. 74, N 1, p. 65—72.
37. Proceedings of the International Conference on Impact Acid Precipitation. SNSF Project, Norway, 1980.
38. Protein measurement with the Polin phenole reagent/O. H. Lowry, N. I. Rosebrough, A. L. Farr, R. J. Randall.—*J. Biol. Chem.*, 1951, vol. 193, p. 265—275.
39. Rao S. S., Dutka B. I. Influence of acid precipitation on bacterial population in lake.—*Hydrobiologia*, 1983, vol. 98, N 2, p. 153—157.
40. Schofield G. L. Acid precipitation effects on fish.—*Ambio*, 1976, vol. 5, p. 228—230.
41. Yan N., Stokes P. Phytoplankton of an acidic lake and its responses to experimental alterations of pH.—*Env. Conservation*, 1978, N 5, p. 93—160.

THE ECOLOGO-TOXICOLOGICAL FEATURES OF NATURAL WATER ACIDIFICATION

E. D. Igolkina

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

The ecological effects resulting from natural water acidification could be characterized as ecological regression. Under pH below 6.0 in aquatic media begin changes in dominating species, decrease in hydrobiont species diversity and in production processes rate.

The changes in biocenoses structure are preceded by the changes in functional properties of the most sensitive components of various levels of aquatic systems organization. The paper shows, that the exchange of test-exometabolites between hydrobiont organism and aquatic media changes even under pH 6.0 with respect to the control value (pH 7.5), but under pH 4.7—5.5 variations in protein, DNA, RNA synthesis, in test-exometabolites absorbtion by hydrobionts from aquatic media are expressed more clear. The development of a functional approach to the assessment of aquatic media acidification effects on various levels of freshwater ecosystem organization will allow to solve the question on treshold concentrations of H⁺ and ecological standards of pH for different types of water bodies.

СИСТЕМА РАЙОНИРОВАНИЯ ЗЕМЛИ ДЛЯ ЦЕЛЕЙ МОНИТОРИНГА ЭПИФИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ

Г. Э. Инсаров

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

И. Д. Инсарова

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

ВВЕДЕНИЕ

Мониторинг эпифитных лишайников, находящихся в условиях фонового загрязнения атмосферы, является составной частью фонового мониторинга экосистем сушки. Основным источником информации для мониторинга лишайников служит систематическое обследование заповедников, расположенных в фоновых относительно загрязнения атмосферы районах [4]. Собираемые по единым методикам данные об эпифитных лишайниках, растущих на деревьях основных лесообразующих пород, составляют основу для последующего получения оценок состояния эпифитной лихенофлоры того или иного заповедника. Эти оценки суть значения специальных показателей состояния эпифитной лихенофлоры в соответствующие периоды времени. Показатели строятся отдельно для каждого заповедника [6]. Для их построения помимо результатов лихенометрического обследования необходимы данные о чувствительности различных видов лишайников к загрязнению воздуха.

Анализ имеющихся в литературе данных о чувствительности эпифитных лишайников к загрязнению воздуха показал [3], что наряду с такими факторами, как характер загрязнения и тип коры, существенное влияние на чувствительность лишайников оказывают климатические факторы. В тех случаях когда имеются данные о чувствительности одного и того же вида лишайника в различных районах Земли при прочих равных условиях, оказывается, что чувствительность варьирует от района к району, причем это варьирование довольно значительно. Отсюда следует, что шкалы чувствительности, используемые в системе мониторинга, должны быть региональными.

Как следует из обзора [3], оценки чувствительности получены для весьма ограниченного числа видов эпифитных лишайников на определенных территориях, где проводилось обследование, т. е. оценки чувствительности охватывают далеко не все таксоны лишайников, с одной стороны, и далеко не все природные регионы Земли — с другой. Непосредственное получение таких оценок тре-

бует в каждом случае самостоятельного довольно трудоемкого научного исследования. Альтернативным способом получения неизвестной оценки чувствительности данного вида лишайника к загрязнению атмосферы в данном регионе на основе известных оценок его чувствительности в других регионах является интерполяция с учетом иерархической системы природного районирования Земли. Это делает актуальной проблему районирования Земли для целей мониторинга эпифитных лишайников.

Другой причиной для разработки такой системы районирования Земли является типичная для всех пространственно распределенных систем наблюдения проблема распространения результатов измерения в «точке» на некую территорию. Применительно к нашей системе такую проблему можно конкретизировать, поставив две следующие задачи.

Первая: пусть у нас имеется полученная непосредственно или в результате интерполяции оценка чувствительности данного вида лишайника для данного заповедника. Для какой окружающей заповедник территории можно принять эту же оценку?

Вторая: пусть у нас имеется значение показателя состояния эпифитной лихенофлоры данного заповедника. Для какого района Земли характерна эта оценка?

ПРЕДЛОЖЕНИЯ К ВЫБОРУ СИСТЕМЫ РАЙОНИРОВАНИЯ ЗЕМЛИ

Любая естественная система районирования Земли, в основу которой положены пространственно распределенные природные объекты, должна удовлетворять следующему условию: внутри одного района свойства объектов в среднем должны изменяться меньше, чем внутри совокупности двух или большего числа районов. Поэтому такое районирование должно основываться на изучении пространственной изменчивости основных факторов, влияющих на объект. В нашем случае, когда объектом являются эпифитные лишайники, основные естественные факторы суть факторы климатические (влажность, освещенность, температура и др.). При этом значение каждого фактора, действующего на конкретный лишайник, определяется, с одной стороны, средним значением этого фактора для большой территории, к которой относится место, где растет лишайник (так называемые макрофакторы), а с другой — локальным отклонением от этого среднего значения, обусловленным особенностями коры дерева-форофита, строением его кроны и т. д. (так называемые микрофакторы). Но те же самые макрофакторы наряду с почвой (без учета антропогенных воздействий) обуславливают и флору сосудистых растений, в том числе и деревьев, определяющих в свою очередь микрофакторы для эпифитов. Поэтому мы проанализируем некоторые системы ботанического районирования Земли.

Для решения целого ряда задач таких наук, как биологическая география, геоботаника, а также прикладных задач, связанных с охраной природы, необходима классификация флор Земли.

Подходов к такой классификации несколько. Наиболее распространен подход, ставящий целью систематизацию распределения в пространстве «... флористических комплексов различного облика, состава и генезиса. При этом поверхность Земли подразделяется на взаимно подчиненные пространственные единицы, характеризуемые разными степенями сходства населяющих их флор, т. е. производится флористическое районирование» [16, с. 222].

Еще в 20-х годах прошлого века Дж. Скоу разделил флоры земного шара на естественные единицы, а именно на 25 царств, которые в свою очередь подразделил на провинции (цит. по [15]). Выделение царств он проводил с учетом числа эндемичных видов, родов и семейств. Подход к флористическому районированию, предложенный Скоу, получил дальнейшее развитие, и принцип, положенный в его основу, принимается и сейчас многими специалистами.

В такой системе вид принято считать основной систематической единицей, а ареалы видов — конкретными пространственными единицами флористического деления Земли [17]. Под ареалом понимается «... территория или акватория, в пределах которой встречается естественно конкретный вид растений...» [14]. Типы ареалов становятся при этом элементарными единицами пространственной классификации. Абсолютно очевидна важность создания подробнейших флористических карт для проведения основных границ между различными флористическими регионами. Часто такие границы проводятся условно, так как в природе имеются «переходные зоны» разной ширины, в пределах которых происходит изменение состава флоры, и отнесение их к одному из разграничиваемых участков можно провести с известной натяжкой. Подобный принцип «пространственно-флористического деления не должен принимать во внимание растительные формации, а должен исходить только из распространения таксономических единиц. Только таким способом можно определить, в какой степени размещение пространственно-флористических единиц совпадает с распространением растительных формаций, обоснованным физиономическими и экологическими критериями» [17, с. 34].

Результаты многих попыток флористического деления Земли совпадают далеко не полностью. Существует, однако, единство во взгляде на такую систему как на иерархическую классификацию соподчиненных таксонов. Различия имеются и в выделении таксонов, и в объединении низших таксонов в высшие, и в названиях разных групп таксонов.

В настоящее время общепринятой высшей таксономической категорией является флористическое царство. Царство — объединение генетически родственных флор [16]. Для царства характерно наличие эндемичных таксонов достаточно высокого ранга (семейств и триб), а также высокий родовой эндемизм [15]. Число царств по разным классификациям невелико: четыре по [16, 25] (Северное, или Голарктическое; Палеотропическое; Центрально-Южноамериканское, или Неотропическое; Южное или

Австралийское); пять по [21], где к четырем перечисленным добавлено Океаническое; и шесть по целому ряду других классификационных систем [15, 17, 19, 20, 22], а также [23, 27] (цит. по [15]). К ним относится: Голарктическое (Бореальное [22]), Палеотропическое, Неотропическое, Капское (Южно-Африканское [22]), Австралийское, Антарктическое (Голантарктическое [15]). Существование таких шести царств в настоящее время признано широким кругом специалистов.

В некоторых случаях царства подразделяются на подцарства. У Гуда [22] и Шмитхузена [17], например, Палеотропическое царство подразделяется на два подцарства; деление А. Л. Тахтаджяна [15] несколько более дробное: три подцарства в Голарктическом царстве и пять в Палеотропическом.

Царства (подцарства) подразделяют на области—регионы, для которых характерен высокий видовой и родовой эндемизм, а иногда и эндемизм таксонов более высокого ранга (до семейств и порядков включительно). Кроме того, «... для флористической области характерен определенный набор семейств, занимающих в ней преобладающее положение, причем количественные соотношения между ведущими семействами относительно устойчивы» [16, с. 236]. Число областей, по мнению разных авторов, весьма различно:

Источник . . .	[19]	[25]	[24]	[16]	[21]	[15]	[22]	[17]	[23]	(цит. по [15])
Число областей .	7	18	20	30	32	34	36	37	43	

А. Л. Тахтаджян [15] считает наиболее близким к оптимальному число областей, равное 36. Области подразделяются на провинции. Провинция — часть области, характеризующаяся более или менее значительной самобытностью состава флоры, ей присущ видовой эндемизм, а родовой менее характерен [15, 16]. В работе Энглера [21] насчитывается 111 провинций, Гуда [22] — 123 провинции; Тахтаджяна [15] — 147 провинций.

Далее в иерархической системе идет округ (зона), в котором слабо выражен или отсутствует уже и видовой эндемизм. Округ характеризуется подвидовым эндемизмом. Район — подчиненная единица районирования, которой присуще некоторое разнообразие состава флоры при отсутствии эндемизма.

В дальнейшем из всех описанных здесь систем [15—17, 19—23] мы будем опираться на систему А. Л. Тахтаджяна [15], поскольку она является одной из общепринятых систем флористического районирования Земли, чрезвычайно подробно описана и удобна в работе. Любой регион на географической карте Земли может быть отнесен, согласно классификации [15], к соответствующему флористическому царству, подцарству, области и провинции и пронумерован (т. е. обозначен определенным образом в соответствии с его положением в этой иерархической системе). Так, например, Репетекский заповедник находится в Голарктиче-

ском царстве (1), Древнесредиземноморском подцарстве (2), Ирано-Туранской области (8), Туранской или Арало-Каспийской провинции (5) и, таким образом, имеет следующий код: 1.2.8.5.

Флористическое районирование Земли нуждается в постоянном изучении систематики и географии отдельных таксонов и в проведении затем статистического анализа флоры. Однако главный принцип биотического районирования заключается в том, что его основой является таксономическое и географическое изучение систематических единиц. Растительный покров (так же как и климат, почва и другие элементы) не может служить основой для флористического районирования, однако в некоторых случаях растительные формации являются хорошими индикаторами флористических областей и провинций [15].

Несколько иной подход (более простой по мнению его авторов)ложен в основу биогеографического районирования Земли. Такая система предложена Дасманном [18] и развита Удварди [26]. Здесь сделана попытка создания единой системы районирования биомов и биот при том, что под биомом понимается совокупность растительности и животного населения, а под биотой — совокупность флоры и фауны. Границы биотических провинций Дасманн [18] предложил проводить там, где наблюдаются существенные фаунистические и флористические различия, или, в случае однородности флоры и фауны на значительной площади биома, там, где имеются изменения в структуре растительного покрова. Удварди [26] различает регионы Земли в зависимости от покрытия их определенными экосистемами или их сочетанием. Автор разрабатывает свою классификацию с целью:

- 1) получить географическое региональное подразделение поверхности Земли, отражающее флористические элементы;
- 2) создать географический каталог доминирующих экосистем (биомов) мира.

Оптимальной для этого автор считает систему, содержащую такую информацию:

- 1) биогеографический регион высшего ранга (царство);
- 2) биотические провинции внутри царства;
- 3) биом или комплекс биомов, характерных для данной провинции.

Фактически эта система соединяет две системы: иерархическую двухуровневую систему классификации биоты, в которой царство — высший уровень иерархии, а следующий уровень — провинция, и одноуровневую систему классификации биомов.

Локализацию того же Репетекского заповедника в системе Удварди можно определить так: Палеарктическое царство (2), Туранская провинция (21), континентальные пустыни и полупустыни (8), т. е. 2.21.8. Следует отметить, что здесь, вслед за автором, мы пользуемся шифром, в котором подразумевается, что третье число обозначает таксон третьего ранга в трехуровневой системе, хотя в данном случае, как уже отмечалось выше, это не так.

В предлагаемой Удварди классификации [26] 8 царств, 193 провинции и 14 биомов (эта система подвергалась с момента ее создания неоднократным мелким ревизиям, и в нее вносились поправки, в частности для территории СССР [1], но мы не будем на них останавливаться, поскольку анализируем систему в целом).

Проведем сравнение регионов высшего ранга (царств) в двух системах: Тахтаджяна [15] и Удварди [26] (табл. 1).

Таблица 1

**Соответствие флористических царств системы Тахтаджяна [15]
и биogeографических царств системы Удварди [26]**

Система Тахтаджина		Система Удварди	
№ в системе	Царство	№ в системе	Царство
1.	Голарктическое	1.	Неарктическое
2.	Палеотропическое	2.	Палеарктическое
4.	Капское	3.	Африкотропическое
3.	Неотропическое	4.	Индомалайское
5.	Австралийское	8.	Неотропическое
6.	Голантарктическое	6.	Австралийское
	—	7.	Антарктическое
		5.	Океаническое

Голарктическое флористическое царство охватывает север восточного и западного полушария. Его южная граница проходит по территории Мексики примерно по 20° с. ш., пересекает южную часть полуострова Флорида, захватывает острова Зеленого мыса, пересекает Сахару примерно по 18° с. ш., захватывает почти весь Аравийский полуостров (кроме его юго-западной части), проходит вдоль южной границы Иранского нагорья, по реке Инд и вдоль Гималаев, отсекая, таким образом, полуостров Индостан, а затем Индокитай и самую южную часть Китая с островом Хайнань. В Тихом океане она проходит между 25 и 30° с. ш. [15].

Неарктическое царство Удварди [26] совпадает с той частью Голарктики, которая расположена в западном полушарии, а Палеарктическое — с той его частью, которая расположена в восточном полушарии; за исключением того, что по территории Африки граница этого царства проходит несколько севернее, чем у А. Л. Тахтаджяна (примерно по 25° с. ш.), по территории Китая она тоже идет чуть севернее, выходя с материка, отсекает о. Тайвань, относя его к Индомалайскому царству.

Таким образом, границы Голарктического царства Тахтаджяна и Палеарктического и Неарктического царств Удварди в значи-

тельной степени совпадают. Многие признаки, кроме того, указывают на то, что север восточного и западного полушарий относится к одному флористическому царству. Об этом свидетельствует как то, что ареалы ряда семейств (например, *Aceraceae*) и родов (например, *Betula*) занимают существенную часть суши обоих полушарий, так и то, что некоторые виды растений распространены как в Старом, так и в Новом Свете [17]. Эти факты позволяют нам не дробить Голарктическое царство на два, а считать его единым.

Синтез флористического и геоботанического районирования, осуществленный в рамках одной классификационной системы [26], представляется нам (вслед за А. И. Толмачевым [16]) излишним, поскольку «...современные соотношения между флорами больше отражают историю развития флористического мира, чем соотношения между растительностью различных частей земной поверхности» [16, с. 230]. Вследствие сказанного из двух описанных выше классификационных систем далее мы будем рассматривать систему [15]. Следует отметить, что наши научные интересы связаны в основном с территориями, относящимися к Голарктическому царству, поэтому мы не будем сейчас заниматься анализом других флористических царств.

Хотя флористическая система районирования Тахтаджяна и биogeографическая система Удварди и различаются довольно существенным образом, они все же не антагонистичны. Известен и принципиально иной подход к ботанико-географическому районированию Земли [10—12]. Он базируется на концепции гомеостатической сукцессионной системы, согласно которой «... все растительные сообщества, служащие стадиями экогенетических сукцессий, ... организованы в жестко детерминированную систему, стремящуюся к достижению состояния наибольшего экологического равновесия (климаксу)» [10, с. 14]. Автор считает, что состав и облик климаксного сообщества лучше всего характеризует территорию, на которой имеется одна сукцессионная система (ботанико-географический район). Район — по С. М. Разумовскому — ареал элементарной флоры. Ботанико-географический округ — сумма районов, в которых коренная ассоциация климаксов сложена одинаковыми доминантами во всех ярусах. Ботанико-географическая провинция объединяется общей доминантой верхнего яруса этой ассоциации, а растительная зона — принадлежностью ее к одному типу растительности. Автор делит поверхности Земли на 174 района, 68 провинций и 4 растительные зоны (I — зона темно-хвойных лесов; II — зона летнезеленых лесов; III — зона субтропических лесов и IV — зона тропических лесов).

Упомянутая система представляется нам интересной, однако в настоящее время она не устоялась, у специалистов (флористов, фитоценологов, геоботаников) не выработалось определенного отношения к ней (см., например, [7]), а, следовательно, она не имеет широкого применения, поэтому мы считаем несколько

преждевременным использовать ее для наших практических целей.

Как флористические и биогеографические системы районирования, упоминавшиеся выше, так и система С. М. Разумовского, основаны на распространении во времени и пространстве только сосудистых растений и не рассматривают распространение лишайников. В работе [9], основанной на анализе большого литературного материала и систематизации его по схеме Тахтаджяна, показана связь между распространением лишайников и сосудистых растений. Причем оказалось, что сопряженность распространения лихенофлоры и флоры сосудистых растений имеет место не только на уровне флористических областей, но и на уровне провинций. Отсюда вытекает возможность применения для лишайников способа флористического районирования Земли, разработанного для сосудистых растений. На рис. 1 представлена схема Голарктического царства по [15]. Любую территорию в составе Голарктики можно закодировать в соответствии с рисунком и, как следует из рисунка, обозначить четырьмя числами. Это сделано для заповедников, в которых проведено лихенометрическое обследование в период с 1978 по 1989 г. (табл. 2).

Обследованные заповедники относятся к 2 подцарствам, 3 областям и 14 провинциям Голарктического царства, для которых они являются репрезентативными в флористическом отношении.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ СИСТЕМЫ РАЙОНИРОВАНИЯ ЗЕМЛИ ДЛЯ ОЦЕНИВАНИЯ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ ЭПИФИТИЧНЫХ ЛИШАЙНИКОВ К ЗАГРЯЗНЕНИЮ АТМОСФЕРЫ

В обзоре [3] приведены данные о чувствительности более 250 видов эпифитных лишайников к загрязнению воздуха оксидами серы, азота, пылью, тяжелыми металлами и другими загрязняющими веществами. Для каждого вида приведены данные о местностях, для которых производилась оценка, а в некоторых случаях еще и дополнительная информация (характер загрязнения, порода дерева-форофита, тип коры). Все данные относятся к Бореальному подцарству Голарктического царства. Чувствительность лишайников оценивалась, как правило, с помощью различных модификаций метода линейной ординации. В работе [3] разнородная информация о чувствительности лишайников унифицирована и приведена к единой десятибалльной шкале, причем наиболее чувствительные к загрязнению лишайники имеют балл 10, а наиболее устойчивые — балл 1. В табл. 3 приведены оценки чувствительности четырех видов эпифитных лишайников — *Hypogymnia physodes*, *Parmelia sulcata*, *Parmeliopsis ambigua* и *Physcia stellaris*. Эти виды имеют весьма широкий ареал [2], а их чувствительность изучена достаточно полно по сравнению с большинством других видов. Как видно из табл. 3, чувствительность каждого вида меняется в зависимости от его местоположения.

Таблица 2

Положение 24 заповедников, в которых проводилась лихенометрическая съемка, в системе флористического районирования Земли (в скобках дан код)

Название заповедника	Царство	Подцарство	Области,	Принадлежащая
Алтайский	Голарктическое (1)	Бореальное (1.1)	Циркумбореальная (1.1.1)	Алтае-Саянская (1.1.1.10)
Астраханский	То же	Древнестредиземноморское (1.2)	Ирано-Туранская (1.2.8)	Туранская или Арабо-Каспийская (1.2.8.5)
Баргузинский	"	Бореальное (1.1)	Циркумбореальная (1.1.1)	Среднесибирская (1.1.1.1)
Березинский	"	То же	То же	Восточноевропейская (1.1.1.7)
Беш-Аральский	"	Древнестредиземноморское (1.2)	Ирано-Туранская (1.2.8)	Центральноиранская (1.2.8.9)
Гян-Гельский	"	Бореальное (1.1)	Циркумбореальная (1.1.1)	Кавказская (1.1.1.6)
Гиссарский	"	Древнестредиземноморское (1.2)	Ирано-Туранская (1.2.8)	Туранская или Арабо-Каспийская (1.2.8.5)
Закатальский	"	Бореальное (1.1)	Циркумбореальная (1.1.1)	Кавказская (1.1.1.6)
Зеравшанский	"	Древнестредиземноморское (1.2)	Ирано-Туранская (1.2.8)	Туранская или Арабо-Каспийская (1.2.8.5)
Кавказский	"	Бореальное (1.1)	Циркумбореальная (1.1.1)	Эвксинская (1.1.1.5)
Кандалакшский	"	То же	То же	Североевропейская (1.1.1.8)

Колпетдагский	Голарктическое (1)	Древнестредиземноморское (1.2)	Ирано-Турецкая (1.2.8)	Арmeno-Иранская (1.2.8.3)
Кроноцкий	То же	Бореальное (1.1)	Циркумбореальная (1.1.1)	Охотско-Камчатская (1.1.1.14)
Курильский	"	То же	Восточноазиатская (1.1.2)	Сахалино-Хоккайдская (1.1.2.2)
Печоро-Ильчийский	"	"	Циркумбореальная (1.1.1.)	Западносибирская (1.1.1.9)
Псеху-Гумистинский	"	"	То же	Эвксинская (1.1.1.5)
Репетекский	"	Древнестредиземноморское (1.2)	Ирано-Турецкая (1.2.8)	Турецкая, или Арало-Каспийская (1.2.8.5)
Сары-Челекский	"	То же	Циркумбореальная (1.1.1.)	Центральноитильшанская (1.2.8.9)
Саяно-Шушенский	"	Бореальное (1.1)	То же	Алтае-Саянская (1.1.1.10)
Северо-Осетинский	"	То же	Кавказская (1.1.1.6)	Кавказская (1.1.1.6)
Сихотэ-Алинский	"	"	Восточноазиатская (1.1.2)	Маньчжурская (1.1.1.2)
Сохондинский	"	"	Циркумбореальная (1.1.1.)	Забайкальская (1.1.1.12)
Сонг-Хасардагский	"	Древнестредиземноморское (1.2)	Ирано-Турецкая (1.2.8)	Арmeno-Иранская (1.2.8.3)
Центрально-Черноземный	"	Бореальное (1.1)	Циркумбореальная (1.1.1.)	Восточноевропейская (1.1.1.7)

Царство

Подцарство

Область

Пробинция

ГОЛАРКТИЧЕСКОЕ

Бореальное (1)

Борчано-Азуламкара (2)

Амнамхуэеко-Гедепогампакахана (3)

Онаамб (4)

Макапонехуакахана (5)

Гасапо-Агадукукахана (6)

Нипахо-Типакахана (8)

Древнесредиземноморское (2)

Мадреинское (3)

Для получения оценок чувствительности каждого из четырех видов в тех провинциях и областях Бореального подцарства Голарктического царства, для которых отсутствуют данные в табл. 3, мы воспользуемся подходом к интерполяции полей чувствительности биологических объектов, изложенным в работах [8, 13]. Применительно к нашему случаю пространственной иерархической структуры данных о чувствительности эпифитных лишайников этот подход сводится к следующему.

Предполагается, что чувствительность эпифитных лишайников данного вида для Бореального подцарства есть реализация a некоторой случайной величины. Чувствительность x_i этого вида для каждой из областей Бореального подцарства есть сумма величины a и реализации случайной нормально распределенной величины Δ_i с нулевым средним и неизвестной дисперсией D_i :

$$x_i = a + \Delta_i$$

(здесь i — номер области, $i=1, 2, 3, 4$).

Чувствительность этого вида для провинции j области i есть

$$x_{ij} = a + \Delta_i + \Delta_{ij},$$

где Δ_{ij} — нормальная случайная величина с нулевым средним и неизвестной дисперсией D_{ij} , характеризующая провинцию j в области i . Индекс j меняется от 1 до n_i — числа провинций в области (так, для Циркумбореальной области $n_1=15$, для Восточноазиатской $n_2=12$ и т. д.) — см. рис. 1.

Чувствительность этого вида для местности, где эта чувствительность изучалась, есть сумма чувствительности вида для провинции, в которую входит данная местность, и соответствующей

Рис. 1. Схема флористического районирования Голарктического царства по [15].

Привинции

Циркумбореальная область: 1 — Арктическая; 2 — Атлантическо-Европейская; 3 — Центральноевропейская; 4 — Ильрийская или Балканская; 5 — Эвксинская; 6 — Кавказская; 7 — Восточноевропейская; 8 — Североевропейская; 9 — Западносибирская; 10 — Алтае-Саянская; 11 — Среднесибирская; 12 — Забайкальская; 13 — Северо-восточносибирская; 14 — Охотско-Камчатская; 15 — Канадская.

Восточноазиатская область: 1 — Маньчжурская; 2 — Сахалино-Хоккайдская; 3 — Японо-Корейская; 4 — Волкано-Бонинская; 5 — Привинция Рюю, или Токаро-Окинавская; 6 — Тайваньская; 7 — Северокитайская; 8 — Центральнокитайская; 9 — Сикано-Юньнаньская; 10 — Северобирманская; 11 — Восточногималайская; 13 — Хаси-Манилурская.

Атлантическо-Североамериканская область: 1 — Аппалачская; 2 — Привинция Атлантической низменности; 3 — Привинция Северо-американских прерий.

Область Скалистых гор: 1 — Ситкано-Орегонская; 2 — Привинция Скалистых гор. Макаронезийская область: 1 — Азорская; 2 — Канарская; 3 — Мадейрская; 4 — Привинция островов Зеленого Мыса.

Средиземноморская область: 1 — Южномороканская; 2 — Юго-западносредиземноморская; 3 — Южносредиземноморская; 4 — Иберийская; 5 — Балеарская; 6 — Лигуриско-Тирренская; 7 — Адриатическая; 8 — Восточносредиземноморская; 9 — Крымско-Новороссийская;

Сахаро-Аравийская область: 1 — Сахарская; 2 — Египетско-Аравийская.

Ирано-Туранская область: 1 — Месопотамская; 2 — Центральноиранская; 3 — Армено-Иранская; 4 — Гирканская; 5 — Турецкая, или Арабо-Каспийская; 6 — Туркестанская; 7 — Северобелуджистанская; 8 — Западногималайская; 9 — Центральнотяньшанская; 10 — Джунгаро-Тяньшанская; 11 — Монгольская; 12 — Тибетская;

Мадреинская (Сонорская) область: 1 — Привинция Большого Бассейна; 2 — Калифорнийская; 3 — Сонорская; 4 — Нагорно-Мексиканская.

Таблица 3

**Чувствительность четырех видов эпифитных лишайников *
к загрязнению атмосферы**

Местность, где изучена чувствительность	Код соответ- ствующей провинции	Балл токсифобности **			
		<i>Hypogym- nia physodes</i>	<i>Parmelia sulcata</i>	<i>Parmeli- opsis ambigua</i>	<i>Physcia stellaris</i>
Юг советского Дальнего Востока	1.1.2.1	6	6	—	—
Южное Прибайкалье	1.1.1.10	5	6	6	5
Кавказ	1.1.1.5+ +1.1.1.6	6	6	—	—
Казань	1.1.1.7	7	4	—	4
Таллинн	1.1.1.3	3	2	—	2
Кохтла-Ярве	1.1.1.3	6	5	—	1
Эстония	1.1.1.3+ +1.1.1.7	5	4	7	4
Северная Финляндия	1.1.1.8	0,6	1,8	1,8	—
Хельсинки (Финляндия)	1.1.1.3	2,5	—	—	6,2
Гетеборг (Швеция)	1.1.1.3	1,7	1,7 и 2,9	1,7 и 2,9	—
Стокгольм (Швеция)	1.1.1.3	1,4	2,9	4,3	10
Западная Швеция	1.1.1.3+ +1.1.1.8	3	3	2	—
Осло (Норвегия)	1.1.1.3	5	5	—	7,5
Ньюкасл (Великобри- тания)	1.1.1.2	6,7	7,8	8,9	—
Фаулей (Великобрита- ния)	1.1.1.2	3,3	5	—	—
Бирмингем (Великобри- тания)	1.1.1.2	6	6	—	8
Центральная и Южная Англия, Уэльс	1.1.1.2	3,3	3,3	3,3	—
Копенгаген (Дания)	1.1.1.3	2,5	3,3	—	—
Нидерланды	1.1.1.2	4,5	3,7	—	—
Австрия	1.1.1.3	6,7	4,2	8,3	5
Дебрецен (Венгрия)	1.1.1.3	7,1	7,1	—	4,3
Майрама (Испания)	1.1.1.2	4,3	5,7	—	—
Юго-Запад Словакии (Чехословакия)	1.1.1.3	—	8,9	—	6,7
Садбери (Канада)	1.1.3.1	4	2	4	6
Монреаль (Канада)	1.1.3.1	—	2	—	6

* Данные по чувствительности лишайников взяты из работы [3].

** Токсифобность оценена по 10-балльной шкале, причем наименее чувстви-
тельному виду присвоен балл 1, а наиболее чувствительному — балл 10.

нормально распределенной случайной величины Δ_{ijk} с нулевым средним и дисперсией D_{ijk} , характеризующей эту местность:

$$x_{ijk} = a + \Delta_i + \Delta_{ij} + \Delta_{ijk}, \quad (1)$$

где k — номер местности, где изучалась чувствительность вида внутри провинции j из области i Бореального подцарства Голарктического царства. Индекс k меняется от 1 до числа изученных местностей в данной провинции. Так, в соответствии с данными табл. 3, чувствительность вида *Physcia stellaris* определена, в частности, в девяти местностях провинции 1.1.1.3 — Центральноевропейской провинции Циркумбореальной области, в двух местностях провинции 1.1.3.1 — Аппалачской провинции Атлантическо-Североамериканской области (обе области относятся к Бореальному подцарству Голарктического царства). Соответственно в формуле (1) индекс k будет меняться в первом случае от 1 до 9, а во втором — от 1 до 2.

К описанной иерархической структуре можно применить алгоритм интерполяции данных, описанный в [13]. Этот алгоритм состоит в нашем случае в получении оценок чувствительности данного вида и их ошибок для провинций, областей и подцарства на основе имеющихся оценок чувствительности этого вида для ряда местностей. Оценки получаются на основе метода максимального правдоподобия [5]. Применительно к данным о чувствительности к загрязнению воздуха четырех видов эпифитных лишайников, приведенным в табл. 3, результаты расчетов приведены в табл. 4. Отметим, что в таблице приведены оценки и их ошибки для тех таксонов флористической системы, для которых имелись исходные данные, и для соответствующих им таксонов более высокого ранга. Для остальных таксонов Бореального подцарства следует в качестве оценки чувствительности каждого из четырех видов брать оценку чувствительности этого вида для таксона более высокого ранга, содержащего данный таксон, причем из всех таких таксонов следует выбирать таксон наименьшего ранга. В качестве ошибки надлежит брать соответствующую величину ошибки прогноза s . Например, мы хотим получить оценку чувствительности *Parmeliopsis ambigua* для Кандалакшского заповедника. По табл. 2 находим, что он входит в Североевропейскую провинцию (1.1.1.8) Циркумбореальной области. Из табл. 3 видно, что Кандалакшский заповедник не входит ни в какую местность в Североевропейской провинции, для которых оценки чувствительности этого вида были получены непосредственно (этими местностями являются Северная Финляндия и Западная Швеция). Поэтому в качестве оценки принимаем оценку для всей провинции 1.1.1.8, которую находим по табл. 4. Этой оценкой является балл 2,8, а ее ошибка (s) равна 2,3. Другой пример — нахождение оценки чувствительности того же вида *Parmeliopsis ambigua* для Баргузинского заповедника. По табл. 2 находим, что он входит в Среднесибирскую провинцию (1.1.1.11) Циркумбореальной области.

Таблица 4
Рассчитанные оценки чувствительности x , соответствующие ошибки σ и ошибки прогноза s для четырех видов эпифитных лишайников в Бореальном подцарстве Голарктического царства

Код	Название	Taxon floristicкой системы				<i>Hypogymnia physodes</i>				<i>Parmelia sulcata</i>				<i>Parmeliopsis ambigua</i>				<i>Physcia stellaris</i>			
		x	σ	s	x	σ	s	x	σ	s	x	σ	s	x	σ	s	x	σ	s		
1.1	Бореальное подцарство	4,8	0,8	2,2	3,9	1,0	2,4	4,7	1,1	2,9	5,2	0,9	2,6								
1.1.1	Циркумбореальная область	4,7	5,8	2,0	4,6	0,5	1,9	4,7	1,0	2,8	5,2	0,9	2,6								
1.1.1.2	Атлантическо-Европейская провинция	4,9	0,6	1,6	4,7	0,6	1,8	5,5	1,2	2,3	6,1	1,3	2,4								
1.1.1.3	Центральноевропейская провинция	4,1	0,4	1,5	4,1	0,4	1,7	4,4	0,8	2,2	5,2	0,6	2,2								
1.1.1.5	Эвксинская провинция	5,2	1,0	1,8	4,8	0,8	1,9	—	—	—	—	—	—								
1.1.1.6	Кавказская провинция	5,2	1,0	1,8	4,8	0,8	1,9	—	—	—	—	—	—								
1.1.1.7	Восточноевропейская провинция	5,5	0,8	1,7	4,5	0,8	1,9	5,7	1,4	2,5	4,7	1,1	2,3								
1.1.1.8	Североевропейская провинция	3,0	0,8	1,7	4,5	0,7	1,8	2,8	1,2	2,3	—	—	—								
1.1.1.10	Алтай-Саянская провинция	4,8	1,0	1,8	4,8	0,8	1,9	5,2	1,4	2,5	5,2	1,3	2,4								
1.1.2	Восточноазиатская область	5,0	1,0	2,2	3,9	1,1	2,2	—	—	—	—	—	—								
1.1.2.1	Маньчжурская провинция	5,4	1,1	1,8	3,8	1,0	2,0	—	—	—	—	—	—								
1.1.3	Атлантическо-Североамериканская область	4,6	1,0	2,2	3,3	1,2	2,2	4,6	1,1	2,9	5,2	0,9	2,6								
1.1.3.1	Аппалачская провинция	4,4	1,1	1,8	3,1	1,2	2,1	4,3	1,5	2,5	5,1	1,1	2,3								

Из табл. 3 видно, что в этой области нет местностей, где изучалась бы чувствительность этого вида. Поэтому в качестве оценки принимаем оценку для всей Циркум boreальной области (1.1.1), которую находим по табл. 4. Этой оценкой является балл 4,7, а его ошибка (s) равна 2,8. Отметим, что эту же оценку и ошибку следует принять для чувствительности этого вида для всех заповедников Циркум boreальной области, не входящих ни в одну из пяти провинций (1.1.1.2; 1.1.1.3; 1.1.1.7; 1.1.1.8; 1.1.1.10), для которых имеются непосредственные оценки чувствительности в табл. 4. Аналогично для лишайника *Parmelia sulcata* во всех частях его ареала, входящих в область Скалистых гор (1.1.4) в Бореальном подцарстве, поскольку непосредственных измерений его чувствительности в этой области не производилось, следует принять оценку чувствительности для всего Бореального подцарства, равную 3,9, и ошибку прогноза (s), равную 2,4.

Кроме результатов, приведенных в табл. 4, можно для каждого вида лишайника подсчитать дисперсии D_i , D_{ik} и D_{ijk} , характеризующие варьирование чувствительности соответствующего вида лишайника при переходе с одного уровня пространственной иерархии на другой. В табл. 5 приведены соответствующие ре-

Таблица 5

Дисперсии чувствительности четырех видов эпифитных лишайников к загрязнению воздуха по уровням пространственной иерархии (числитель) и соответствующий процент от суммарной по уровням дисперсии (знаменатель)

Уровень пространственной иерархии	<i>Hypogymnia physodes</i>	<i>Parmelia sulcata</i>	<i>Parmeliopsis ambigua</i>	<i>Physcia stellaris</i>
Область	$\frac{0,7}{16}$	$\frac{1,5}{31}$	$\frac{0,3}{4}$	$\frac{0,1}{2}$
Провинция	$\frac{1,6}{36}$	$\frac{0,6}{12}$	$\frac{3,0}{40}$	$\frac{1,8}{29}$
Местность	$\frac{2,1}{48}$	$\frac{2,8}{57}$	$\frac{4,1}{56}$	$\frac{4,2}{69}$

зультаты, позволяющие определять вклад каждого уровня иерархии в суммарную дисперсию аналогично тому, как это делается в обыкновенном дисперсионном анализе.

Сделаем некоторые замечания к приведенным примерам использования предложенной системы районирования Земли для мониторинга эпифитных лишайников.

Эти примеры суть примеры интерполяции данных о чувствительности эпифитных лишайников, полученных в различных местностях Бореального подцарства Голарктического царства, на другие местности этого подцарства. С помощью той же процедуры

можно получить оценки чувствительности и для местностей, относящихся к другим подцарствам и даже к другим царствам, т. е. провести экстраполяцию чувствительности. При этом, однако, следует иметь в виду, что такими оценками желательно пользоваться только в тех случаях, когда достоверно известно, что эти местности лежат внутри ареала вида лишайника, для которого эта экстраполяция производится.

В приведенных примерах мы оперировали с данными о чувствительности лишайников без стратификации их по характеру загрязнения, типу коры дерева-форофита и другим признакам. Это связано с отсутствием этой информации по многим видам лишайников. При достаточном пополнении имеющейся информации в будущем такая стратификация представляется целесообразной.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выбранная система районирования Земли основана на анализе флор сосудистых растений, хотя и предназначается для использования при изучении эпифитных лишайников. Это связано с отсутствием адекватного районирования флор лишайников, что в свою очередь вызвано недостаточной изученностью ареалов лишайников, относящихся к различным таксонам. В то же время решение актуальных прикладных задач мониторинга эпифитных лишайников должно основываться на естественной иерархической системе их пространственного распространения. Допустимость использования выбранной системы основывается на общности основных факторов, влияющих как на сосудистые растения, так и на эпифитные лишайники, и тесной связи последних с деревьями-форофитами, а также на сопряженности флор сосудистых растений и лишайников. Однако сказанное выявляет важность лихенологических работ флористического плана для дальнейшего развития системы мониторинга эпифитных лишайников, испытывающих воздействие фоновых уровней загрязнения атмосферы.

Использование предложенной системы для нужд мониторинга эпифитных лишайников не ограничивается приведенными примерами. Как известно, атмосфера Земли испытывает антропогенное загрязнение, большинство источников которого расположено в северном полушарии, в Голарктическом царстве. Здесь же сосредоточены заповедники, в которых проводятся систематические полевые наблюдения за эпифитными лишайниками (см. табл. 2) и местности, в которых изучена их чувствительность [3]. Однако их расположение в настоящее время весьма неравномерно. Большая часть изученных заповедников расположена в Циркумбореальной области (в 9 из 15 провинций), часть — в Восточноазиатской области (в 2 из 12 провинций). В Ирано-Туранской области изученные заповедники расположены в 2 из 12 провинций. По остальным шести областям в настоящее время данных нет. Чувствительность эпифитных лишайников также изучалась в основном в Циркумбореальной области, причем в Азиатской ее части — только в Алтае-Саянской провинции, подавляющая

же часть наблюдений проводилась в Европе. Изучены также одна провинция в Восточно-Азиатской области и одна — в Атлантическо-Североамериканской области. По остальным шести областям данных также нет. Отметим, что ни работы мониторингового плана, ни изучение чувствительности эпифитных лишайников не проводились в Мадреанском (Сонорском) подцарстве Голарктического царства.

Таким образом, предложенная система районирования Земли может быть использована при решении задач мониторинга эпифитных лишайников, находящихся в условиях загрязнения атмосферы.

Авторы выражают благодарность С. М. Семенову, прочитавшему рукопись и сделавшему ценные замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Воронов А. Г., Кучерук В. В. Биотическое разнообразие Палеарктики: проблемы изучения и охраны.— В кн.: Биосфера заповедники. Труды I советско-американского симпозиума. Л.: Гидрометеоиздат, 1977, с. 7—19.
2. Голубкова Н. С. Конспект флоры лишайников Монгольской Народной Республики.— Л.: Наука, 1989.— 201 с.
3. Инсарова И. Д., Инсаров Г. Э. Сравнительные оценки чувствительности эпифитных лишайников различных видов к загрязнению воздуха.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1989, т. 12.
4. К проблеме оценки и прогноза изменения состояния экосистем/Ю. А. Израэль, Л. М. Филиппова, Г. Э. Инсаров, Ф. Н. Семевский, С. М. Семенов.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1985, т. 7, с. 9—26.
5. Крамер Г. Математические методы статистики.— М.: Мир, 1975.— 648 с.
6. Методологические аспекты осуществления фонового мониторинга состояния биоты суши/Ю. А. Израэль, Л. М. Филиппова, Г. Э. Инсаров, Ф. Н. Семевский, С. М. Семенов.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1986, т. 9, с. 8—21.
7. Миркин Б. М. Рецензия на книгу С. М. Разумовского «Закономерности динамики биоценозов».— Журнал общей биологии, 1983, т. 44, № 1, с. 132—134.
8. Определение откликов биоты на антропогенные воздействия в системе фонового мониторинга/Л. М. Филиппова, Г. Э. Инсаров, Ф. Н. Семевский, С. М. Семенов.— В кн.: Комплексный глобальный мониторинг загрязнения окружающей природной среды. Труды Международного симпозиума. Л.: Гидрометеоиздат, 1980, с. 312—320.
9. Пчёлкин А. В. Использование принципа сопряженности флор сосудистых растений и лишайников для флористического районирования.— См. настоящий сборник.
10. Разумовский С. М. Ботанико-географическое районирование Земли как предпосылка успешной интродукции растений.— В кн.: Интродукция тропических и субтропических растений. М.: Наука, 1980, с. 10—27.
11. Разумовский С. М. Закономерности динамики биоценозов.— М.: Наука, 1981.— 231 с.
12. Разумовский С. М. Об организации всесоюзной сети комплексных станций фонового экологического мониторинга.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1986, т. 9, с. 98—109.
13. Ройтман А. А. Анализ неравномерных иерархических массивов данных и его роль в экологических исследованиях.— В кн.: Проблемы экологиче-

ского мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеонзат, 1989, т. 12.

14. Словарь ботанических терминов.—Киев: Наукова Думка, 1984.
15. Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли.—Л.: Наука, 1978.—247 с.
16. Толмачев А. И. Введение в географию растений.—Л., 1974.—244 с.
17. Шмитхюзен И. Общая география растительности.—М.: Прогресс, 1966.—310 с.
18. Dassmann R. Biotic provinces of the world. A contribution to UNESCO, Man and Biosphere Program. Project N 8. Occasional papers of IUCN. Morges. Switzerland, 1974, N 9, p. 1—57.
19. Diels L. Pflanzengeographie.—Berlin—Leipzig: Sammlung Götchen, 1918.—166 S.
20. Ehrendorfer F. Pflanzengeographie. Die Florenreiche der Erde und ihre Floren- und Vegetationsgebiete.—In: Lehrbuch der Botanik. 30 Auflage veb. Gustav Fischer Verlag, Jena, 1971, S. 765—774.
21. Engler A. Übersicht über die Florenreiche und Florengebiete der Erde.—In: Syllabus der Pflanzenfamilien. Berlin: Verlag von Gebrüder Borntraeger, 1924. S. 374—386.
22. Good R. The geography of the flowering plants.—L.—N. Y.—Toronto: Longmans, Green and Co., 1947.—403 p.
23. Mattick F. Übersicht über die Florenreiche und Florengebiete der Erde.—In: Syllabus der Pflanzenfamilien. Bd. 2.12. Aufl. Berlin, 1964, S. 626—630.
24. Rikli M. Geographic der Pflanzen.—In: Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Jena, 1973; 4, S. 776—907.
25. Turrill W. B. Plant Geography.—In: Vistas in Botany. L.—N. Y.—Paris—Los Angeles: Pergamon Press, 1959, p. 171—230.
26. Udvardy M. D. F. A classification of the biogeographical provinces of the world.—IUCN Occasional paper, N 18, 1975, Morges, 48 p.
27. Walter H., Strak a H. Arealkunde. Floristischhistorische Geobotanik. 2. Aufl. Stuttgart, 1970.

THE SYSTEM OF THE EARTH ZONING FOR THE PURPOSE OF EPIPHYTIC LICHENS MONITORING

G. E. Insarov

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

I. D. Insarova

Moscow State University

The currently used floristic and biogeographical systems of the Earth zoning, based on distribution of vascular plants, are discussed in the paper. The possibility of use the floristic zoning system, developed for vascular plants, for lichens zoning is stressed.

The necessity in that system is shown for assessment of lichens sensitivity with the help of a special procedure of interpolation of hierachic structured data. The examples of the proposed zoning system use with the aim of solving the problems of epiphytic lichens monitoring are also demonstrated.

ПРИНЦИПЫ ИССЛЕДОВАНИЯ УСТОЙЧИВОСТИ УВЛАЖНЕНИЯ ПО ДАННЫМ МНОГОЛЕТНИХ НАБЛЮДЕНИЙ ЗА КЛИМАТИЧЕСКИМИ ВЕЛИЧИНАМИ

П. А. Колосов

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

Реакция климатической системы на изменения в какой-либо ее части в результате внешних воздействий приводит прежде всего к нарушению свойственного данному ландшафту тепло-влагообмена. Последнее в свою очередь оказывает обратное действие на атмосферные компоненты климатической системы.

Таким образом, первостепенную важность приобретает исследование взаимодействия поверхности суши с атмосферой в различных ландшафтах при условии колебаний и изменений климата. Указанное взаимодействие складывается из потоков тепла и влаги, т. е. представляет собой массоэнергообмен.

Обмен теплом и влагой между подстилающей поверхностью и атмосферой во многом определяется состоянием деятельного слоя почвы (0—100 см): его влажностью, испарением из этого слоя, оттоком воды из него в другие слои, альбедо его поверхности и т. д. Деятельный слой почвы является основным связующим звеном между атмосферой и сушей. Поэтому основное внимание мы сосредоточим на изучении его состояния.

Состояние деятельного слоя почвы определяется соотношением входных и выходных потоков тепла и влаги, описываемым уравнением теплового и водного балансов для месячного интервала осреднения:

$$R = LE + P + B; \quad (1)$$

$$X = E + \Pi + \Delta W. \quad (2)$$

В уравнении теплового баланса (1) входной величиной является радиационный баланс поверхности суши R , выходными величинами — турбулентный поток явного тепла в атмосферу или от нее к поверхности почвы P , затраты тепла на испарение (или турбулентный поток скрытого тепла) LE , поток тепла в почву, или отдача тепла этими нижними слоями вверх, B . Уравнение (2) аналогичным образом описывает баланс деятельного слоя. Здесь X — атмосферные осадки (входная величина), E — суммарное испарение, Π — поток влаги из деятельного слоя вниз или частичный отток с поверхностным стоком, или подсос влаги к поверхности из нижележащих слоев (выходные величины), ΔW — накопление или расход влаги в деятельном слое за период осреднения.

Если рассматривать уравнения (1) и (2) только для теплого периода года, то очевидно, что значение испарения, как и затраты тепла на него, всегда будут положительны, т. е. $E > 0$ и $LE > 0$.

Направленность результирующей обмена теплом и влагой характеризуется в приведенных балансовых уравнениях величинами Π и B .

Показатели состояния деятельного слоя, имеющие критические значения, могут быть сформированы из оставшихся членов балансовых уравнений путем нормирования всех членов на испарение или затраты тепла на него:

$$\frac{X - \Delta W}{E} = 1 + \frac{\Pi}{E}; \quad \frac{R - P}{LE} = 1 + \frac{B}{LE};$$

$$S' = \frac{X - \Delta W}{E}; \quad (3)$$

$$\Delta = \frac{R - P}{LE}. \quad (4)$$

Оба показателя (3) и (4) определяют направленность результирующей обмена при $E > 0$ и $LE > 0$. Действительно:

$$1. \quad S' = 1; \quad 1 = 1 + \frac{\Pi}{E}; \quad \frac{\Pi}{E} = 0; \quad \Pi = 0.$$

$$E = X - \Delta W.$$

$$\Delta = 1; \quad 1 = 1 + \frac{B}{LE}; \quad \frac{B}{LE} = 0; \quad B = 0.$$

$$LE = R - P.$$

Водо- и теплообмен ограничен деятельным слоем.

$$2. \quad S' < 1; \quad \Pi < 0; \quad E > X - \Delta W.$$

$$\Delta < 1; \quad B < 0; \quad R - P < LE.$$

Подсос влаги в деятельный слой. Охлаждение. Часть воды на испарение так же, как и часть тепла, подается в деятельный слой из нижележащих горизонтов.

$$3. \quad S' > 1; \quad \Pi > 0; \quad E < X - \Delta W.$$

$$\Delta > 1; \quad B > 0; \quad R - P > LE.$$

Часть воды, как и часть тепла, оказывается «лишней» и не идет на испарение, а сбрасывается вниз. Нагревание почвы.

Итак, выявив и описав климатические величины, воздействующие на исследуемый объект — деятельный слой почвы, — «входные величины» и характеризующие реакцию объекта на внешние воздействия, — «выходные величины», а также сформировав показатели-критерии состояния объекта, мы можем ставить и решать задачу об устойчивости объекта к внешним воздействиям

и о стабильности как самого объекта, так и отдельных, характеризующих его величин.

В такой постановке задачи мы следуем понятиям устойчивости и стабильности, предложенным А. П. Левичем [6] для биосистемы. В работе [6] под устойчивостью биосистемы понимается соотношение между мерой изменения требуемых свойств системы (ΔR) и мерой соответствующего воздействия (ΔF):

$$St = \frac{\Delta F}{\Delta R}.$$

Стабильность системы при этом выражается как $1/\Delta R$, стабильность воздействия как $1/\Delta F$. Здесь Левич под термином «требуемые свойства» понимает свойства, претерпевающие структурные, организационные, эволюционные и функциональные изменения. В приложении к исследуемой нами устойчивости увлажнения и теплообмена деятельного слоя почвы в аналогичной роли выступают показатели состояния S' и Δ и изменения выходных величин (E, P, B, LE, P).

Вводится также термин «относительная устойчивость», под которым понимается степень удаленности системы от некоторых пределов, разделяющих допустимые и недопустимые значения параметров. Роль пределов в отношении увлажненности будут играть значения переменных величин (X, R, \dots), переводящие систему через критические значения показателей S' и Δ .

Решение задачи об устойчивости и стабильности увлажненности и водообмена деятельного слоя почвы практически затруднено при использовании показателя S' (3) из-за отсутствия прямых надежных измерений испарения с поверхности суши (E), а также способа проверки и эталонов.

Учитывая сказанное, введем в рассмотрение вместо испарения с поверхности суши (E) испарение с водной поверхности (E_0), известное как «максимально возможное испарение», или «испаряемость». Эта климатическая величина измеряется непосредственно и с высокой точностью на сети водно-испарительных площадок.

Переход от измеренного испарения с водной поверхности к оценке испарения с поверхности суши (E) осуществляется с помощью проверенной на многолетних данных зависимости Ольденкопа:

$$\frac{E_{\text{год}}}{E_{0 \text{ год}}} = \operatorname{th} \frac{X_{\text{год}}}{E_{0 \text{ год}}}. \quad (5)$$

Здесь $\Delta W_{\text{год}} = 0$.

Модифицировав (5) для месячного интервала осреднения, введением величины, учитывающей изменение за месяц влагозапасов в деятельном слое почвы (ΔW), получим

$$E_{\text{мес}} = E_{0 \text{ мес}} \operatorname{th} \left(\frac{X_{\text{мес}} - \Delta W_{\text{мес}}}{E_{0 \text{ мес}}} \right). \quad (6)$$

Расчеты $E_{\text{мес}}$ по формуле (5) показали хорошее совпадение со значениями месячного испарения, определенными по уравнению теплового баланса и по методике градиентных наблюдений [4]. Правомерность формулы (6) подтверждена косвенно при анализе работы алгоритма оценки влагозапасов почвы по комплексу спутниковой и наземной информации, в котором указанная формула использовалась в качестве основной расчетной [5].

Выражение в формуле (6) под знаком гиперболического тангенса представляет собой модификацию показателя S' с заменой E на E_0 . Новый показатель состояния деятельного слоя почвы

$$S = \frac{X - \Delta W}{E_0}. \quad (7)$$

Все входящие в S величины измеряются непосредственно на сетях наблюдений Госкомгидромета СССР.

Новый показатель S , так же как и S' , является критерием: характеристика направленности водообмена Π меняет знак в зависимости от величины S за счет нелинейности формулы Ольдекопа (6).

Имеются четыре качественно отличных по направленности и интенсивности участка значений показателя S .

$$\begin{aligned} 1. \quad & 0 \leq S < 0,5; \quad \text{th } S \approx S; \quad \Pi = X - E_0, \quad \text{th } S - \Delta W = \\ & = X - \frac{E_0(X - \Delta W)}{E_0} - \Delta W = 0; \\ & E = X - \Delta W; \quad \Pi_1 = 0. \end{aligned}$$

Этот участок характерен линейной связью между испарением и осадками.

$$\begin{aligned} 2. \quad & 0,5 \leq S < 2; \quad \text{th } S < S < 1; \quad \Pi = X - E_0 \quad \text{th } S - \Delta W; \\ & E = E_0 \quad \text{th } S; \quad \Pi_2 = 0. \end{aligned}$$

Этот участок характерен нелинейной связью между осадками, максимально возможным испарением и испарением с поверхности суши. Причем приоритет осадков при росте S постепенно сменяется приоритетом атмосферных условий, т. е. $E_0 = f(R, d, u, t, \dots)$, где R — радиационный баланс поверхности суши, d — дефицит влажности воздуха, u — скорость ветра, t — температура воздуха. Начинается и усиливается отток воды в нижние слои.

$$\begin{aligned} 3. \quad & S \geq 2; \quad \text{th } S \rightarrow 1; \quad \Pi = X - E_0 - \Delta W. \\ & \Pi_3 \gg 0. \end{aligned}$$

(Очевидно, что при постоянном значении E_0 $\Pi_3 > \Pi_2$).

$$E = E_0.$$

Этот участок характерен отсутствием связи испарения с осадками

и влажностью почвы в условиях избыточного увлажнения. Отток в нижние слои усиливается. Начинает формироваться поверхностный и внутрипочвенный боковой сток. Факт возникновения бокового стока при $S > 2$ неоднократно зафиксирован при исследовании стока малых рек Украины [4].

4. $S < 0$; $\Pi(S < 0)$ не существует. Это особый участок, который характеризуется пополнением запасов влаги в деятельном слое почвы не за счет осадков, а за счет подсоса из нижележащих слоев. В теплый сезон, когда $E_0 > 0$ и $E > 0$, получаем, что если $\Delta W > 0$ и $|\Delta W| > X$, то разность $(X - \Delta W) < 0$ и

$$\Pi = (X - \Delta W) - E = -V - E < 0; \Pi_4 < 0. \quad (8)$$

Испарение в этом случае может быть определено лишь приблизительно.

Найденные интервалы показателя S , на которых сохраняется тип процесса водообмена, т. е. сохраняется знак Π и тип уравнения водного баланса, позволяет ставить и решать задачу о стабильности каждого типа водообмена и рассматривать распределение этой стабильности по территории.

Поставленные задачи могут быть решены двумя различными способами.

Первый способ — это организация мониторинга показателя по данным синхронных агрометеорологических наблюдений и наблюдений за испарением, если иметь достаточные массивы наблюденных значений количества осадков, влагозапаса почвы, испарения с водной поверхности, то можно исследовать статистику поведения показателя S , получить алгоритмы перехода от вероятностей X , ΔW и E_0 к вероятностям соответствующих им S и далее — оценивать устойчивость S при изменении входных величин, чувствительность к этим изменениям, определять предельно допустимые значения входных величин показателя S в каждом качественном интервале.

Однако практически первый способ находит очень ограниченное применение вследствие несогласованности в пространстве сетей наблюдений за климатическими величинами и несогласованности во времени самих наблюдений.

Второй способ состоит в совместном анализе карт климатических величин и их статистик с целью сведения их воедино в показателе S , получаемом по значениям климатических параметров в узлах географической сетки. В настоящее время для территории СССР имеются карты средних многолетних месячных сумм осадков и их коэффициентов вариации [7], карты месячных сумм испарения с водной поверхности [3] и, наконец, карты средних многолетних запасов продуктивной влаги на конец месяца под озимыми культурами [1], что позволяет в первом приближении решать задачу оценки устойчивости типа водообмена, не дожидаясь создания единой комплексной сети мониторинга климата.

РАСЧЕТ УСТОЙЧИВОСТИ ТИПОВ ВОДООБМЕНА

Показатель S , изменяющийся внутри интервала, на котором сохраняется тип водообмена, формируется различными сочетаниями входящих в него климатических величин X , ΔW , E_0 . Устойчивость того или иного типа водообмена будет определяться шириной диапазона допустимых для его сохранения входных значений величин. Соотношение диапазонов входных и выходных величин покажет уже устойчивость типа водообмена к изменению внешних условий.

В настоящее время, когда отсутствуют в доступном виде архивы многолетних данных наблюдений за влажностью почвы (такой архив на технических носителях — магнитных лентах — готовится по плану ВНИИСХМ и будет завершен к концу 1990 г.), а также обобщений по изменчивости испарения с водной поверхности (подготовка архива на магнитных лентах, расчет типа параметров распределения проводится сейчас ВФ ГГИ совместно с ЛАМ), было признано целесообразным принять климатическое приближение для месячных величин ΔW и E_0 по территории СССР. При этом значения максимально возможного испарения снимались в узлах сетки $2 \times 2^\circ$ и $1 \times 1^\circ$ с месячных карт в работе [3], а значения изменения влагозапасов за месяц под озимыми зерновыми культурами снимались в узлах такой же сетки с карт работы [1].

В этих условиях задача исследования устойчивости типов водообмена может быть сформулирована следующим образом: каким диапазонам изменений входной величины (осадков) ΔX соответствуют диапазоны стабильности типа водообмена ΔS . Наличие высококачественной информации об осадках и их изменчивости на всей территории СССР [7] позволяет рассчитать в узлах двухградусной сетки максимальное и минимальное значения количества осадков (X_{\max} и X_{\min}) для каждого из четырех найденных интервалов S ($S < 0$; $0 \leq S < 0,5$; $0,5 \leq S < 2$; $S \geq 2$).

Параметры X_{\max} и X_{\min} играют роль предельно допустимых значений количества осадков для сохранения данного типа водообмена. Затем по кривым распределения рассчитываются вероятности превышения каждого X_{\max} и X_{\min} , а также диапазон вероятностей ΔP для каждого интервала ΔS , т. е.

$$\Delta P (\%) = P(X_{\min}) - P(X_{\max}). \quad (9)$$

Степень устойчивости типа водообмена выражается интервалом вероятности ΔP , на котором S при меняющихся осадках сохраняется в интервале ΔS , соответствующем данному типу.

В качестве примера оценки устойчивости типов водообмена приведем расчет для квадрата $54^{\circ}\text{--}56^{\circ}$ с. ш., $30^{\circ}\text{--}32^{\circ}$ в. д. за июль. Средняя многолетняя величина X в июле в квадрате равна 100 мм. Коэффициент вариации осадков (C_v) в июле равен 0,5; среднее квадратическое отклонение $\sigma = 50$ мм. Коэффициент асимметрии кривой распределения осадков, исходя из принятого биномиального закона, $C_s = 1$.

Климатическое значение показателя $S_{\text{клим}}=0,806$ для рассматриваемого квадрата, т. е. $0,5 \leq S_{\text{клим}} < 1$. Среднее значение сработки почвенной влаги за июль составляет $\overline{\Delta W}_{\text{VII}}=-2,2$ мм. Среднее испарение с водной поверхности $\bar{E}_0 \text{ VII}=120$ мм,

$$(\overline{X - E_0})_{\text{VII}} = 100 - 120 = -20 \text{ мм.}$$

По кривой распределения Пирсона III типа при $C_s=2C_r$ рассчитываем обеспеченность смены знака разности $(X - E_0)$. Эта смена происходит при $X > 120$ мм, что соответствует обеспеченности $P < 29\%$ (или происходит в среднем один раз в три с половиной года).

Далее рассчитываем критические значения количества осадков, переводящие S из одной качественной области в другую при $\overline{\Delta W} \approx -2$ мм и $\bar{E}_0=120$ мм:

$$S = 0,5: 0,5 = \frac{X+2}{120}; X_1 = 58 \text{ мм; при } X \leq 58 \text{ мм}$$

$$S \leq 0,5; P \geq 80\% \text{ (1 раз в 5 лет);}$$

$$S = 1: 1 = \frac{X+2}{120}; X_2 = 118 \text{ мм; при } X \geq 118 \text{ мм}$$

$$S \geq 1; P \leq 30\% \text{ (1 раз в 3,3 года);}$$

$S \geq 2$: здесь целесообразно принять $\Delta W \approx 0$, так как при $S \geq 2$ почва наполнена влагой, как правило, до наименьшей полевой влагоемкости:

$$2 = \frac{X}{120}; X_3 = 240 \text{ мм; при } X \geq 240 \text{ мм}$$

$$S \geq 2; P \leq 1,4\% \text{ (1 раз в 72 года).}$$

В итоге получаем гистограмму устойчивости типов водообмена для рассматриваемых квадрата и месяца (табл. 1).

Таблица 1

Гистограмма распределения устойчивости типов
водообмена для квадрата $54-56^{\circ}$ с. ш., $30-32^{\circ}$ в. д.
в лесной зоне

Интервал S	Степень устойчивости типа водообмена, %
$S < 0$	0
$0 \leq S < 0,5$	20
$0,5 \leq S < 1$	50
$1 \leq S < 2$	28,6
$S \geq 2$	1,4

Указанным способом были рассчитаны гистограммы распределения устойчивости типов водообмена для всех квадратов $2 \times 2^{\circ}$ в европейской части СССР за июль.

На основе этих гистограмм были построены карты среднего числа лет из 100, когда осуществляются условия переувлажнения (рис. 1) и баланса влаги в метровом слое (рис. 2).

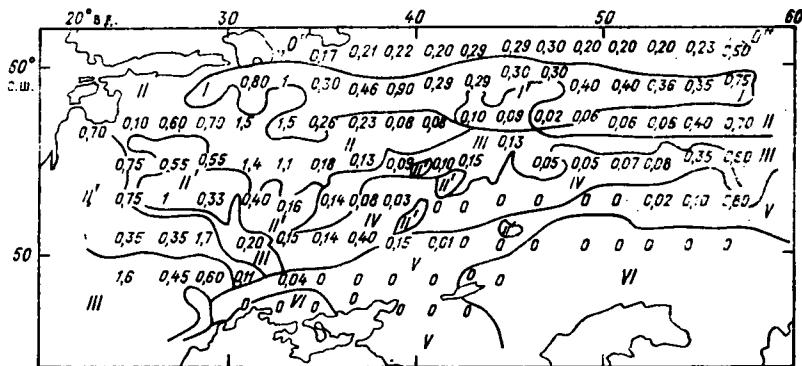


Рис. 1. Частота (число лет из 100) осуществления условий переувлажнения метрового слоя почвы в июле ($S \geq 2$).

Природные зоны: «0» — тайга севернее 60° с. ш.; I — темно-хвойные южнотаежные леса; II — сосновые таежные леса; III — широколиственные-хвойные леса; IV — сосново-широколиственные европейские леса; V — широколиственные леса; VI — северная полупустыня. ново-злаковые степи; VII — северная полупустыня.

На карте (см. рис. 2) выделенные области, в которых условия $0 \leq S < 0,5$ осуществляются три раза и более в пятилетие, приходятся на районы максимального распространения посевов зер-

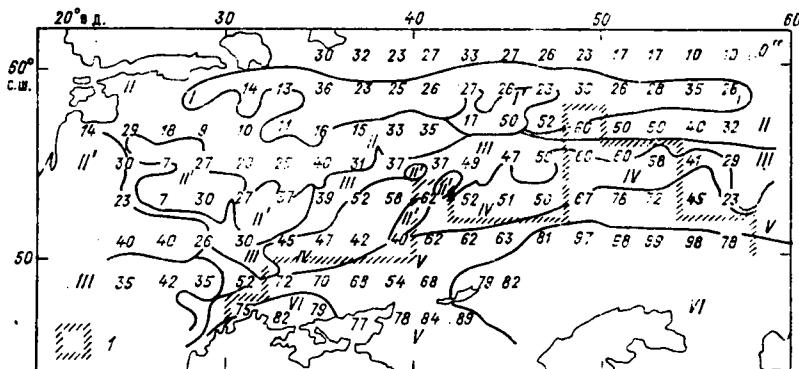


Рис. 2. Частота (число лет из 100) осуществления условий баланса влаги в метровом слое почвы в июле ($0 \leq S < 0,5$).

Усл. обозначения см. рис. 1; I — область, в которой условия баланса влаги в метровом слое осуществляются в среднем три раза за пятилетие и более.

новых культур (пшеницы, ржи, овса и ячменя). Следует отметить, что указанные условия баланса влаги в метровом слое почвы не являются оптимальными для развития растений, и осуществление таких условий в середине теплого сезона означает засуху.

Области наиболее вероятного переувлажнения на карте (см. рис. 1) совпадают с районами, одновременного максимума осадков и сработки запасов почвенной влаги. Эти районы приурочены к западным склонам возвышенностей в зоне смешанных лесов и к Предуралю.

Гистограммы устойчивости типов водообмена позволяют также решать задачу определения районов и минимальных норм орошения.

Действительно, если рассматриваемая система (метровый слой почвы) находится в состоянии баланса водообмена, что соответ-

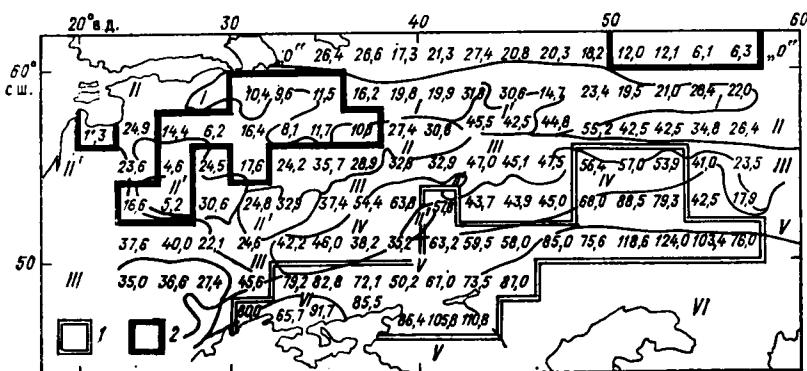


Рис. 3. Количество воды (дм), которое необходимо в среднем вносить в метровый слой почвы за столетний период, чтобы перевести его из засушливого состояния в оптимально увлажненное.

Усл. обозначение см. рис. 1; 1 — районы орошения; 2 — районы осушения.

ствует интервалу показателя $0 \leq S < 0,5$, то для того, чтобы вывести ее из этого «засушливого» состояния в оптимально увлажненное ($0,5 \leq S < 1$), необходимо, чтобы в метровом слое появилось количество воды, заключенное в пределах $X_1 < X < X_2$, где X_1 — количество воды, вносимое в систему, при котором $S=0,5$; X_2 — количество воды, вносимое в систему, при котором $S=1$.

Если в предыдущий интервал времени (на конец предыдущего месяца) вся продуктивная влага была сработана из метрового слоя почвы («сухая предыстория»), то минимальное количество воды, требуемое для перевода системы в состояние оптимального увлажнения (X_1+1) мм, а максимальное (при котором система останется в области $0,5 \leq S < 1$ не перейдет в состояние избыточного увлажнения) составит X_2 мм. В среднем же требуется $[(X_1+1) + X_2]/2$ воды в месяц. Случай влажной предыстории, как менее интересный, мы не рассматриваем.

Зная, в скольких годах из 100 в данном двухградусном квадрате могут осуществляться засушливые условия ($0 \leq S < 0,5$)

в рассматриваемом месяце, т. е. сколько раз за 100 лет придется вносить дополнительную влагу в метровый слой почвы (см. рис. 2), мы можем рассчитать количество воды, потребное для оптимального увлажнения почвы за столетний период (V):

$$V = \left(\frac{(X_1 + 1) + X_2}{2} \right) P_1, \quad (10)$$

где P_1 — число лет из 100, когда $0 \leq S < 0,5$ (см. рис. 2).

Карта V для июля была построена для озимых зерновых европейской части СССР (рис. 3).

Область (1), в которых количество воды, необходимой для орошения в июле, превышает за 100 лет 5000 мм, совпадает с районами наиболее традиционного орошения [2]. Область (3), в которой количество воды для тех же целей меньше 2000 мм за 100 лет, в основном приурочена к районам осушения [2].

Такие совпадения подтверждают правильность наших расчетов и необходимость учета вероятности осуществления «засушливого типа водообмена» для оценки норм орошения: на карте, построенной лишь по значениям $[(X_1 + 1) + X_2]/2$ оказывается невозможным выделить районы орошения и осушения.

В дальнейшем описанный метод планируется применить к оценке устойчивости всех четырех типов водообмена за все месяцы вегетационного периода в европейской части СССР и расчету количества воды, требуемой для перевода системы в каждое состояние. Очевидно, что те районы, в которых суммарное количество воды, необходимое для перевода системы в более увлажненное состояние, наименьшее — будут характеризоваться максимальной неустойчивостью водообмена.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Атлас запасов продуктивной влаги в почве под озимыми зерновыми культурами на европейской части СССР.— М., 1983.
2. Атлас мира.— М., 1982.
3. Зубенок Л. И. Испарение на континентах.— Л.: Гидрометеоиздат, 1976. 264 с.
4. Колосов П. А., Курилова Ю. В., Музылев Е. Л. Об оценке фонового испарения и динамики почвенной влаги как компонентов гидрологического цикла лесостепной зоны ЕТС за осенний период.— В кн.: Дистанционные методы изучения геосистем. М., 1978, с. 35—54.
5. Курилова Ю. В., Колосов П. А. Общая увлажненность территории и принципы ее оценки.— В кн.: Дистанционные оценки общей увлажненности территории. М.: Радио и связь, 1984, с. 7—16.
6. Левич А. П. Понятие устойчивости в биологии. Математические аспекты.— В кн.: Человек и биосфера. М.: Изд. МГУ, 1976, вып. 1, с. 138—174.
7. Швер Ц. А. Атмосферные осадки на территории СССР.— Л.: Гидрометеоиздат, 1976.— 300 с.

**ON THE RESEARCH PRINCIPLES OF HUMIDITY STABILITY
FROM THE MANY YEARS DATA OF OBSERVATIONS
ON CLIMATIC PROPERTIES**

P. A. Kolosov

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

Proposed is the method for assessment the humidity stability with the help of study the variations of the climatic system indices formed on the basis of land heat and water balances equations under the changing of climatic properties included in them. Given are the results from calculations of stability of various water exchange types in one-meter soil layer for July over the USSR European territory.

МЕТОДИЧЕСКИЕ ВОПРОСЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ ВОЗДЕЙСТВИЯ КИСЛОТНЫХ ДОЖДЕЙ НА НАПОЧВЕННУЮ МИКРОФАУНУ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ В ЛАБОРАТОРНЫХ УСЛОВИЯХ

A. E. Кухта

Лаборатория мониторинга природной среды и климата
Госкомгидромета СССР и АН СССР

Отрицательное влияние кислотных дождей на лесные экосистемы в настоящее время интенсивно исследуется в прикладной экологии. Лесная подстилка подвергается этому влиянию в первую очередь [2]. В то же время довольно затруднительно в натурных условиях выделить и оценить количественно экологический эффект закисления на фоне действия прочих факторов среды, например нагрузок каких-либо загрязняющих веществ или флуктуаций климата. Для такой оценки естественно прибегнуть к методу физического моделирования воздействия кислотных дождей на фрагмент подстилки, а в качестве показателя эффекта использовать характеристики состояния какого-либо вида подстилочной микрофлоры, явно подвергающейся воздействию закисления.

В работе [4] мы предложили для целей экологического мониторинга эффектов закисления использовать в качестве фрагмента подстилки мох *Pleurozium schreberi* (Brid) Mitt., а в качестве тестовых организмов — представителей подстилочной микрофлоры — коловраток *Rotifera*. Последние обитают в каплях воды во мху и являются первыми мишениями воздействия кислотного дождя. По нашему мнению, для лабораторных экспериментов возможно использование этой же системы «мох—коловратки».

Разумеется, с коловратками возможно проведение экспериментов непосредственно в растворах кислот с различными pH. Однако в природных условиях организмы подвергаются воздействию не изолированно, а вместе с биотопом. Возможно, в частности, изменение интенсивности воздействия кислотного дождя на коловраток за счет изменения pH внутри мха вследствие его буферных свойств. Поэтому в дополнение к экспериментам в растворах необходимо провести эксперименты с лабораторной системой «мох—коловратки», моделируя воздействие на последнюю кислотного дождя.

Осуществлять такие эксперименты в лабораторных условиях можно двумя основными традиционными способами:

— организовать проточную систему, т. е. проток раствора кислоты с известным pH через фрагмент мха, в котором обитают коловратки;

— использовать непроточную систему, т. е. воздействовать в течение всего опыта на мох некоторой неизменной порцией раствора с известным начальным рН.

К сожалению, и первый, и второй способы обладают методическими недостатками. В первом случае поддерживается фиксированный уровень рН в течение всего опыта, но особи могут вымываться из мха протоком. Во втором случае последний нежелательный эффект отсутствует, но в течение опыта рН воздействующего на коловраток раствора может меняться из-за буферности мха.

Таким образом, необходимо предложить некоторый третий подход к эксперименту, совмещающий преимущества описанных двух и, по-возможности, лишенный их недостатков. Для этого

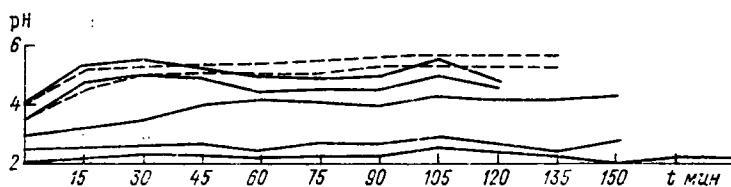


Рис. 1. Изменение уровня pH в непроточной системе «мох—раствор кислоты».

надо было провести исследование буферных свойств мха, результаты которого мы сейчас кратко изложим.

Материалом для экспериментов служили образцы мха *P. schreberi*, которые были собраны в 1988 г. в сосняке—ельнике—зеленомошнике близ подмосковного поселка Тарасовка и сохранились в воздушно сухом состоянии (как известно, мох и обитающие в нем коловратки хорошо переносят длительное высыхание и при замачивании быстро приходят в физиологически нормальное состояние [1]).

Навески сухого *P. schreberi* по 400 мг заливались в стеклянной лабораторной посуде 50 мл раствора кислоты. Использовался раствор серной кислоты с начальным рН, равным 2; 2,5; 3; 3,5; 4. При каждом значении кислотности опыт проводился с повторностью 4. Измерение pH производилось каждые 15 мин.

На рис. 1 представлено изменение pH раствора во времени. На графике заметны довольно резкое повышение pH в первые сроки измерений (за 0,5 ч) и последующий выход значений кислотности на определенный достаточно постоянный уровень. Надо отметить, что подъем уровня pH наблюдается только для значений выше 3. Очевидно, pH=3 — это критический уровень, начиная с которого при дальнейшем закислении осадков буферной способности мха недостаточно для нейтрализации кислотных атмосферных выпадений.

Аналогичные эксперименты, выполненные с использованием соляной кислоты ($\text{pH}=3,5$ и 4), привели качественно к таким же результатам.

Таким образом, теоретическое предположение о методической недостаточности непроточных систем (см. выше) для адекватного моделирования влияния кислотных осадков на систему «мох — его обитатели» имеет серьезные экспериментальные основания.

Отметим также (см. рис. 1), что чем ниже исходное значение pH раствора, которым заливается стандартная навеска мха, тем на более низкий конечный уровень выходит измеренное значение pH.

Результаты данного эксперимента, дополненные результатами аналогичных измерений pH экстрагента и экстракта для других образцов мха, собранных в полевом сезоне 1988 г. [3], позволили дать достаточно полную характеристику буферной емкости *P. schreberi* для низких значений pH экстрагента. График зависимости pH экстракта от pH экстрагента при времени экстракции 60 мин и соотношении объемов экстрагента и мха 50 мл:400 г воздушно сухой массы представлен на рис. 2.

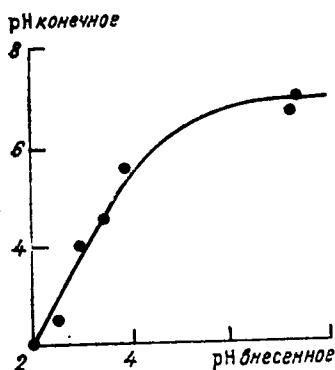


Рис. 2. Буферная емкость *P. schreberi* (для низких и нейтральных значений pH).

Существие различий в характере изменения во времени кислотности растворов серной и соляной кислот объясняется, вероятно, тем, что в составе карбонатных частиц количество веществ, дающих нерастворимые сульфаты, незначительно. Разумеется, эти химические гипотезы требуют своего подтверждения аналитическими исследованиями, что не входит в задачи настоящей работы.

Для оценки возможности поддержания в лабораторных условиях постоянных значений pH в растворе, контактирующем со мхом, была проведена следующая экспериментальная работа. Навески *P. schreberi* по 400 мг воздушно сухой массы промывались 50 мл раствора H₂SO₄ с известным pH. После энергичного перемешивания экстракт сливался. Тем самым завершался процесс быстрого подъема значения pH, отмеченный в первом эксперименте (см. рис. 1).

Затем мох заливался новой порцией раствора того же объема с тем же pH, а затем pH раствора измерялась каждые 15 мин в течение 2 ч. Использовался раствор серной кислоты с pH=3,5 и 4, причем при каждом значении кислотности опыт проводился с повторностью 4.

На рис. 3 показано изменение кислотности раствора во времени. Видно, что в отличие от первого эксперимента последующие значения pH раствора не отличаются от исходного и, таким образом, при первоначальном промывании мха эффект быстрой нейтрализации удается подавить.

Для определения стабильности pH раствора на более значительное время был проведен следующий эксперимент. Мху зали-

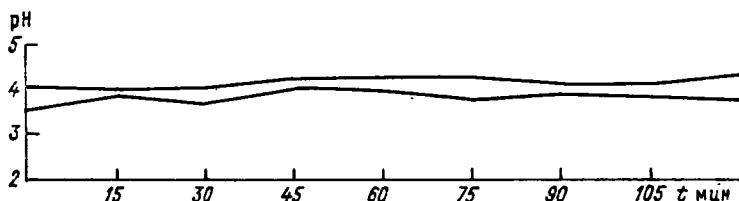


Рис. 3. Изменение pH в системе, из которой предварительно удалены нейтрализующие агенты.

вался раствором H_2SO_4 с $pH=3$. Соотношение твердой и жидкой фаз было таким же, как и в предыдущем опыте. Первая порция раствора сливалась. Длительность опыта — 3 сут. В течение первых суток pH раствора измерялся в течение 6 ч с начала опыта через каждые 60 мин, а во второй и третий день — в течение 3 ч.

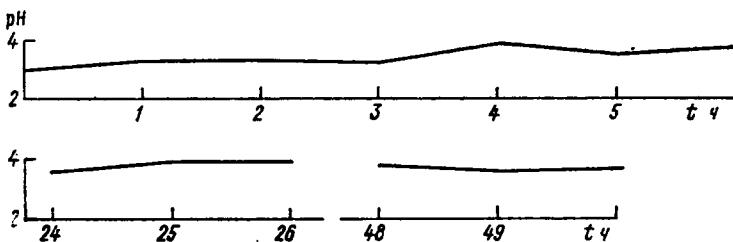


Рис. 4. Изменение уровня pH в течение 3 дней в системе с удаленными нейтрализующими агентами.

Результаты опыта представлены на рис. 4. Очевидно, что pH раствора, контактирующего с мхом, в течение трех суток практически не менялся. Таким образом, промывание мха порцией раствора в начале опыта обеспечивает достаточную стабильность pH в течение довольно длительного времени — 3 сут.

Следует отметить, что замена раствора, контактирующего со мхом, реже одного раза в трое суток, в экспериментах по культивированию коловраток в образцах мха нецелесообразна в связи с угрозой вспышки численности *Protozoa*, что может исказить результаты опыта.

Об эффекте воздействия рН предлагаются судить путем сравнения результатов начального и конечного учетов численности коловраток.

Нами изучался также вопрос о влиянии соотношения твердой и жидкой фаз на процесс установления рН раствора, контактирующего со мхом. Эксперимент был поставлен следующим образом. Навеска мха (400 мг воздушно-сухой массы) заливалась 50 мл раствора H_2SO_4 с $pH=3,5$. Через 15 мин измерялся рН раствора, а затем раствор сливался. Так повторялось несколько раз. Такой же опыт был проведен с использованием 100 мл раствора. Таким образом, в первом случае было использовано всего 400 мл раствора, а во втором — 800 мл. Результаты измерений рН раствора, контактирующего со мхом, приведены на рис. 5.

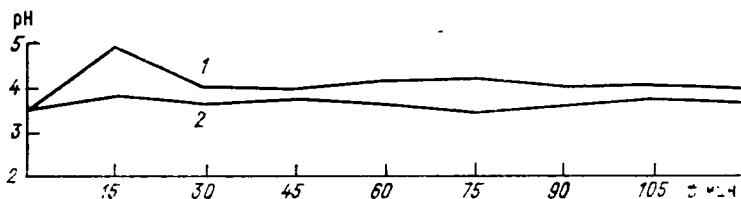


Рис. 5. Изменение рН в системах с разным соотношением жидкого и твердых фаз при проточном режиме.

1 — система промывалась объемом 400 мл; 2 — система промывалась объемом 800 мл;

Видно, что больший объем экстрагента быстрее сберегает буферную емкость субстрата.

В природных условиях в СССР на ареале *P. schreberi* «типичный» дождь зачастую приносит осадков более, чем 50 мл на 400 мг сухой массы мха (25 см^2 мохового покрова). Последнее значение соответствует всего 20 мм осадков. Таким образом, использование в экспериментах соотношения 50 мл раствора и 400 мг сухой массы мха, которое, как было показано выше, приводит к подавлению буферной способности мха на значительное время, достаточно обосновано. В природе этот процесс идет с такой же скоростью или быстрее, что важно с точки зрения адекватности физического моделирования.

Результаты описанных выше трех экспериментов позволяют предложить следующую рациональную методику для физического моделирования воздействия кислотных осадков на обитающих во мху коловраток:

- первой стандартной порцией раствора 50 мл H_2SO_4 с заданным рН проводится промывание образца мха и одновременно экстракция части коловраток;
- проводится учет численности коловраток в экстракте, особи возвращаются в образец мха;
- в течение времени эксперимента образец мха контактирует со стандартными порциями раствора H_2SO_4 с заданным рН, причем раствор заменяется на новый один раз в 3 сут;

— по окончании опыта образец мха экстрагируется тем же количеством раствора с целью учета численности коловраток в экстракте.

В качестве примера опишем эксперимент с коловратками, проведенный по данной методике. На основании результатов описанных выше тестов нами были выбраны условия содержания животных. Была собрана установка, состоящая из цилиндрического сосуда-поддона и съемной воронки (рис. 6). Мх промывался раствором серной кислоты нужного значения pH для удаления пыли с поверхности растений. В экстракте подсчитывались коловратки. На дно воронки помещалась фильтровальная бумага (чтобы животные не расползлись из субстрата), на нее — проба мха. Узким концом воронки опускалась в сосуд — поддон. Экстракт с подсчитанными коловратками снова выливался на мх. В поддоне находился раствор кислоты, и узкий конец воронки опускался в этот раствор. С кислотой контактировала небольшая часть пробы, однако весь субстрат был влажный благодаря высокой смачиваемости мха и его способности хорошо проводить воду (мховой покров — своего рода губка, концентрирующая влагу). Таким образом, субстрат был равномерно влажен, но не залит водой, что создавало условия жизнедеятельности коловраток, близкие к природным.

При необходимости сменить жидкую фазу системы воронка вынималась из поддона, сливалась старая порция раствора и наливалась новая, после чего воронка вновь помещалась в поддон.

При использовании предлагаемой нами установки появляется возможность, во-первых, изучать реакцию *Rotifera* на закисление, не отрывая их от подстилочной экосистемы; во-вторых, держать субстрат постоянно влажным, в то же время не заливая его полностью (что близко к природным условиям); в-третьих, легко и быстро менять жидкую фазу системы, не рискуя растерять животных.

Использовался раствор серной кислоты с pH, равным 3, 4 и 6. Эксперимент при достаточно постоянных pH ($\pm 0,1$ — $0,2$) длился 14 сут. Перед опытом и по его окончании подсчитывалось число

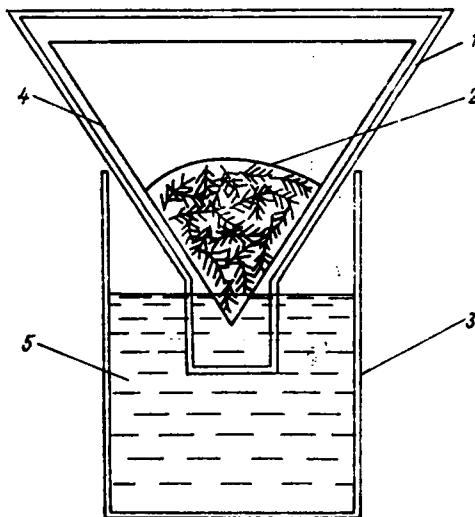


Рис. 6. Установка для опыта по выживаемости коловраток в условиях закисления.

1 — воронка, 2 — проба мха, 3 — сосуд-поддон,
4 — фильтр, 5 — раствор кислоты.

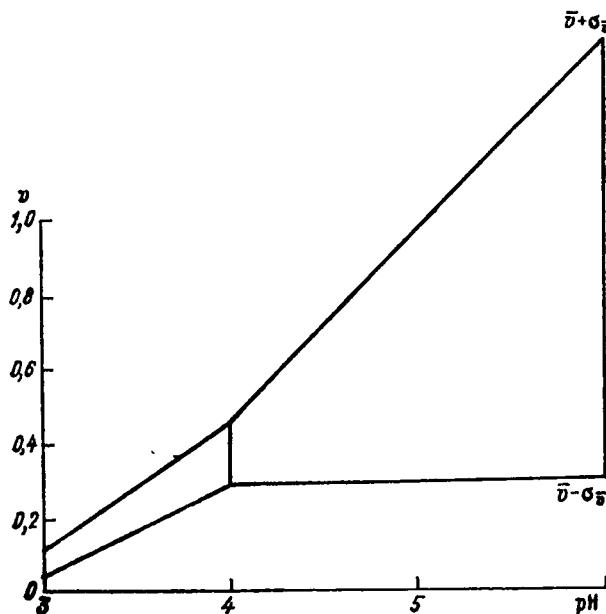


Рис. 7. Зависимость выживаемости особей от кислотности среды.

Различия по Стьюденту $t = (\bar{v} - \hat{v}) / \sqrt{\sigma_{\bar{v}}^2 + \sigma_{\hat{v}}^2}$ между выживаемостью при различных pH среды: при сравнении pH=4 с pH=6 $t=0,89$ — отличие недостоверно; при сравнении pH=3 с pH=4 $t=3,5$ — отличие достоверно.

Таблица 1

Результаты учета численности коловраток в ходе эксперимента (в числителе — начальная численность (IN), в знаменателе — конечная (FIN))
после двухнедельной экспозиции

pH	Номер эксперимента			
	1	2	3	4
3	14 1	12 2	6 0	14 1
4	7 2	3 2	13 3	11 6
6	8 6	8 1	10 2	2 8

Приложение. В предположении, что результаты учета подчиняются закону Пуассона, формула $\hat{V} = \text{FIN}/(\text{IN}+1)$ дает практически несмешанную оценку выживаемости особей за время экспозиции.

коловраток в экстрактах из навесок мха и по результатам этих учетов определялась их выживаемость. Повторность при каждом значении pH была 4.

Результаты учета численности представлены в табл. 1. В табл. 2 приведена оценка выживаемости коловраток за время экспозиции при различных условиях закисления. При pH=3 вы-

Таблица 2

Оценка выживаемости V особей за время экспозиции при различных условиях закисления

pH	Оценка выживаемости V				Оценка средней \bar{V}	Оценка ошибки \bar{V} ($\sigma_{\bar{V}}$)
3	0,067	0,154	0,000	0,067	0,072	0,032
4	0,250	0,500	0,214	0,500	0,366	0,078
6	0,667	0,111	0,182	2,667	0,907	0,600

жило 9 % особей, при pH=4 — 38 %, при pH=6 — 61 %. Разброс данных в параллельных опытах достаточно высок. Однако полученные данные говорят о достоверном эффекте на изучаемый вид при переходе pH от значения 4 к значению 3. Результаты этого опыта представлены на рис. 7.

В заключение отметим, что переход pH осадков от 4 к 3, по-видимому, следует считать критической нагрузкой кислотных выпадений на моховую подстилку лесных экосистем, поскольку при этом не только исчерпывается буферная емкость мха, но и обнаруживается значимый негативный эффект на обитающую в нем микрофауну.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гарифова Л. В., Дундин Ю. К., Коптяева Т. Ф., Филин В. Р. Водоросли, лишайники и мохообразные СССР.—М.: Мысль, 1978.—365 с.
- Кислотные дожди//Ю. А. Израэль, И. М. Назаров, А. Я. Прессман и др.—Л.: Гидрометеоиздат, 1983.—206 с.
- Кухта А. Е. Методические вопросы использования коловраток как объектов мониторинга экосистем суши.—В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л., Гидрометеоиздат, 1989, т. 12.
- Кухта А. Е. О возможности биологической оценки влияния атмосферных выпадений загрязняющих веществ на состояние подстилки в лесных экосистемах.—В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1988, т. 11, с. 105—115.
- Вгио Berginš, Birger Pejler. Rotifer occurrence in relation to pH.—Hydrobiologia, 1987, vol. 147, p. 107—116.

**THE METHODOLOGICAL ASPECTS OF MODELLING
THE ACID RAINS EFFECTS ON EPIGEIC MICROFAUNA
OF FOREST ECOSYSTEMS
UNDER THE LABORATORY CONDITIONS**

A. E. Kuhta

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

The paper proposes experimental methods for determination the survival rate of selected Rotifera under acidification; presented are the results of the experiments. In particular, founded is the reliable difference in survival under decrease in pH from 3 to 3, that agrees well with the literature data on the adverse effects of acidified precipitation.

ИСПАРЕНИЕ С СУШИ ЗА ВЕГЕТАЦИОННЫЙ ПЕРИОД В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

A. A. Минин, П. А. Колосов

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

Введение. Испарение с суши (E) — один из основных параметров гидрологического цикла. Основная сложность при его рассмотрении связана с оценкой достоверности измерений или расчетов величины испарения за различные периоды времени [1—5]. Так, результаты прямого измерения испарения с использованием почвенных испарителей и лизиметров в районах достаточного и избыточного увлажнения могут быть искажены вследствие изоляции монолита в испарителе от внешних слоев почвы, что приводит к нарушениям теплообмена. С другой стороны, большинство расчетных методов основано на учете статистической связи между различными гидрометеорологическими параметрами и поэтому они не всегда универсальны [4].

Важным моментом является также отсутствие длительных однородных рядов наблюдений или расчетов испарения. В настоящей работе ставится задача построения карт E на европейской части СССР (ЕЧС) за отдельные месяцы вегетационного периода на основе использования данных многолетних наблюдений на теплобалансовой сети СССР, насчитывающей на ЕЧС более 40 станций (рис. 1, табл. 1) с периодом наблюдений 1965—1988 гг.

Материал и методика. Теплобалансовые и градиентные наблюдения на теплобалансовой сети ГГО им. А. И. Войкова проводятся в соответствии с Руководством [8]. Затраты тепла на испарение (LE) рассчитываются как остаточный член уравнения теплового баланса при известных значениях радиационного баланса (R), потока тепла в почву (B) и турбулентного потока тепла (P) по формуле

$$LE = R - B - P. \quad (1)$$

При положительном потоке водяного пара на испарение расходуется тепло, и по его затратам можно судить о количестве испарившейся влаги. Удельная скрытая теплота испарения (L) для воды при температуре 0 °C составляет 597 кал/г [9]. Следовательно, по месячным величинам LE , используя соответствующие переводные коэффициенты для разных систем измерений, рассчитывается величина испарения.

Постанционные материалы теплобалансовых и градиентных наблюдений были взяты нами из архивов ГГО им. А. И. Войкова, в ведении которой находится эта сеть. На рис. 1 приведена

Таблица 1

Некоторые параметры многолетних рядов испарения с суши

Станция	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
Апатиты	\bar{x} (n) $C_v \sigma$	81 (23) 19 15,3	88 (22) 13 11,6	60 (24) 18 10,6	22 (23) 34 7,5
Коткино	—	56 (21) 34 19,1	68 (24) 21 14,1	44 (24) 27 11,8	19 (24) 36 6,9
Архангельск	83 (17) 33 26,9	95 (23) 26 25,1	97 (23) 18 17,8	62 (23) 22 13,9	22 (23) 48 10,7
Усть-Вымь	81 (7) 26 21,4	105 (23) 21 22,0	108 (24) 17 18,0	69 (24) 15 10,3	29 (24) 35 10,3
Петрозаводск	86 (6) 20 16,9	105 (24) 15 16,1	103 (23) 15 15,6	65 (23) 18 12,0	27 (23) 32 8,6
Каргополь	70 (10) 39 27,5	99 (24) 20 20,0	96 (24) 21 19,7	67 (24) 26 17,3	24 (24) 34 8,2
Воейково	71 (18) 24 17,3	89 (22) 16 14,3	92 (20) 15 14,2	65 (21) 15 9,9	25 (21) 29 7,3
Белогорка	94 (17) 21 19,6	105 (19) 18 18,7	107 (18) 16 16,9	67 (19) 34 22,8	34 (18) 39 13,4
Вологда	100 (8) 15 15,1	118 (21) 22 26,4	111 (22) 21 22,8	70 (22) 24 16,9	31 (22) 34 10,2
Тийрикоя	72 (24) 19 13,3	94 (24) 16 15,3	87 (24) 22 19,1	62 (24) 18 11,4	28 (24) 31 8,4
Николаевская	87 (20) 21 18,5	102 (22) 18 18,0	94 (21) 20 18,4	70 (21) 26 18,1	28 (21) 27 7,7
Кострома	100 (23) 18 18,3	120 (24) 15 18,3	108 (24) 19 20,4	72 (24) 21 15,4	32 (24) 28 9,0
Нолинск	92 (21) 18 16,7	112 (23) 17 19,1	105 (23) 22 23,5	74 (23) 25 18,6	31 (23) 35 10,8
Прибалтийская	79 (24) 19 15,0	94 (24) 20 19,1	93 (24) 20 18,6	69 (24) 20 13,6	30 (24) 27 8,0
Торжок	99 (21) 22 21,2	113 (22) 19 21,5	108 (22) 18 18,8	82 (22) 16 13,2	37 (22) 23 8,6
Торопец	96 (22) 24 23,0	114 (23) 15 16,5	101 (23) 13 13,5	80 (23) 20 16,0	36 (23) 27 9,9
Подмосковная	93 (21) 27 24,7	106 (21) 15 16,3	100 (21) 15 15,0	74 (19) 14 10,4	36 (22) 16 5,8
Кушнаренково	79 (23) 22 17,5	93 (24) 24 22,0	96 (24) 17 16,4	66 (24) 26 16,9	28 (23) 47 13,2
Смоленск	84 (22) 33 27,9	107 (21) 30 32,3	100 (21) 32 31,9	80 (21) 25 19,6	37 (21) 44 16,2
Павлодец	82 (23) 18 15,8	96 (24) 25 24,1	99 (24) 22 21,5	71 (24) 28 19,7	32 (24) 41 13,1
Куйбышев	97 (20) 23 22,6	99 (20) 22 22,0	102 (20) 25 25,2	67 (21) 29 19,2	31 (21) 45 13,7

Станция	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
Чебеньки	89 (16) 27 23,9	99 (19) 16 15,3	100 (17) 19 18,8	70 (18) 13 8,8	35 (19) 25 8,9
Полесская	115 (21) 13 15,1	113 (22) 15 16,6	114 (22) 15 17,5	93 (22) 19 18,0	47 (21) 22 10,3
Придеснянская	55 (17) 30 16,7	62 (16) 35 21,4	59 (16) 40 23,4	52 (16) 22 11,4	22 (16) 44 9,5
Нижнедевицк	99 (22) 21 21,2	102 (21) 19 19,8	100 (22) 17 16,5	69 (22) 27 18,0	39 (21) 44 16,8
Ершов	105 (17) 27 28,7	88 (19) 35 30,4	77 (17) 34 25,8	57 (17) 39 22,2	32 (17) 38 12,0
Уральск	75 (21) 29 22,0	67 (21) 30 20,3	62 (22) 35 22,0	41 (22) 47 19,5	25 (22) 37 9,2
Каменная Степь	95 (24) 22 21,2	95 (24) 23 27,3	96 (24) 20 19,0	69 (24) 37 25,4	38 (24) 31 11,7
Борисполь	84 (23) 25 21,0	96 (24) 21 20,0	101 (24) 20 19,6	71 (24) 27 19,4	31 (23) 46 14,3
Полтава	71 (21) 29 20,2	73 (24) 34 24,9	78 (24) 24 19,1	57 (24) 46 26,4	40 (23) 34 13,8
Теректы	53 (15) 52 27,7	55 (16) 41 22,8	56 (14) 54 30,2	33 (17) 58 19,2	24 (17) 49 11,9
Межгорье	66 (19) 34 22,2	71 (20) 36 25,3	75 (21) 35 26,0	63 (21) 36 22,6	38 (20) 45 16,9
Берегово	97 (21) 29 28,5	98 (22) 25 24,8	100 (22) 29 28,8	88 (23) 27 23,4	50 (23) 40 20,3
Велико-Анадоль	58 (19) 27 15,6	67 (19) 23 15,3	66 (20) 40 26,2	46 (20) 32 14,7	28 (20) 31 8,4
Аскания Нова	96 (24) 20 18,9	93 (24) 33 30,2	75 (24) 41 31,0	54 (24) 38 20,3	33 (21) 46 15,3
Гигант	101 (23) 22 22,1	104 (23) 24 25,1	96 (24) 24 23,5	72 (23) 25 18,1	38 (23) 39 14,9
Астрахань	68 (21) 39 26,2	77 (19) 31 24,0	78 (19) 23 18,2	65 (20) 33 21,2	41 (16) 33 13,4
Никитский сад	76 (22) 23 17,7	82 (23) 29 24,0	79 (23) 36 28,7	53 (23) 44 23,4	35 (22) 65 22,8
Телави	106 (23) 27 28,8	132 (24) 23 29,9	121 (23) 20 23,9	93 (23) 21 19,9	61 (22) 36 21,9
о. Артема	57 (24) 51 28,9	65 (24) 51 33,0	75 (23) 42 31,0	50 (24) 46 22,8	36 (23) 48 17,3
Нахичевань	66 (20) 42 27,6	80 (20) 38 30,1	75 (19) 45 23,6	55 (19) 42 23,1	34 (21) 47 16,1

П р и м е ч а н и е. \bar{x} — среднемноголетняя величина испарения (мм), n — количество членов в ряду, C_v — коэффициент вариации (%), σ — среднее квадратическое отклонение.

карта размещения 41 станции на ЕТС. Расположены они равномерно, представляя все основные природные зоны региона; наблюдения на станциях проводились в течение одного и того же периода по единой методике. Условия конкретного местоположения

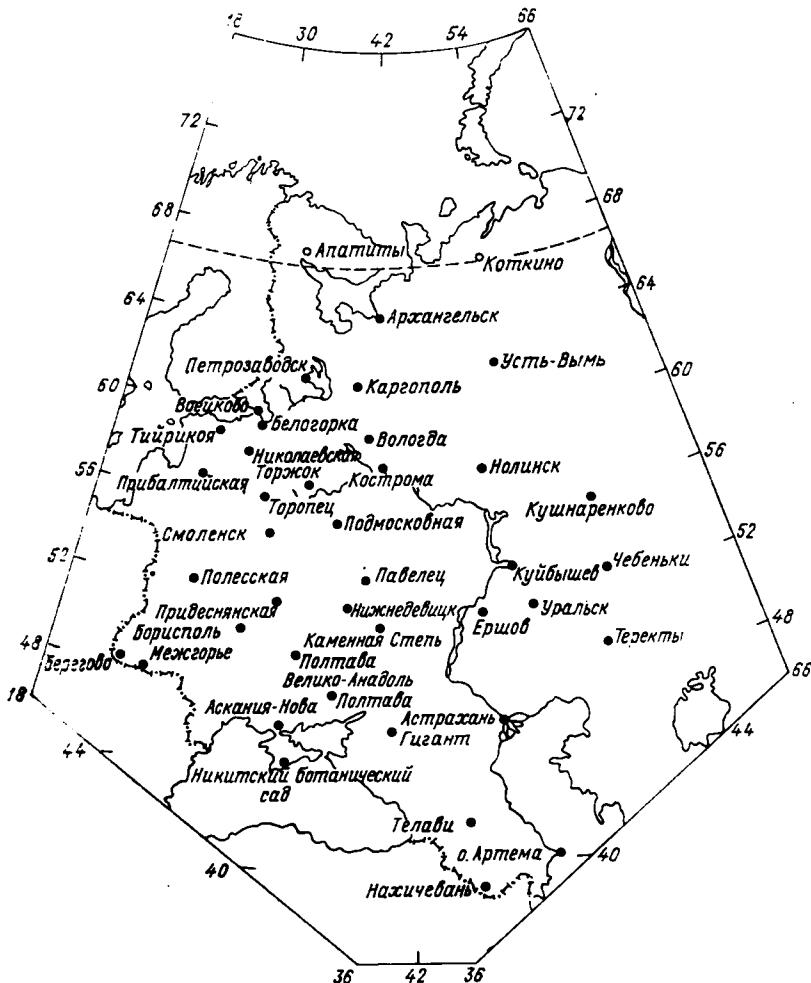


Рис. 1. Расположение станций теплобалансовых и градиентных наблюдений в европейской части СССР.

станций и размещения приборов также оговорены в Руководстве, что обеспечивает сопоставимость получаемых результатов.

В табл. 1 приведены некоторые статистические параметры распределений величин испарения за отдельные месяцы теплого сезона: среднее многолетнее (\bar{x}), количество членов в ряду (n), коэффициент вариации (C_v) в процентах и среднее квадратичное

отклонение (σ), величина которого рассчитывалась по следующей формуле

$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum x^2 - \frac{(\sum x)^2}{n}}{n-1}}, \quad (2)$$

где x — значение признака (величины испарения) в ряду.

Результаты и обсуждение. Динамика внутригодового хода испарения и параметров его временной изменчивости наиболее подробно рассмотрены в работе [4]. Однако там данные 28 пунктов распространяются на всю территорию СССР, причем длительность рядов составляет в среднем 10 лет и менее. Наши материалы дают возможность более детально рассматривать изменчивость испарения на ЕЧС.

Наибольший интерес представляет пространственно-временное распределение C_v . Чтобы сопоставить наши результаты с данными Л. И. Зубенок [4], мы сгруппировали станции по их принадлежности к определенным природным зонам и рассчитали по табл. 1 средние для зон значения C_v за каждый месяц. Для зоны тундры и лесотундры использовались материалы 3 станций, лесной — 17, лесостепной — 4, степной — 10 (табл. 2). Характерны

Таблица 2

Значения коэффициентов вариации (%) многолетних рядов испарения для различных природных зон ЕЧС

Природная зона	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
Тундра и лесотундра	33	26	17	22	39
Лесная зона	23	19	19	21	31
Лесостепь	23	24	25	27	44
Степь	28	29	32	37	37

различия во внутрисезонной динамике величин C_v для разных зон: в лесной и тундровой зонах значения C_v поникаются от начала сезона (23—33 %) к середине (17—19 %) и затем повышаются к концу сезона (31—39 %). Изменчивость испарения снижается в месяцы его наибольших абсолютных значений, кроме того, в середине сезона лес в максимальной степени проявляет свои водорегулирующие свойства [6, 7].

Напротив, в лесостепи и степи величины C_v постепенно повышаются от начала к концу сезона (от 23—28 до 37—44 %), что в целом также соответствует снижению вегетационной активности травяных сообществ в течение сезона (от мая—июня к сентябрю). Средние за сезон величины C_v для зон соответственно составили 27, 23, 29 и 33 %. Таким образом, наибольшая изменчивость испарения характерна для лесостепной и степной зон, наименьшая —

для лесной, что еще раз подтверждает мнения о лесах как сильных регуляторах водообмена [5—7].

Наши результаты в целом совпадают с данными Л. И. Зубенок. Наблюдаются некоторые различия в характере сезонного

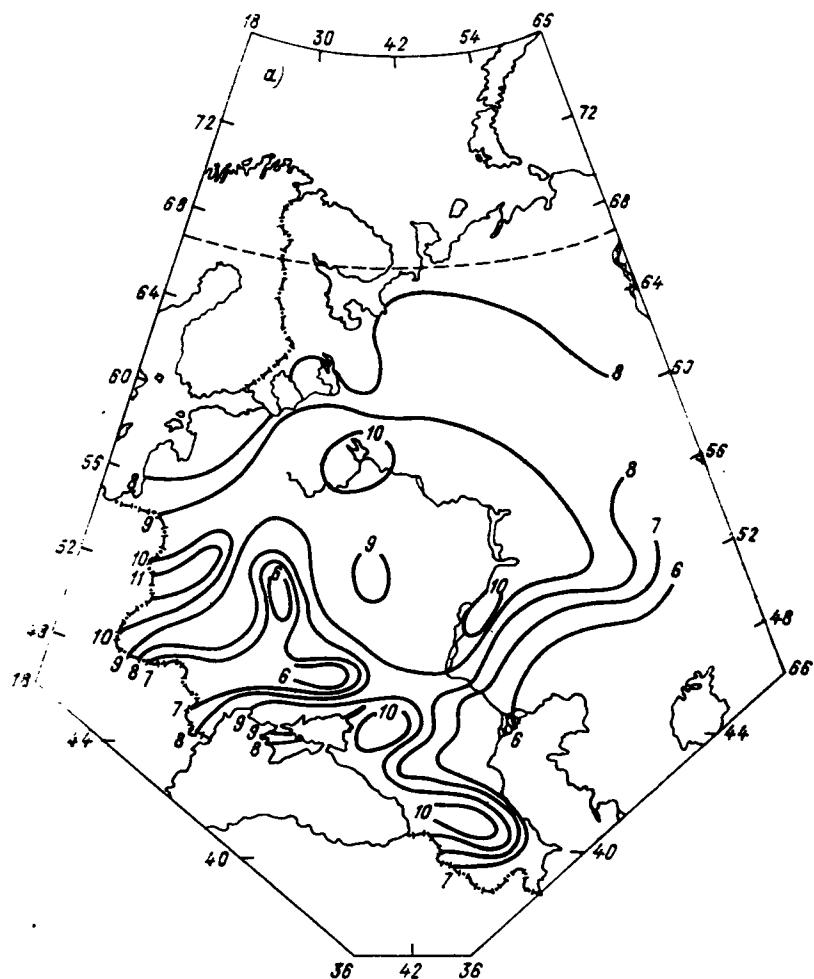
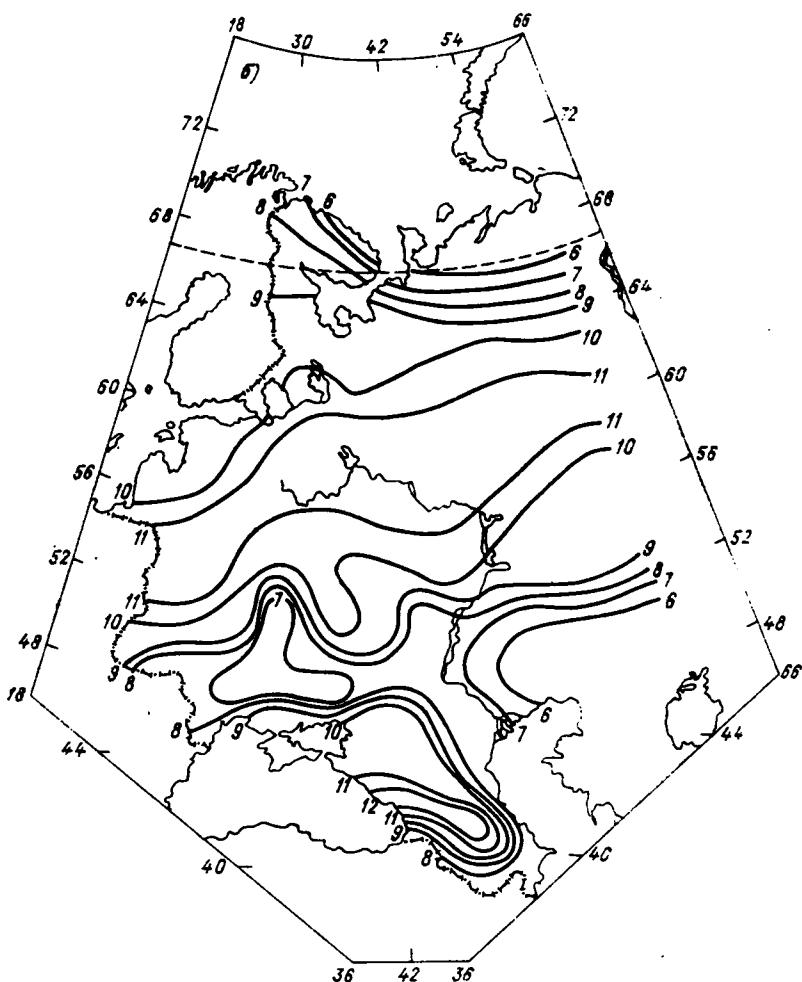


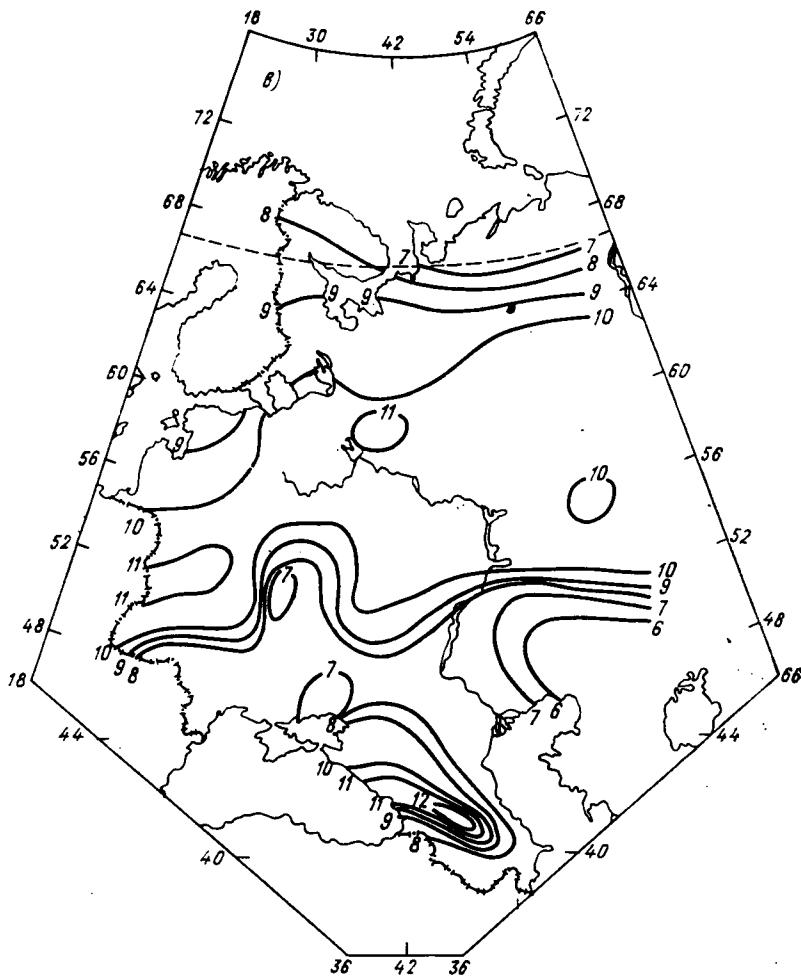
Рис. 2. Испарение с суши (см) в мае (а), июне (б), июле (в), августе (г), сентябре (д).

хода C_v в лесостепи (по нашим материалам — постепенное увеличение значений C_v в течение сезона, по [4] — приблизительно одинаковые значения в июле—сентябре) и по абсолютным значениям C_v в степи в конце сезона (по [4], они составляют в июле—сентябре 40—58 %, по нашим данным, — 32—37 %).

На рис. 2 представлены карты месячных сумм испарения на ЕЧС. В мае максимальные значения E (9–10 см) приурочены к срединным и южным областям региона. Конфигурация поля в целом совпадает с картой испарения за май из работы Л. И. Зу-

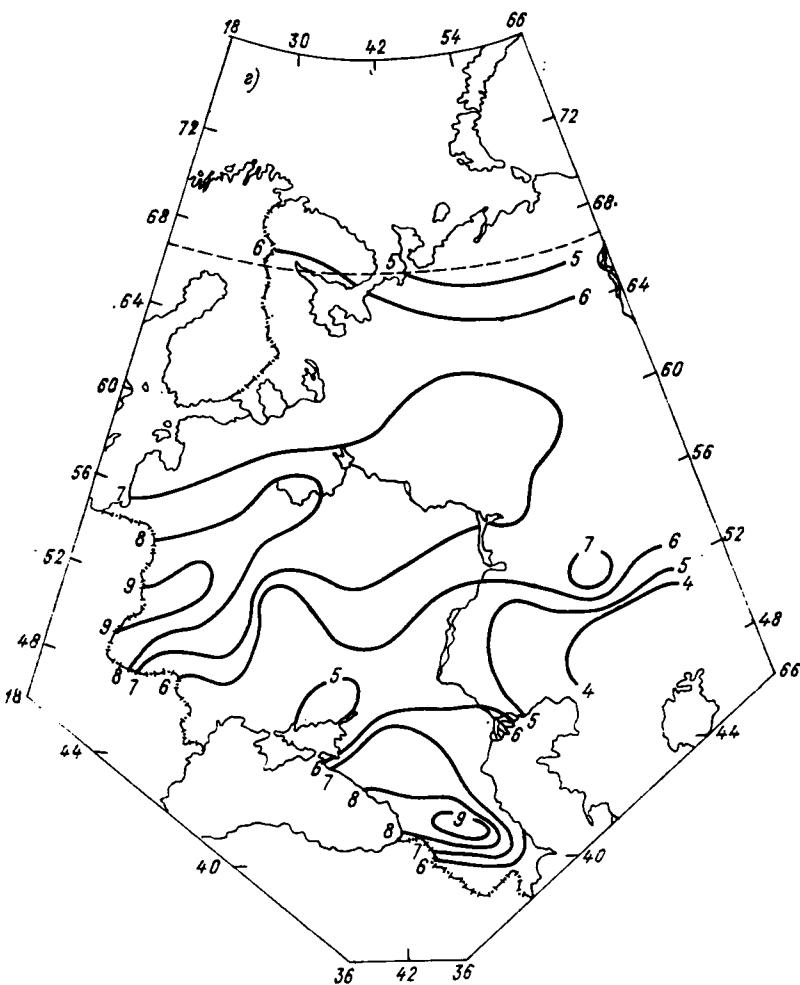


рения между лесной и степной зонами, а также между лесом и тундрой. Июль — месяц наиболее активного состояния деятельного покрова поверхности суши в умеренных широтах. Четко проявляются различия в абсолютных величинах испарения между



не выделяется область, ограниченная изолинией 5 см на западе ЕЧС.

В целом полученные нами данные пространственно-временной динамике испарения на ЕЧС совпадают с данными Л. И. Зубе-

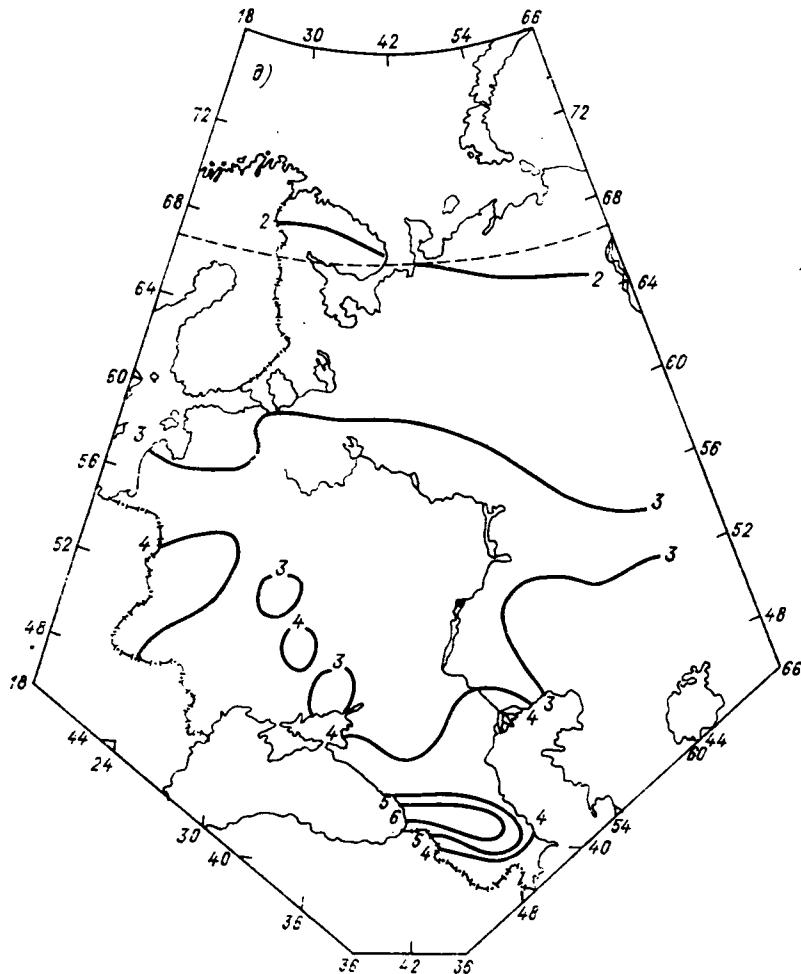


нок, что подтверждает правомерность использования материалов теплобалансовых наблюдений для расчета испарения и интерполяции постстанционных данных на рассматриваемый регион. Повышается достоверность некоторых более мелких особенностей в распределении испарения на представленных картах.

Представляет определенный интерес выявление различий испарения между лесом и степью по абсолютным значениям

в июле на основании анализа независимых постстанционных данных. Это свидетельствует о различной роли ландшафтов подстилающей поверхности в обменных процессах.

Авторы выражают признательность сотрудникам ЛАМ Удодовой А. Ф. и Романенко Г. И. за помощь в работе.



СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Багров Н. А. О расчете испарения с поверхности суши.—Метеорология и гидрология, 1954, № 2, с. 12—18.
 - Братсерт У. Х. Испарение в атмосфере (пер. с англ.)—Л.: Гидрометеоиздат, 1985.—351 с.
 - Будыко М. И. Об определении испарения с поверхности суши.—Метеорология и гидрология, 1955, № 1, с. 52—58.

4. Зубенок Л. И. Испарение на континентах.—Л.: Гидрометеоиздат, 1976.—264 с.
5. Константинов А. Р. Испарение в природе.—Л.: Гидрометеоиздат, 1963.—561 с.
6. Минин А. А. Динамика водорегулирующих свойств поверхности суши в течение вегетационного периода.—Материалы метеорологических исследований, № 14.—Междунед. геофизич. комитет, 1988, с. 47—54.
7. Минин А. А. Регулирование экосистемы суши водообмена с атмосферой.—Проблемы экологического мониторинга и моделирование экосистем, т. 11. Л.: Гидрометеоиздат, 1988, с. 116—128.
8. Руководство по градиентным наблюдениям и определению составляющих теплового баланса.—Л.: Гидрометеоиздат, 1964.—130 с.
9. Хромов С. П., Мамонтова Л. И. Метеорологический словарь.—Л.: Гидрометеоиздат, 1974.—568 с.

EVAPORATION FROM LAND IN A GROWING SEASON OVER THE USSR EUROPEAN TERRITORY

A. A. Minin, P. A. Kolosov

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

The calculated results of total evaporation from land according to the data of heat balance and gradient observations are presented and discussed in the paper. The materials from 41 stations of the Main Geophysical Observatory over the USSR European territory (ETU) for the period of observations of 1965-88 are used. Given are the major statistical parameters of many years data sets of monthly evaporation sums (May—September) for each of the stations; the generalized values of variation coefficients for different ETU natural zones are compared with the similar ones given by L. I. Zubenok. The plotted and presented in the paper maps of monthly fields of evaporation from land are compared and analyzed also with the results obtained by Zubenok.

РАДИОЭКОЛОГИЧЕСКИЙ МОНИТОРИНГ ПРИРОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ В ЗОНЕ БЕЛОЯРСКОЙ АТОМНОЙ ЭЛЕКТРОСТАНЦИИ НА УРАЛЕ

М. Г. Нифонтова, Н. В. Куликов

Институт экологии растений и животных Уральского отделения АН СССР

Строительство предприятий полного ядерного топливного цикла определяет необходимость оптимизации проведения экологического мониторинга, более глубокого изучения воздействия АЭС на природные комплексы. Следует учитывать, что при эксплуатации атомных электростанций выведение контролируемых количеств излучателей происходит на фоне колебаний природных факторов и поступления в экосистемы глобальных (химических и радиоактивных) загрязняющих веществ. В силу этого исследования в зонах действия АЭС должны быть направлены как на более глубокое изучение структурно-функциональной организации экологических систем, так и на решение практических задач по рациональному использованию природной среды.

Обследование наземных экосистем территории, подвергающейся воздействию Белоярской атомной электростанции, осуществляется с 1978 г. [6—9]. В представленной работе обобщены данные об экологической структуре и природных особенностях региона; анализируются материалы по изучению закономерностей миграции, накопления и распределения ^{90}Sr и ^{137}Cs в почвенно-растительном покрове территории санитарно-защитной зоны и пос. Заречный; приводятся данные о содержании радионуклидов в торфяной залежи, луговых и лесных фитоценозах болотно-речной экосистемы, в которую производится сброс слаборадиоактивных дебалансных вод АЭС и промбытовых стоков поселка. В качестве контрольных выбраны аналогичные по составу растительности участки территории, расположенные в 60 км к юго-западу от атомной станции, т. е. за пределами возможного ее влияния.

По схеме физико-географического районирования Среднего Урала территория, прилегающая к Белоярской атомной электростанции, относится к тагило-исетскому южнотаежному плоскоувалистому микрорайону таежной области Уральской равнинно-горной страны и представляет волнистую равнину [16]. Равнина сложена вулканогенными метаморфизированными толщами, пронизанными интрузиями основных пород и гранитов, которые нередко выступают на поверхность. Преобладают дерново-подзолистые, отчасти серые и темно-серые лесные почвы, иногда осололедовые. В понижениях встречаются подзолистоболотные почвы, в речных долинах — лугово-болотные. По механическому составу почвы большей частью тяжело-суглинистые и глинистые [40].

Климат района резко континентальный с продолжительной сухой зимой и сравнительно коротким теплым летом [2]. Средние температуры января —17...—18°C, июля 16...17°C. Весной обычен возврат холдов, ночные заморозки продолжаются до конца весны. Годовая сумма осадков около 450 мм; значительная их часть приходится на зимний период. Наибольшая высота снежного покрова на защищенных участках не превышает 60 см. Зимой преобладающее направление ветра западное и юго-западное направления, а летом — западное и северо-западное.

Территория окрестностей Белоярской атомной электростанции представляет собой слабо холмистую равнину, покрытую сравнительно молодыми березово-сосновыми лесами с примесью осины. Нередки участки соснового и березового подроста — следы недавних интенсивных рубок. Кустарничковый ярус умеренного развития представлен шиловником, ракитником, рябиной, встречаются черемуха, ива, липа. Травяно-кустарничковый ярус имеет покрытие 60—70%; основными его компонентами являются представители лесного и лугово-лесного разнотравья, а также злаки. Мохово-лишайниковый покров развит слабо.

В санитарно-защитной зоне АЭС леса относятся к ассоциации березово-сосновых злаково-разнотравных и березово-сосновых осоково-злаково-разнотравных. На территории вокруг пос. Заречный леса той же формации, но отличаются более густым травяно-кустарничковым ярусом и значительным участием папортиника-орляка. На местах вырубленных лесов возникли в результате регулярного сенокошения злаково-разнотравные луга.

Болотно-речная экосистема включает низинное торфяное Ольховское болото, р. Ольховку, вытекающую из него и впадающую в р. Пышму, участки березово-сосновых лесов, а также увлажненных и переувлажненных лугов. В травяно-кустарничковом ярусе наблюдаются хвощ лесной и другие влаголюбивые растения. Берега р. Ольховки сильно заболочены и труднопроходимы. Основное русло реки распадается на ряд рукавов и образует мелкие водоемы, заросшие осокой, рогозом, чередой и другими гигро- и мезогигрофитами. Леса, непосредственно окружающие болото, подтоплены и погибают.

Общая площадь Ольховского болота, протяженностью около 3 км, составляет 47 га. По составу растительности болото неоднородно с преобладанием осоково-рогозовых и осоково-березовых фитоценозов. Средняя глубина торфяной залежи 1,7 м. Залежь сложена преимущественно осоковым видом торфа, под березняками верхний слой торфа древесно-осоковый. Моховой покров редкий. Осоковый и осоково-рогозовый фитоценозы, примыкающие к сбросному каналу и истокам р. Ольховки, являются вторичными растительными группировками, сформировавшимися вследствие затопления участков сбросными водами АЭС и промбытовыми стоками пос. Заречный. До затопления здесь, судя по ботаническому составу, произрастал осоковый или вахтово-осоковый фитоценоз.

Инвентаризация флоры окрестностей атомной электростанции позволила выделить в пределах санитарно-защитной зоны 213 видов растений, слагающих травяно-кустарничковый ярус и относящихся к 43 семействам [3]. Флора территории пос. Заречный по видовому разнообразию (99 видов растений) и спектру представленных семейств (26) значительно беднее. В болотно-речной экосистеме выявлено 107 видов растений, относящихся к 33 семействам. Преобладающее значение в образовании растительных формаций в окрестностях АЭС принадлежит видам семейств Asteraceae, Rosaceae, Fabaceae, Rosaceae. Кроме того, обнаружено 25 видов листостебельных мхов и 26 видов напочвенных, эпифитных и эпилитных лишайников.

Географический анализ растительности выявил преобладание boreального элемента (60—70 %). Доминируют растения, относящиеся к луговому, лугово-лесному и лесному эколого-ценотическим элементам (60—70 % видов). Это в основном мезофиты (60—90 %). На территории болотно-речной экосистемы значительно повышена доля болотных растений. В связи с сильным антропогенным воздействием наблюдается тенденция к синантропизации растительности, особенно в пределах пос. Заречный. Флора окрестностей АЭС включает растения, имеющие определенную практическую ценность: кормовые (27 видов), витаминные и лекарственные (45), пищевые и декоративные (13), медоносные (33), красители и технические (11 видов).

Таким образом, проведена первичная оценка флоры и растительности наземных экосистем в районе Белоярской атомной электростанции. Периодическое повторение подобных исследований позволит более рационально использовать природные ресурсы района, а также прогнозировать возможные экологические последствия влияния АЭС на окружающую среду.

Для радиоэкологических исследований на основании результатов ботанико-географического описания выделены 35 видов растений разной таксономической принадлежности и 14 типов наиболее характерных растительных сообществ. Изучали концентрацию ^{90}Sr и ^{137}Cs в растениях и субстратах (верхний слой почвы, валеж, кора деревьев), а также запас и распределение радионуклидов по компонентам почвенно-растительного покрова [13, 15]. Данные о содержании радионуклидов в некоторых видах растений и субстратах, идентичных для окрестностей АЭС и контрольных участков, представлены в табл. 1.

Анализ материалов показывает, что в травянистых растениях луговых и лесных ценозов санитарно-защитной зоны и пос. Заречный концентрация ^{90}Sr и ^{137}Cs изменяется в довольно широком диапазоне: от 20 до 600 Бк/кг. На контрольных участках содержание радионуклидов в растениях колеблется практически в тех же пределах. Можно отметить увеличение концентрации ^{90}Sr и ^{137}Cs в некоторых растениях, образующих мощную дернину либо имеющих достаточно развитую корневую систему в верхних слоях почвы, в которых преимущественно удерживается основное коли-

Таблица 1

Концентрация радионуклидов (Бк/кг сухой массы) в растениях и субстратах

Объект исследования	Санитарно-защитная зона и пос. Заречный		Контрольные участки	
	^{90}Sr	^{137}Cs	^{90}Sr	^{137}Cs
<i>Hypogymnia physodes</i> (с березы)	360±30	700±80	770±50	750±60
<i>H. physodes</i> (с сосны)	210±20	370±30	790±80	760±80
<i>Pleurozium schreberi</i>	180±20	520±60	90±10	210±40
<i>Polytrichum commune</i>	140±10	290±40	330±50	940±50
<i>Sphagnum lindbergii</i>	150±30	270±30	450±50	850±80
Орляк обыкновенный (<i>Pteridium aquilinum</i>)	120±20	90±10	40±4	60±5
Вейник тростниковидный (<i>Calamagrostis arundinacea</i>)	90±9	110±10	14±1	20±2
Щучка дернистая (<i>Deschampsia caespitosa</i>)	540±60	530±40	30±3	80±9
Купена лекарственная (<i>Polygonatum officinale</i>)	170±20	110±20	—	—
Медуница мягчайшая (<i>Pulmonaria mollissima</i>)	150±20	110±20	130±20	210±20
Рогоз широколистный (<i>Typha latifolia</i>)	70±10	90±10	60±6	20±2
Клевер луговой (<i>Trifolium pratense</i>)	50±10	60±6	50±5	40±5
Буквица лекарственная (<i>Betonica officinalis</i>)	120±20	90±8	50±6	60±7
Купальница европейская (<i>Trollius europaeus</i>)	330±40	130±10	180±20	120±10
Герань лесная (<i>Geranium sylvaticum</i>)	230±20	40±4	120±10	70±7
Бодяг разнолистный (<i>Cirium heterophyllum</i>)	200±40	60±2	30±4	50±4
Зимолюбка зонтичная (<i>Chimaphila umbellata</i>)	130±10	80±10	130±20	70±8
Костянка (<i>Rubus saxatilis</i>)	140±10	330±40	60±8	70±10
Кора березы	60±7	60±6	80±9	70±8
Кора сосны	50±4	60±7	70±10	120±30
Почва (0—3 см)	170±10	240±30	180±10	110±10

чество радионуклидов, поступающих с атмосферными выпадениями.

Данные о накоплении и распределении радионуклидов в отдельных органах и частях растений в значительной степени неоднозначны [1]. У изученных нами видов (орляк обыкновенный, купена лекарственная, зимолюбка зонтичная, иван-чай узколистный) концентрация ^{90}Sr и ^{137}Cs в надземной биомассе составляет 110—300 Бк/кг, а в подземной — 60—120 Бк/кг. В то же время у таких растений, как медуница мягчайшая и раковая шейка, содержание радионуклидов в надземных и подземных частях примерно одинак-

ково и концентрации радионуклидов колеблются соответственно в пределах 130—180 и 180—220 Бк/кг. Наименьшее содержание радионуклидов характерно для генеративных органов растений, далее в порядке возрастания следуют стебли и листья. Так, если в листьях брусники и черники концентрация ^{90}Sr и ^{137}Cs составляет соответственно 160—240 и 90—100 Бк/кг, то в стеблях растений она уменьшается до 30—60 и 20—50 Бк/кг. У растений иван-чая узколистного концентрация радионуклидов в листьях и стеблях (120—180 Бк/кг) в 2—2,5 раза выше, чем в генеративных органах (60—70 Бк/кг).

Повышенной аккумуляцией радионуклидов отличаются лишайники и мхи (см. табл. 1). Эти растения обладают достаточно большой сорбционной поверхностью и накапливают ^{90}Sr и ^{137}Cs преимущественно из аэральных выпадений в течение довольно продолжительного периода своей жизнедеятельности. У лишайников и мхов, как правило, ^{90}Sr в больших количествах сорбируется в основании растений, а ^{137}Cs распределяется более или менее равномерно с тенденцией к увеличению содержания нуклида в верхних молодых участках [11, 12].

Минимальные концентрации радионуклидов характерны для плодовых тел съедобных агариковых грибов, произрастающих в окрестностях атомной электростанции [11]. Регистрируется несколько большее содержание ^{90}Sr и ^{137}Cs в шляпках по сравнению с ножками плодовых тел. В грибы радионуклиды поступают в основном из почвы через систему тонких ветвящихся гиф мицелия. Известна способность базидиомицетов накапливать радионуклиды в значительных количествах [18, 19]. Относительно слабая загрязненность радиоактивными веществами агариковых грибов, собранных в окрестностях АЭС, связана, по-видимому, с весьма невысоким содержанием ^{90}Sr и ^{137}Cs в почвах. Как видно из табл. 1, концентрации радионуклидов в верхнем слое почвы санитарно-защитной зоны и пос. Заречный не превышают значений, установленных для контрольных участков.

Суммарный запас радионуклидов в травянистых растениях (на площадках размером 1 м²) и верхнем (3-см) слое почвы в луговых и лесных сообществах сохраняется примерно на одинаковом уровне как в окрестностях атомной электростанции, так и в контролльном районе (табл. 2). При этом основное количество ^{90}Sr (64—96 %) и ^{137}Cs (52—99 %) сосредоточено в верхнем корнеобитаемом слое почвы. Наименьший запас радионуклидов характерен для разнотравья (соответственно 14 и 8 %); лесная и луговая подстилка занимают промежуточное положение. Отмечается некоторое увеличение содержания радионуклидов в подстилке лесных растительных сообществ по сравнению с луговыми; последние характеризуются большим содержанием нуклидов в поверхностном слое почвы.

Немаловажный интерес представляет изучение данных о на-
коплении ^{90}Sr и ^{137}Cs в почвенно-растительном покрове территорий,
расположенных по «факелу» воздушных выбросов АЭС. Как ука-
зывалось выше, в районе Белоярской атомной электростанции

Таблица 2

**Запас радионуклидов (Бк) в почвенно-растительном покрове
(травянистые растения на 1 м² и верхний 3-см слой почвы)**

Растительные сообщества	⁹⁰ Sr	¹³⁷ Cs
Санитарно-защитная зона		
Лес сосново-березовый разнотравно-ягодниковый	580	780
Лес сосновый разнотравный	960	1130
Лес сосново-березовый разнотравно-злаковый	540	830
Луг разнотравный увлажненный	570	920
Луг разнотравно-злаковый	630	970
Территория пос. Заречный		
Лес сосновый разнотравно-папоротниковый	470	550
Лес сосново-березовый кустарничково-разнотрав- ный	630	1050
Лес сосново-березовый разнотравно-злаковый	1080	1500
Контрольные участки		
Лес сосновый разнотравно-папоротниковый	490	540
Лес сосново-березовый ягодниковый	550	750
Лес березово-сосновый разнотравно-злаковый	430	850
Луг разнотравно-злаковый	580	740

преобладающее направление ветра летом — северо-западное, а зимой — юго-западное. Исходя из этого экспериментальные участки были выбраны в луговых и лесных сообществах на расстоянии 3,5; 6,5 и 10 км к юго-востоку от АЭС. Независимо от степени удаленности от атомной электростанции значения концентрации радионуклидов в растениях (медуница мягчайшая, костянка, бодяг разнолистный, буквица лекарственная, герань лесная, купальница европейская и др.) не превышают 350—380 Бк/кг и укладываются в пределы, установленные для растений санитарно-защитной зоны, пос. Заречный и контрольного района.

Суммарный запас радионуклидов в почвенно-растительном покрове луговых и лесных сообществ, находящихся на расстоянии 6,5 и 10 км от АЭС, составляет от 430 до 1350 Бк. Эти значения не отличаются от значений, полученных для фитоценозов санитарно-защитной зоны и контрольной территории (см. табл. 2). Однако в 3,5 км к юго-востоку от атомной станции отмечается увеличение общего запаса радионуклидов в почвенно-растительном покрове по ⁹⁰Sr до 1920 Бк, а по ¹³⁷Cs до 2920 Бк. Это связано с тем, что наблюдается повышение концентрации ⁹⁰Sr в лесной подстилке (550 Бк/кг) и ¹³⁷Cs в поверхностном слое почвы (580 Бк/кг).

Несколько иная радиоэкологическая ситуация складывается в болотно-речной экосистеме, в которую производится сброс слаборадиоактивных дебалансных вод АЭС и промбытовых стоков

пос. Заречный. Содержание и миграцию радионуклидов изучали в торфяной залежи Ольховского болота, болотной растительности, а также в луговых и лесных ценозах, окружающих болото.

Затопление Ольховского болота техногенными стоками привело к изменению некоторых физико-химических показателей торфяной залежи: увеличению зольности торфа, уменьшению обменной кислотности и объемной массы торфа. Зольность торфа возрастает, по-видимому, за счет загрязнения его органо-минеральными взвесями, оседающими из сбросной воды. Уменьшение объемной массы связано с наличием слоя воды над торфяной залежью постоянно залитых участков болота, а уменьшение кислотности объясняется подщелачиванием среды сбросными водами [14].

В результате вывода в Ольховское болото слаборадиоактивных дебалансных вод АЭС увеличилось содержание радионуклидов в торфяной залежи (табл. 3). Наибольшая концентрация ^{90}Sr и ^{137}Cs обнаруживается в верхних слоях торфа (0—25 см), непосредственно взаимодействующих с протекающей через болото сбросной водой. Отсутствие выраженного градиента концентраций радионуклидов в верхних слоях торфа по вектору стока свидетельствует о насыщении сорбционной емкости слоев и слабой их способности к дополнительному поглощению ^{90}Sr и ^{137}Cs из сбросной воды. В более глубоких слоях торфа содержание радионуклидов заметно меньше. Эти слои торфяной залежи способны к дополнительному накоплению радионуклидов за счет снижения скорости движения воды через болотно-речную экосистему и увеличения взаимодействия сбросной воды с более глубокими слоями торфа. Заметно, что концентрация ^{137}Cs в торфяной залежи в десятки раз превышает концентрацию ^{90}Sr , что соответствует количественному соотношению радионуклидов в составе жидких сбросов АЭС [8].

На периодически заливаемых участках болота, расположенных в 150—200 м от постоянно залитой части, характер распределения радионуклидов по торфяной залежи аналогичен рассмотренному выше (см. табл. 3). Однако концентрация и запас радионуклидов в этих слоях торфа в несколько раз меньше, так же как и обогащение их ^{137}Cs относительно ^{90}Sr .

В целом можно отметить, что на постоянно залитых сбросными водами участках Ольховского болота содержание ^{90}Sr в 7—8 раз превышает его содержание в контрольном болоте у оз. Песчаное, не подверженного воздействию техногенными стоками, а на периодически заливаемых участках в 1,3—2,0 раза превышает содержание в контрольной зоне (см. табл. 3). Различия по ^{137}Cs еще более существенны. На постоянно залитых участках Ольховского болота запас радиоцезия в торфе на два порядка, а на периодически заливаемых участках на один порядок величин выше, чем на контрольном болоте. Наиболее высокие концентрации радионуклидов для всех исследованных участков Ольховского болота регистрируются в верхних слоях торфа, которые взаимодействуют со сбросными водами: от 28 до 44 % ^{90}Sr и от 43 до 55 % ^{137}Cs удерживается в верхнем 0—25-сантиметровом слое торфяной за-

Таблица 3

**Накопление и распределение радионуклидов в торфяной залежи
низинного болота**

Глубина отбора торфа, см	Концентрация, кБк/кг сухой массы		Запас радионуклидов, кБк на площади 1 м ²	
	⁹⁰ Sr	¹³⁷ Cs	⁹⁰ Sr	¹³⁷ Cs
Ольховское болото, постоянно заливные участки				
Верховые				
0—25	1,6±0,2	47,3±1,9	26,1	781,0
25—50	0,2±0,04	11,7±0,5	7,5	402,9
50—75	0,3±0,07	7,4±0,3	19,7	409,5
75—100	0,2±0,04	3,5±0,3	13,2	216,9
Середина				
0—25	1,1±0,04	49,0±1,7	18,1	808,5
25—50	0,5±0,02	8,3±0,8	17,9	287,1
50—75	0,3±0,03	5,2±0,2	18,3	286,7
75—100	0,2±0,03	2,4±0,4	11,6	148,6
Низовые				
0—25	1,0±0,1	45,9±2,9	35,9	1581,9
25—50	0,6±0,01	18,6±2,3	26,2	877,9
50—75	0,3±0,09	11,9±0,5	15,5	578,6
75—100	0,1±0,01 *	2,7±0,5 *	4,6	172,9
Ольховское болото, периодически заливаемые участки				
0—25	0,26±0,04	6,4±1,1	7,7	191,8
25—50	0,20±0,04	3,4±0,14	6,3	104,1
50—75	0,12±0,02	1,9±0,4	4,4	68,5
75—100	0,05±0,001 *	0,84±0,17 *	1,8	31,4
Болото у оз. Песчаное (контроль)				
0—25	0,13±0,01	0,12±0,01	5,2	4,7
25—50	0,04±0,01	0,09±0,01	1,5	3,4
50—75	0,04±0,002	0,09±0,01	1,7	3,6
75—100	0,02±0,002 *	0,04±0,004 *	9,4	1,9

* Далее до глубины 175—200 см концентрация радионуклидов существенно не изменяется.

леки; 80—95 % общего содержания обоих радионуклидов (в расчете на монолит торфа объемом 1 м³) накапливается в слое 0—75 см.

Жидкие сбросы АЭС приводят к увеличению содержания радионуклидов в растительности торфяника Ольховского болота (табл. 4). Концентрация ⁹⁰Sr и ¹³⁷Cs в болотных растениях участков, периодически либо постоянно заливаемых сбросными водами, на один-два порядка величины выше фоновых, характерных для растительности низинного болота у оз. Песчаное. В растительности торфяника заметно значительное преобладание ¹³⁷Cs относительно ⁹⁰Sr. В почвах, непосредственно граничащих с Ольховским болотом, также отмечается повышенное содержание ¹³⁷Cs [9].

В то же время торфяная залежь и болотная растительность служат своеобразным барьером на пути миграции радионуклидов к береговой зоне и окружающему Ольховское болото почвенно-растительному покрову. На расстоянии свыше 300—500 м от берега болота концентрация радионуклидов в почвах и растениях лесных и луговых сообществ не превышает 300—500 Бк/кг (табл. 4).

Суммарный запас ⁹⁰Sr в почвенно-растительном покрове этих фитоценозов составляет 300—800 Бк, а ¹³⁷Cs достигает 900—1500 Бк. Таким образом, по содержанию радионуклидов луговые и лесные фитоценозы болотно-речной экосистемы не отличаются от аналогичных растительных сообществ санитарно-защитной зоны и контрольных участков.

Следует отметить, что представленные данные по концентрации радионуклидов в растительности и субстратах, а также значения суммарного запаса ⁹⁰Sr и ¹³⁷Cs в почвенно-растительном покрове получены в результате многократных обследований, проводившихся в 1980—1985 г. на территории санитарно-защитной зоны, пос. Заречный и контрольных участков. За этот период времени изученные радиоэкологические параметры изменились незначительно, варьируя в пределах одного порядка величины. Это свидетельствует об определенной степени стабилизации в накоплении и миграции радионуклидов по компонентам природных экосистем в окрестностях АЭС, а также о том, что эксплуатация Белоярской атомной электростанции не привела к какому-либо заметному увеличению количества излучателей в прилегающем почвенно-растительном покрове.

Однако в 1986 г. после аварии на Чернобыльской АЭС ситуация несколько изменилась в результате перемещения воздушных масс с радиоактивными примесями на достаточно большие расстояния в северо-западном, северо-восточном и южном направлениях [4, 17, 20, 21]. Характерной особенностью выделившихся в атмосферу радиоактивных продуктов является обогащение их радиоцезием [5]. Радиоактивно загрязненные вещества, переносимые воздушными потоками на большие расстояния, послужили источником дополнительного поступления радиоцезия в природные растительные сообщества территории Среднего Урала. Следует от-

Таблица 4

Концентрация (Бк/кг сухой массы) радионуклидов в растительности и почве болотно-речной экосистемы

Объект исследования	⁹⁰ Sr	¹³⁷ Cs	¹³⁷ Cs/ ⁹⁰ Sr
Участки болота, постоянно залитые сбросной водой			
Рогоз широколиственный	690±80	5 500±670	7,9
Ряска	1120±400	46 920±1870	42,0
Участки болота, периодически заливаемые сбросной водой			
Щучка дернистая	30±4	1 690±180	51,3
Осока (<i>Carex</i> sp.)	220±20	6 950±600	31,7
<i>Mnium longirostre</i>	50±4	7 360±780	160,0
<i>Sphagnum lindbergii</i>	120±20	4 470±480	37,8
Лесные фитоценозы			
Плаун (<i>Lycopodium</i> sp.)	50±5	100±20	2,0
Хвощ лесной (<i>Equisetum sylvaticum</i>)	130±20	460±50	3,5
Герань лесная	120±20	30±5	0,3
Вероника длиннолистная (<i>Veronica longifolia</i>)	120±10	60±5	0,4
Костянка	130±20	70±10	0,5
Буквица лекарственная	200±20	110±20	0,5
Медуница мягчайшая	50±5	20±2	0,4
Сныть обыкновенная (<i>Aegopodium podagraria</i>)	170±20	40±4	0,4
Купальница европейская	290±20	60±9	0,2
Разнотравье	110±10	60±6	0,5
Почва (0—3 см)	70±10	120±30	1,7
Луговые фитоценозы			
Клевер средний	170±20	90±10	0,5
Пазник крапчатый (<i>Hypochaeris maculata</i>)	80±10	40±5	0,5
Нивяник обыкновенный (<i>Leucanthemum vulgare</i>)	90±10	40±10	0,5
Подмаренник северный (<i>Galium boreale</i>)	60±5	40±5	0,7
Раковая шейка (<i>Polygonum bistorta</i>)	60±0	140±20	2,3
Чемерица (<i>Veratrum</i> sp.)	120±20	120±20	1,0
Разнотравье	100±20	50±10	0,5
Почва (0—3 см)	110—10	160—20	1,4

метить, что Белоярская атомная электростанция эксплуатировалась в этот отрезок времени в нормальном рабочем режиме.

Как видно из табл. 5, содержание ^{90}Sr в растительности и субстратах окрестностей АЭС и контролируемых участков практически не изменилось. В то же время концентрация радиоцезия (определялась суммарная активность ^{134}Cs и ^{137}Cs) в травянистых многолетниках возросла по сравнению с предыдущими годами более чем на порядок величины. В лишайниках и мхах, а также в лесной подстилке содержание нуклида увеличилось в 20—40 раз. Аналогичные изменения характерны для эпифитных лишайников и напочвенных мхов, произрастающих на контрольных участках.

Отмеченные особенности отразились на общем содержании радионуклидов в почвенно-растительном покрове. Суммарный запас ^{90}Sr в травянистых растениях на площадках размером 1 м² и в верхнем 3-сантиметровом слое почвы составляет 520—590 Бк, т. е. удерживается на уровне, установленном в прежние годы для растительных сообществ санитарно-защитной зоны и контрольных участков. Вместе с тем осенью 1986 г. суммарный запас радиоцезия (7480 Бк) увеличился в 7—9 раз и практически не изменился последующие два года (7570—8140 Бк).

Если распределение ^{90}Sr по компонентам почвенно-растительного покрова аналогично установленному ранее, то основное количество дополнительно поступившего радиоцезия регистрируется в лесной подстилке (65 % суммарного содержания нуклида в почвенно-растительном покрове) и лишь 30 % обнаруживается в верхнем слое почвы. В последующие два года в результате отмирания однолетних растений, вымывания радионуклидов и частичного распада ^{134}Cs доля радиоцезия в почве увеличилась до 54—56 %, а в лесной подстилке снизилась примерно на треть. Идентичное распределение радиоцезия по компонентам почвенно-растительного покрова наблюдается в лесных сообществах контрольных участков. Можно предположить, что в дальнейшем вследствие увеличения роли медленно протекающих миграционных процессов потребуется определенное время для стабилизации содержания радиоцезия в отдельных компонентах почвенно-растительного покрова.

В целом представленный в данной работе материал свидетельствует о том, что уровни содержания радионуклидов в наземных экосистемах зоны Белоярской АЭС обусловлены в основном глобальными радиоактивными выпадениями. Многолетняя эксплуатация атомной электростанции не привела к заметному увеличению количества ^{90}Sr и ^{137}Cs в примыкающем почвенно-растительном покрове.

В результате сильного антропогенного воздействия наблюдается значительное нарушение целостности почвенно-растительного покрова и ясно выраженная тенденция к синантропизации растительности. Лесные и луговые массивы вокруг атомной электростанции можно использовать в практической деятельности без каких-либо санитарно-гигиенических ограничений. Исключение со-

Таблица 5
Концентрация радионуклидов (Бк/кг) в растительности и субстратах санитарно-защитной зоны (числитель) и контрольных участков (знаменатель)

Объекты исследования	1986		1987		1988	
	^{90}Sr	$^{134}, 137\text{Cs}$	^{90}Sr	$^{134}, 137\text{Cs}$	^{90}Sr	$^{134}, 137\text{Cs}$
Лиственный <i>Hugueninia physoides</i> (кора березы и сосны, валеж.)	380 ± 40	$12,620 \pm 480$	150 ± 20	$11,950 \pm 1,000$	261 ± 30	$9,680 \pm 780$
<i>Aulacocnium palustre</i> , <i>Clinacium dendroides</i> , <i>Pleurozium schreberi</i> , <i>Polytrichum commune</i>)	680 ± 70	$12,780 \pm 1,500$	200 ± 20	$9,100 \pm 590$	500 ± 60	$9,420 \pm 640$
Бруслика	220 ± 30	$16,420 \pm 900$	160 ± 20	$4,900 \pm 460$	200 ± 30	$7,150 \pm 630$
Костяника	200 ± 30	$8,200 \pm 900$	60 ± 5	$1,120 \pm 180$	180 ± 40	$5,600 \pm 600$
Бородавка	—	—	—	—	40 ± 4	240 ± 20
Медуница мягчайшая	190 ± 30	$1,990 \pm 110$	110 ± 20	330 ± 40	100 ± 30	310 ± 60
Вейник тростниковидный	610 ± 90	$2,490 \pm 310$	160 ± 20	470 ± 20	100 ± 40	170 ± 20
Горань лесная	80 ± 7	$1,280 \pm 180$	50 ± 5	210 ± 20	40 ± 8	190 ± 40
Купина лекарственная	470 ± 50	$1,490 \pm 160$	290 ± 30	330 ± 40	20 ± 4	390 ± 40
Разноголовик	—	—	55 ± 11	170 ± 20	170 ± 20	190 ± 20
Лесная подстилка	300 ± 50	$1,940 \pm 170$	130 ± 40	420 ± 60	120 ± 20	450 ± 50
Почва (0—3 см)	510 ± 40	$8,230 \pm 400$	190 ± 30	$2,540 \pm 190$	80 ± 10	90 ± 9
Субстраты (кора березы и сосны, валеж.)	100 ± 20	540 ± 60	110 ± 20	$1,100 \pm 150$	90 ± 9	130 ± 30
	100 ± 20	$1,070 \pm 130$	90 ± 10	920 ± 70	120 ± 20	280 ± 30
						320 ± 60
						2740 ± 210
						3250 ± 400
						930 ± 50
						900 ± 100
						970 ± 100
						840 ± 150

ставляют участки торфяника и растительность в непосредственной близости от Ольховского болота, в которое производится сброс слаборадиоактивных дебалансных вод АЭС и промбытовых стоков пос. Заречный.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексахин Р. М., Нарышкин М. А. Миграция радионуклидов в лесных биоценозах.—М.: Наука, 1977.—142 с.
2. Алисов Б. П. Климат СССР.—М.: Наука, 1956.—370 с.
3. Дьяченко А. П., Таршик Г. И., Ниfonтова М. Г. Экологоботаническая характеристика района Белоярской атомной электростанции на Урале.—Радиоэкологические исследования в зоне АЭС. Свердловск, 1988, с. 117—121.
4. Израэль Ю. А., Петров В. Н., Авдюшин С. Н. и др. Радиоактивное загрязнение природных сред в зоне аварии на Чернобыльской атомной электростанции.—Метеорология и гидрология, 1987, № 2, с. 5—18.
5. Израэль Ю. А., Соколовский В. Г., Соколов В. Е. и др. Экологические последствия радиоактивного загрязнения природных сред в районе аварии Чернобыльской АЭС.—Атом. энергия, 1988, т. 64, вып. 1, с. 28—40.
6. Куликов Н. В., Трапезников Н. В., Трапезникова В. Н. Накопление ^{137}Cs в компонентах водоема-охладителя Белоярской АЭС.—Радиационная безопасность и защита АЭС. М., 1984. Вып. 8, с. 131—134.
7. Куликов Н. В., Молчанова И. В., Караваева Е. Н. Радиоэкологическое изучение природных экосистем в зоне Белоярской АЭС.—Методы биоиндикации окружающей среды в районах АЭС. М., 1988, с. 137—142.
8. Молчанова И. В., Караваева Е. Н., Чеботина М. Я., Куликов Н. В. Распределение ^{90}Sr и ^{137}Cs по компонентам болотно-речной экосистемы.—Экология, 1982, № 2, с. 45—49.
9. Молчанова И. В., Караваева Е. Н., Куликов Н. В. Некоторые итоги радиоэкологического изучения природных экосистем в зоне Белоярской АЭС.—Экология, 1985, № 5, с. 30—34.
10. Мошкин А. М., Оленин А. М., Шувалов Е. Л. География Свердловской области.—Свердловск: Сред.-Урал. кн. изд-во, 1966.—212 с.
11. Нифонтова М. Г., Куликов Н. В. О накоплении ^{90}Sr и ^{137}Cs некоторыми представителями низших растений в окрестностях Белоярской атомной электростанции на Урале.—Экология, 1981, № 6, с. 94—97.
12. Нифонтова М. Г. Накопление ^{90}Sr и ^{137}Cs некоторыми видами мхов в районе Белоярской атомной электростанции им. И. В. Курчатова.—Поведение радионуклидов в водоемах и почвах. Свердловск, 1983, с. 41—48.
13. Нифонтова М. Г., Куликов Н. В. ^{137}Cs в растениях окрестностей Белоярской атомной электростанции имени И. В. Курчатова.—Экология, 1984, № 5, с. 81—83.
14. Нифонтова М. Г., Маковский В. И., Куликов Н. Н. ^{90}Sr и ^{137}Cs в торфяных отложениях низинного болота в зоне влияния Белоярской АЭС.—Экология, 1986, № 3, с. 46—51.
15. Нифонтова М. Г., Куликов Н. В., Таршик Г. И., Дьяченко А. П. Радиоэкологическое изучение природных экосистем в зоне атомных электростанций.—Экология, 1988, № 3, с. 40—45.
16. Прокачев В. И. Основы методики физико-географического районирования.—Л.: Наука, 1967.—167 с.
17. Gavrilas M. Fast estimate of the I-131 and Cs-137 source terms for the Chernobyl reactor accident.—Health Phys., 1987, vol. 52, suppl. N 1, p. 6—7.
18. Grueter H. Radioactive fission product Cs-137 in mushrooms in W. Germany.—Health Phys., 1970, vol. 20, N 6, p. 655—656.
19. Haselwandter K. Accumulation of the radioactive nuclide Cs-137 in fruitbodies of basidiomycetes.—Health Phys., 1978, vol. 34, N 6, p. 713—715.
20. Higuchi H., Fukatsu H., Hashimoto T. et al. Radioactivity in surface air and precipitation in Japan after the Chernobyl accident.—J. Environ. Radioact., 1988, vol. 6, N 2, p. 131—144.

21. Roy I. C., Côté J. E., Mahfoud A. et al. On the transport of Chernobyl radioactivity to eastern Canada.— *J. Environ. Radioact.* 1988, vol. 6, N 2, p. 121—130.

RADIOECOLOGICAL MONITORING OF NATURAL ECOSYSTEMS IN THE VICINITY OF BELOYARSK NUCLEAR POWER STATION IN URALS

M. G. Nifontova, N. V. Kulikov

*Institute of Vegetation and Animals Ecology USSR Academy of Sciences,
Urals Branch*

The results of many years radioecological researches of vegetation communities in the zone of Beloyarsk nuclear power station are generalized in the paper. The information on the initial assessment of flora and terrestrial ecosystems vegetation are presented; the materials on regularities of migration, accumulation, and distribution of Sr-90 and Cs-137 in soil-vegetation cover of sanitary-protective zone and Zarechnyi settlement are analyzed; presented is also the data on radionuclides content in peat, meadow and forest cenoses of bog-river ecosystem affected by weakly radioactive waste waters from nuclear station and resident wastes of the settlement.

It is found, that as result of heavy anthropogenic pressure the integrity of the soil-vegetation cover is disturbed and the tendency towards the vegetation synanthropization is clear enough. The radio-nuclides levels in vegetation communities originate mainly from global radioactive deposition; and many years operation of the nuclear power station does not result in noticeable increase in Sr-90 and Cs-137 content in soil-vegetation cover. The exceptions are peat areas and vegetation just near the lower bog directly receiving the weakly radioactive waste waters.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПРИНЦИПА СОПРЯЖЕННОСТИ ФЛОРЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ И ЛИШАЙНИКОВ ДЛЯ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО РАЙОНИРОВАНИЯ

A. B. Пчёлкин

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

В связи с использованием эпифитных лишайников в системе фонового экологического мониторинга [10, 43] большое значение приобретает проблема районирования при создании региональных шкал толерантности. Очевидно, что административно-территориальное районирование для этих целей непригодно. Необходима система, основанная на естественных особенностях распространения лишайников. В настоящее время в лихенологии основой географического анализа является географический элемент, выделяемый в зависимости от растительно-климатической зоны, где этот элемент наиболее распространен. Это связано с тем, что распространение лишайников достаточно тесно коррелирует с растительно-климатическими зонами [15, 19, 21, 26, 35]. В большинстве случаев только зональных географических элементов оказывается недостаточно и для более полной характеристики лихенофлоры выделяются азональные географические элементы, включая высотные пояса [6, 7, 13]. Очевидно, что для целей экологического мониторинга зонального районирования недостаточно— оно слишком широко,— а идеальной была бы система, учитывающая и ареологический анализ. Однако для лишайников такая система в связи с недостаточной изученностью лихенофлоры не разработана.

Оптимальная система, основанная на принципе эндемизма, разработана во флористической геоботанике для сосудистых растений [22, 66], а поразительное совпадение особенностей распространения лишайников и сосудистых растений, на которое обратили внимание многие исследователи [20, 44, 53, 54, 57], позволяет надеяться, что эту систему можно использовать и для флористического районирования лихенофлоры, причем в некоторых случаях совпадают даже ареалы отдельных видов, как, например, ареалы *Picea albicalis* и *Parmelia sphaeroporella* [65]. Эта система тем более применима и к лишайникам, так как, несмотря на то что иногда зональность распределения [28] и микроклиматические условия [34] влияют на лишайники сильнее, чем на сосудистые растения, и для тех и других действителен геоэкологический закон относительного постоянства местообитания, по которому различные климатические условия в пределах ареала компенсируются условиями местообитания, и практически жизнедеятельность растений проходит примерно в одинаковых условиях на всей территории их распространения [5, 52].

Безусловно, флористическое районирование лихенофлоры можно проводить, используя приуроченность лишайников к определенным типам растительности [12, 14], однако при этом возможны многочисленные исключения, когда климатические факторы по-разному воздействуют на лишайники и сосудистые растения, как, например, в «туманных оазисах» (fog oases) прибрежных пустынь Чили и Перу [54], в которых на фоне пустынного типа растительности развиваются лишайники, характерные для влажных районов — виды р. *Usnea*, *Bryoria* и др. В то же время система, построенная на принципе эндемизма, прекрасно работает и в этом случае.

Однако в связи с меньшей изменчивостью лишайников, процент эндемизма среди них будет всегда меньше, чем среди сосудистых растений; больше мультирегиональных, циркумполярных, субокеанических видов; чаще встречаются эксклавы; если географический викиаризм среди сосудистых растений часто проявляется на видовом уровне, например, виды рода *Larix*, то у лишайников аналогичная картина наблюдается на уровне форм и вариаций, например у широко распространенных видов, таких, как *Hypogymnia physodes* и *Parmelia sulcata*, что хорошо прослеживается при изучении большого гербарного материала, например в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова. Географический викиаризм лишайников требует дальнейшего изучения и не должен ограничиваться фенетикой популяций лишайников.

Для сравнения особенностей распространения лишайников и сосудистых растений возьмем схему флористического районирования Земли, разработанную А. Л. Тахтаджяном [22], как одну из наиболее подробных. Кроме того, в данном случае нам неважно, какую из современных схем флористического районирования [22, 24, 48, 66] взять для анализа, поскольку различия между ними практически всегда основываются на объеме, а не на естественных границах тех или иных флористических регионов. При сравнении мы не ставим целью провести флористическое районирование для всей Земли и ограничимся лишь некоторыми примерами, а приводя примеры эндемизма среди лишайников, не будем выяснять, является ли тот или иной вид прогрессивным или реликтовым эндемиком.

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ФЛОРISTИЧЕСКОЕ РАИОНИРОВАНИЕ ЛИШАЙНИКОВ И СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ

Флора сосудистых растений Арктической провинции, входящей в Циркумбореальную область и охватывающей Гренландию, Исландию, Фарерские острова, северные безлесные районы Норвегии, Финляндии, европейской части СССР и Сибири, арктические острова, безлесные районы Северной Америки, довольно бедна, сравнительно однородна, эндемизm составляет около 6 % [22]. Флора арктических островов, как правило, представляет собой обедненный вариант материковой флоры. Из эндемичных видов можно назвать *Pyrola grandiflora*, *Cassiope tetragona*, *Polemonium boreale*, *Euphrasia atropurpurea*, *Ruccinellia angustata* и др. Фло-

ристически наиболее богата Чукотка, не подвергшаяся в плейстоцене сплошному оледенению. Эндемики представлены в основном на Чукотке и Аляске. Из лишайников Арктической провинции, распространенных циркумполярно, можно назвать *Verrucaria cetriformis*, *V. riparia*, *Leciophysma finmarkicum*, *Aspicilia perradiata*, *Evernia arctica*, *Vestergenopsis elaeina*, *Acarospora molybdina* и др. [8, 19]. Из лишайников, имеющих более узкое распространение в пределах Арктической провинции, назовем *Polyblastia septentrionalis*, *Sicta arctica*, *Collema arcticum*, *Caloplaca subolivacea*, *Ionopsis annularis*, *Verrucaria grossa*, *Lecidea farinosa*, *Verrucaria arctica*, *V. halophylloides*, *Arctomia interfixa*, *Catocarpion chionaeum* [9, 19]. Лихенофлора арктических островов, как правило, является обединенным вариантом материковой флоры [1, 4]. Так, для о. Октябрьская революция, о. Среднего в Архипелаге Седова отмечено 46 видов [3], для о. Айон и о. Большого Раутана — 45—46 видов [17], о. Четырехстолбчатого — 90 видов [2], западного побережья Шпицбергена — 92 вида [23]. Доля эндемизма для Таймыра — около 4% [19, 25], для Чукотки — 31% [16, 18]. Из чукотских эндемиков назовем *Thelenella aeruginosa*, *Catocarpion semoium*, *Collema subhumosum*, из таймырских — *Lopadium tolstoi*, *Lecidea tolstoi*, *Acarospora angusta*. Неожиданно высоким оказывается процент эндемизма среди лишайников Новой Земли — 12% [45]. Несомненно, что столь высокая оценка процента эндемиков Таймыра, Чукотки, Новой Земли обусловлена слабой изученностью многих районов Арктики и по мере дальнейших исследований будет снижаться. Так, *Lecanora vega*, ранее считавшаяся эндемиком Таймыра, обнаружена на Аляске [62]. Флора лишайников Аляски близка к лихенофлоре северо-восточных районов Азии, в частности Чукотки. Из эндемичных лишайников Аляски назовем *Cetrelia alaskana*, *Polyblastia obtenta*, *Staurothele discedens*.

Большая часть Аляски входит в Канадскую провинцию. Флора сосудистых растений этой провинции испытывает на себе влияние флоры Атлантическо-Североамериканской области [51] и содержит много элементов, общих с флорами Камчатки и Командорских островов. Сходную картину можно наблюдать и среди лишайников Канадской провинции [62, 38]. Сравнение флор сосудистых растений Северной Америки и Восточной Азии показывает, что «благодаря закономерностям глобальной циркуляции атмосферы» эти регионы, обладающие сходными чертами климата, варьирующего от умеренного теплого в южных районах через типично умеренный до умеренного горного и альпийского на больших высотах, обладают и сходством растительности, хотя в Северной Америке больше развиты лиственные леса [33, 64]. Все основные типы лесов двух регионов — горные хвойные, прибрежные сосновые, умеренно-теплые вечнозеленые леса — характеризуются сходными физиологическими чертами и таксономической структурой. Среди лишайников наблюдается аналогичная картина. Так, североамериканские эндемики *Bryoria carlottae*, *B. cervinula* обнаруживают сходство с некоторыми азиатскими видами, образуя группу „*Alectoria asiatica*“

[50]. Подобная закономерность особенно интересна для лихенофлоры Аппалачской провинции, сравнение которой с лихенофлорой Восточной Азии, в частности Японии, показывает удивительное сходство [31, 68]. Часть видов произрастает с дизъюнкцией в Восточной Азии и Северной Америке, например *Haematomma ochrophaeum*, *Bacidia chlorantha*, *Physconia kurokawa* [11, 36, 38, 69]. Из эндемичных видов укажем *Cladonia caroliniana*, *Lecanora caesiorubella* ssp. *caesiorubella*, *Alectoria fallacina*, *Parmelia monticola* [27, 30, 36, 42, 68]. Распространение *Bryoria pseudocapillaris*, *B. spiralisfera*, *Sulcaria badia* хорошо коррелирует с распространением *Sequoia*, *Sequoiadendron*, *Torreya* [32].

Определенный интерес представляют связи флоры сосудистых растений Америки и Макаронезийской области, объясняемые в свете представлений о дрейфе континентов [22], например макаронезийские виды *Clethra arborea*, *Ilex canariensis*, имеющие родственные виды в Америке. Среди лишайников с подобной дизъюнкцией назовем *Alectoria imshaugii*. Из эндемичных лишайников Макаронезийской области отметим *Lecanora sulphurella*, *L. multi-punctata*, *Megalospora maderensis*, *Usnea atlantica*, *U. decora* [49, 60]. Флора сосудистых растений Макаронезийской области, Средиземноморской области и западной части Северной Америки проявляет общность на родовом уровне. Такое же сходство наблюдается и среди лишайников, но уже на видовом уровне, например у таких общих видов, как *Dimelaena radiata*, *Thelomma matsum*, *Cetraria merrillii*, *Usnea dalmatica* [44].

Флора сосудистых растений Карибской области очень богата, с большим числом эндемичных родов и эндемичных видов; несомненно ее общее происхождение с палеотропической флорой. Из эндемичных для Карибской области лишайников отметим *Pertusaria cubana*, *Lecanora subflava*, *L. perithiodes*, *L. egranulosa*, *Biatorella wrightii*, *Pyrgillus albopunctatus*, *Lecanora subtilissima*, *Arthopyrenia subinsularis*, *A. anacardiae*, *Usnea humboldtii* (Вест-Индская провинция). В Карибскую область входит весьма интересная Галапагосская провинция, эндемизм среди сосудистых растений которой 32 %, что гораздо меньше, чем считалось ранее [22]. Лихенофлора Галапагосских островов содержит сравнительно мало эндемичных видов [44], из которых отметим *Pertusaria alba*, *P. bispora* [67].

Среди сосудистых растений Северной Америки есть эндемичные виды, произрастающие с дизъюнкцией на западном и восточном побережье [51]. Аналогичную картину можно наблюдать и среди лишайников, например *Bryoria glabra*, *B. friabilis*, *B. pikei* [32]. Западноамериканская и европейская дизъюнкция наблюдается и среди сосудистых растений [58, 59], и среди лишайников, например *Bryoria fremontii*, *B. pseudofuscescens*, *B. subcana* [32].

В лихенофлоре Андийской области наряду с эндемичными видами, такими, как *Cetrariastrum andense*, *Cladonia arcuata*, *Leptogium aciculare*, значительную часть составляют голарктические и голантарктические виды [44]. Что касается флоры сосудистых

растений Андийской области, то, как указывает А. Л. Тахтаджян, в ней «наряду с автохтонными элементами, имеющими чисто неотропические корни, весьма большую роль играет голантарктический элемент, который по горным цепям достиг Эквадора и северо-западной части Венесуэлы. Типичными примерами голантарктических родов, достигших в своем распространении северных частей Андийской области, могут служить *Colobanthus*, *Azorella*, *Ourisia*. Весьма значительна также роль голарктических элементов, проникших в Андийскую область с севера. С севера род *Quercus* достиг Северной Колумбии, *Berberis* и *Viburnum* — южной части Чили, *Ribes* — Огненной Земли. Таким образом, Анды служили классическим мостом, соединявшим северное и южное полушария и способствовавшим образованию биполярных видов. Интересным объектом в этом отношении может служить лихенофлора Антарктиды, 25 % которой составляют биполярные виды: *Alectoria nigricans*, *Cladonia subfurcata*, *Cladina mitis*, *Cladonia bellidiflora*, *Cl. cornuta*, *Cetraria delisei*, *Lecanora intricata*, *Haematomma ventosum*.

При изучении вопроса о сопряженности флор сосудистых растений и лишайников особый интерес представляют крупные эксклавы, значительно удаленные от основного ареала. Одним из таких эксклавов является Крымско-Новороссийская провинция, входящая в Средиземноморскую флористическую область. Флора сосудистых растений этой провинции по составу является обедненной средиземноморской с такими видами, как *Pinus brutia*, *Cistus incanus*, *Brassica cretica*, *Vitex angus-castus* и довольно большим числом эндемиков: *Thlaspi macranthum*, *Hesperis steveniana*, *Crambe koktebelica*, *Asperula laurica* и др. [22]. Е. Г. Копачевская, характеризуя лихенофлору Крыма [13], отмечает в ее составе большой процент средиземноморских видов — 12,85 %: *Anema nummularis*, *Aspicilia calcarea* var. *dohrogensis*, *Caloplaca brevilo-
bata*, *C. ochracea*, *C. xantholyta*, *Heppia lutescens*, *Lecanora sulphurata*, *Lethariella intricata*, *Ramalina canariensis*, *R. elegans*, *R. scoriseda*, *Rinodinella controversa*, *Xanthoria aureola* и др. К числу условно-эндемичных видов относятся 2,6 %: *Aspicilia asterias*, *A. mirabilis*, *Caloplaca brachyspora*, *C. flava*, *Lecania distractula*, *Lecanora lojkae*, *Lempholemma vamberyi*, *Parmelia taurica*, *Toninia taurica*, *Porina schizospora* и др.

Такой же интерес представляют и островные системы, ограниченные от других флористических регионов естественными географическими барьерами. Остров Св. Елены образует провинцию о. Св. Елены. Флора сосудистых растений этого острова отличается большим эндемизмом (до 85 %) и своеобразием; она обнаруживает связи с флорой Африки, особенно на родовом уровне. Так, род *Nesiota* наиболее близок к роду *Phyllica*, распространенному в Южной Африке, Мадагаскаре, о-вах Тристан-да-Кунья. Несомненна связь флоры сосудистых растений о-вов Св. Елены и Тристан-да-Кунья. Так, *Asplenium platybasis* встречается только на этих островах. Из эндемичных лишайников о. Св. Елены назо-

вем *Lecanora personata*, а также *Parmelia Sancta-Helena*, встречающуюся и на о-вах Тристан-да-Куни.

Флора сосудистых растений Филиппинского архипелага отличается высоким родовым и видовым эндемизмом: до 84 % эндемичных видов. К сожалению, в доступной нам литературе не оказалось достаточных сведений с лихенофлоре этого очень интересного, находящегося на перекрестке разных флористических связей региона. Из эндемичных лишайников Филиппин отметим *Arthopyrenia obvelata*, *A. ubiana*, *Microthelia palavana*, *Thelidiopsis robinsonii*, *Aspidopyrenium verruculosum*.

Очень интересна Гавайская область, самая изолированная из всех флористических областей. Эндемизм среди сосудистых растений этой области достигает 94 %. Флора сосудистых растений Гавайских островов возникла в результате иммиграции из различных источников и испытывает как американское, так и индо-малазийское влияние. Лихенофлора Гавайских островов также имеет как американские, так и индо-малазийские связи, причем американское влияние гораздо больше [44]. Эндемизм среди лишайников достигает 35—36 % [46]. Из эндемичных видов назовем *Usnea rockii*, *Rinodina acloides*.

Подобный же двойственный характер имеют флоры и лишайников, и сосудистых растений Новой Кaledонии, имеющие сходство как с индо-малазийской, так и флорой Юго-Восточной Австралии [22, 44]. Из эндемичных лишайников Новой Кaledонии назовем *Pertusaria endochroma*, *Lecanora sublivida*, *L. sarcostella*, *Cladonia neocalledonica*, *Megalospora hillii* [60, 61].

Среди сосудистых растений о-вов Хуан-Фернандес, образующих Хуан-Фернандесскую область, до 70 % являются эндемичными. Флористически эти острова наиболее близки к Чилийско-Патагонской области. Хотя лихенофлора о-вов Хуан-Фернандес еще не изучена в достаточной степени, даже предварительные исследования [56] позволяют говорить о ее богатстве и своеобразии. Особенно интересна лихенофлора о. Робинзон-Крузо, на котором сохранились вечнозеленые леса с многочисленными видами эпифитных лишайников. Из лишайников о-вов Хуан-Фернандес отметим *Lecanora jugae*, *Lemtopsis polychidioides*, *Ocellularia subdenticulata*, *Microglæna gelatinosa*, *M. fernandeziana*, *Pseudocyphellaria berberina*, *Pertusaria hadrocarpa*. Несомненно влияние на лихенофлору Хуан-Фернандесской области флоры лишайников Чилийско-Патагонской области. Из общих видов назовем *Leioderma ruspophorum*, *Cladonia ruscocladia* [44].

Несомненно также влияние лихенофлоры Чилийско-Патагонской области на лихенофлору области Субантарктических островов, которая является переходной между Чилийско-Патагонской и Новозеландской областями. Так, отметим *Usnea trachycarpa* (о. Кергелен, Патагония). *U. granulifera* (Патагония, Южные Шетландские острова, о. Марион, о. Кергелен, о. Хёрд, о. Уэндел, Земля Виктории). Из других лишайников, отмеченных для Кергелен-

ленской провинции, назовем *Lecanora atrocaesia*, *Caloplaca aubertiae*, *Buellia subplicata*, var. *Joannae*, *Cladonia johnstonii*.

Видовой эндемизм во флоре сосудистых растений Тасмании около 20 % [22]. Флора сосудистых растений Тасмании во всех основных чертах сходна с флорой Виктории. Что касается лихенофлоры Тасмании, то эндемизм в ее флоре составляет 9,3 % [37]. Из некоторых общих эндемичных видов для Тасмании, прилегающих островов и Виктории назовем *Toninia microlepis*, *Leptogium victorianum*, *Haematomma soredianum*, *Lecidea minutula* Müll. Arg. non Nyl. [37]. Из эндемичных тасманийских лишайников — *Acarospora tasmanica*, *Arthonia epipastoides*, *Lecania vallatula*, *Calicium victoriae* v. *gracile*, *Cladina tasmanica*, *Leptogium tasmanicum*, *Megazzia retipora*, *M. subbullata*, *M. weindorferii*, *Catillaria tasmanica*, *Usnea tasmanica*, *Vezdaea obscura*, *Roccellina expectata*.

Тасманийская провинция входит в Австралийское царство, флора которого очень интересна и самобытна. Во флоре Австралийского царства много реликтов древней голантарктической флоры, которые в пределах Австралийского царства лучше всего сохранились в горах Юго-Восточной Австралии и Тасмании [22]. Во флоре сосудистых растений Австралии много общих родов с флорой Новой Зеландии. Видовой эндемизм во флоре сосудистых растений Австралийского царства довольно высокий — до 80 %. По числу видов наиболее богата Квинслендская провинция, входящая в Северо-Восточноавстралийскую область. Лихенофлора Австралии в целом имеет те же особенности, что и флора сосудистых растений [55]. Данные о проценте эндемизма среди лишайников Австралии различны у разных авторов и варьируют от 11—17 и 20 % до 40 % [37, 44, 55]. Среди флористических провинций Австралийского царства богатством лихенофлоры выделяется Квинслендская провинция: из 2038 видов, известных для Австралии (включая Тасманию), около 60 % найдено в этой провинции. В основном это касается семейств *Graphidaceae*, *Gyalectaceae*, *Letrouitaceae*, *Hegalosporaceae* и особенно *Pyrenulaceae*. Из лишайников Квинслендской провинции назовем *Biatorella australica*, *Arthonia gracilenta*, *Arthothelium cinereoargenteum*, *A. polycarpum*, *Arthopyrenia suboculata*, *Polyblastiopsis pertusarioidea*, *Tomasellia dispora*, *Bacidia nidis*, *Megalospora inflexa*, *Graphis emersa*, *Gymnographa medusulina*, *Helminthocarpon lojkanum*, *Medusulina egenella*, *Coenogonium botryosum*, *Rhizocarpon clausum*, *Sticta nibrina*, *Megalospora gueenslandica*, *Bottaria umbilicata*, *Melanotheca nibescens*, *Pyrenula fibrata*, *Buellia australica*, *Rinodina xanthomelana*, *Porina enteroxanthum*. Флора лишайников Австралии и Тасмании имеет много общих видов с лихенофлорой Новой Зеландии [47], причем в некоторых случаях такие виды, морфологически сходные, имеют различия в химическом составе, как, например, *Cladonia southlandica*, *Parmelia pseudotenuirima* [29, 40].

Новозеландская область входит в Голантарктическое царство. Видовой эндемизм сосудистых растений области составляет 72 %, причем во флоре хвойных эндемизм достигает почти 100 %, во

флоре цветковых — не менее 80 %, у папоротников — 40 %. Папоротниковая флора Новой Зеландии имеет много общего с умеренной Австралией и Тасманией [22]. Основными элементами новозеландской флоры являются: голантарктический, палеоновозеландский, палеотропический, австралийский, космополитный. Во флоре сосудистых растений одно эндемичное семейство и около 45 эндемичных родов. Флора лишайников Новой Зеландии исследована сравнительно хорошо [39, 41]. Из 986 видов лишайников Новой Зеландии 360 являются эндемичными, т. е. 36 %, один эндемичный род *Calycidium*. Вид *Thysanophoron stereocauloides*, входивший в эндемичный монотипный род, в настоящее время отнесен к роду *Sphaerophorus* [63]. Рассмотрим лихенофлору некоторых провинций Новозеландской области параллельно с флорой сосудистых растений.

Флора сосудистых растений Североновозеландской провинции наиболее богата в Новозеландской области и характеризуется значительным числом палеотропических элементов [22]. Из эндемичных лишайников Североновозеландской провинции отметим *Anthracotheicum cellulosum*, *Arthonia indistincta*, *A. nigrocincta*, *A. subramulosa*, *Arthopyrenia peltigerella*, *Buellia alutacea*, *B. cranwelleae*, *Caloplaca acehila* (о. Хэн и Рангитото), *C. allanii*, *Graphis inquinata*, *Lecidea aucklandica*, *L. subcoarctata*, *L. nigratula*, *Lobaria dictyophora*, *Megalospora bartlettii*, *Pannaria periptera*, *Parmeliella mucorina*, *Pertusaria allanii*, *Physcia tenuisecta* (о-ва Три-Кингс и Рангитото), *Pseudocyphellaria sericeofulva*. Из палеотропических видов Североновозеландской провинции назовем *Anzia madagascarensis*, *Physma byrsaeum*, *Usnea societis*. Центрально-новозеландская провинция включает часть о. Северного и о. Южного. Эндемизм среди сосудистых растений довольно высок. Лихенофлора Центральноновозеландской провинции также довольно богата эндемиками: *Arthonia knightii*, *A. phymatodes*, *Arthopyrenia leptiza*, *A. subiformis*, *Arthothelium obtusulum*, *A. pellucidum*, *Bacidia albicerata*, *B. albidorasina*, *B. leucocarpa*, *Catillaria sublivens*, *Enterographa bella*, *E. subgelatinosa*, *Graphina novae-zelandiae*, *Gyalidea lecanorina*, *Lecanactis mescistophora*, *L. totarae*, *Lecidea canoruscens*, *L. cerinocarpa* и др. Из лишайников, эндемичных для Южновозеландской провинции, назовем *Buellia citrina*, *B. fuscoartratula*, *Pertusaria obvelata*, *P. otagoana*, а также *Spilonema dendroides*, эндемичный лишайник для о. Стюарт, образующего в пределах провинции особый округ. Значительное число эндемичных новозеландских видов лишайников встречается в пределах нескольких провинций: *Dictyographa cinerea*, *Graphina monospora*, *Graphis insidiosa*, *G. librata*, *Haematomma babingtonii*, *Galycidium cuneatum*, *Catillaria melanotropa*, *Sclerophora amabilis*, *Stenocybe bartlettii*, *Chaenothecopsis nigropedata*, *Ch. sanguinea*, *Sphaerophorus stereocauloides*, *Trapeliopsis colensoi*, *Usnea tenerior*, *U. xanthophhana* и др. Из лишайников, эндемичных для Провинции новозеландских субантарктических островов, назовем *Peltularia crassa* (о. Кэмпбелл и о. Маккуори). Среди лишайников Новозеландской

области много видов, распространенных в пределах Голантарктического царства: *Brigantiae chrysosticta*, *Cladonia aureri*, *Degelia gayana*, *Hypogymnia lugubris*, *H. subphysodes*, *Lecanora broccha*, *Leioderma ruscophorum*, *Leptogium menziesii*, *Melanelia zopheroa*, *Menegazzia globulifera*, *Microcalicium conversum*, *Neofuscelia imitatrix*, *N. squamans*, *Nephroma lepidophyllum*, *Usnea (Neuropogon) antarctica* и др., а также биполярных видов: *Arthrorrhaphis citrinella*, *Caloplaca cinnamomea*, *Cetraria delisei*, *Cladina mitis*, *Cladonia cornuta*, *Coelocaulon aculeatum*, *Cystocoleus niger*, *Dermatocarpon cinereum*, *Icmadophila ericetorum*, *Leproplaca chrysodeta*, *Pannaria hookeri*, *Peltigera lepidophora*, *Pertusaria dactylina* и др. Во флоре сосудистых растений Новой Зеландии много общих видов с Австралией и Тасманией; среди папоротников таких видов 40 %. Среди лишайников Новозеландской области общий элемент с Австралией — Тасманией составляет 15 %: *Astroblastenia pauciseptata*, *Bacidia buchananii*, *Baeomyces heteromorphus*, *Calicium tricolor*, *C. robustellum*, *Chiodecton colensoi*, *Chondropsis semiviridis*, *Cladia inflata*, *Cl. retipora*, *Cl. schizophora*, *Cl. juliginosa*, *Cl. sullivanii*, *Cladonia enantia*, *Clathroporina exocha*, *Dendrisocaulon dendrothamnodes*, *Ephebe fruticosa*, *Gymnoderma melacarpum*, *Hetero-dea muelleri*, *Hypogymnia pulverata*, *H. turgidula* и др. Значительно в новозеландской лихенофлоре содержание мультирегионального и пантропического элементов. Гетерогенность лихенофлоры Новой Зеландии хорошо прослеживается на видовом уровне.

Интересно, что среди эпифитных лишайников Новой Зеландии значительная часть мультирегиональных видов отмечена пока только на интродуцированных древесных породах: видах р. *Quercus*, *Acér* [41].

Таким образом, на основании приведенных примеров можно сделать вывод, что распространение лишайников коррелирует с распространением сосудистых растений, хотя и имеет свои особенности: эндемиков среди лишайников меньше. Сравнение степени эндемизма показывает, что среди сосудистых растений процент эндемиков в 2—3 раза выше. Сопряженность в распространении лишайников и сосудистых растений наблюдается не только на уровне флористических областей, но и провинций и даже, видимо, округов. Это позволяет применять к лишайникам схему флористического районирования Земли, разработанную для сосудистых растений, использовать ее для прогнозирования и проводить на ее основе районирование при создании региональных шкал толерантности. Так, например, хотя нам и не удалось найти в литературе достаточных сведений о лихенофлоре о. Лорд-Хау, можно предположить, что основными элементами в лихенофлоре этого острова являются: австралийский, мультирегиональный, пантропический, палеотропический; в меньшей степени голантарктический и биполярный. Возможна единичная связь с лихенофлорой Капской области. Много общих видов с Новой Зеландией; несомненно, что некоторые виды, считающиеся эндемиками для Новой Зеландии, будут обнаружены на о. Лорд-Хау. Процент эндемизма составляет,

по-видимому, 10—15 %. Наибольший процент эндемизма следует ожидать в родах: *Arthonia*, *Arthopyrenia*, *Arthothelium*, *Bacidia*, *Buellia*, *Caloplaca*, *Catillaria*, *Enterographa*, *Graphina*, *Lecanactis*, *Lecidea*, *Melanotheca*, *Neofuscelia*, *Opegrapha*, *Parmeliella*, *Perlussaria*, *Phlyctella*, *Porina*, *Pseudocypsellaria*, *Pyrenula*, *Rinodina*, *Thelidium*, *Verrucaria*. Маловероятно обнаружение эндемичных родов.

Следует сказать, что некоторые из приведенных выше эндемичных лишайников, несомненно, будут обнаружены и в других районах; точно так же при дальнейшем изучении лихенофлоры будут описаны новые эндемичные виды.

При создании региональных шкал толерантности следует обращать внимание на границы флористических провинций и областей. Так, например, нельзя создавать единую шкалу для Сахалина — южная и северная части этого острова находятся в разных флористических областях. В то же время при создании региональной шкалы толерантности следует объединить южную часть Сахалина, Кунашир, Шикотан, Итуруп. Использование принципа сопряженности флор сосудистых растений и лишайников позволит оптимизировать усилия при создании шкал толерантности.

Автор глубоко признателен сотрудникам лаборатории лихеноологии Ботанического института им. В. Л. Комарова за интерес, проявленный к работе, и ряд критических замечаний.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андреев М. П. Лишайники арктических тундр Ямала.— В кн.: Бриолихенологические исследования высокогорных районов и севера СССР. Апатиты, 1981, с. 75—76.
2. Андреев М. П. Лишайники о. Четырехстолбчатого (Медвежьи о-ва, Восточно-Сибирское море).— Новости сист. низших растений, 1983, т. 20, с. 133—139.
3. Андреев М. П. О лишайниках с Северной Земли.— Новости сист. низших растений, 1983, т. 20, с. 139—141.
4. Андреев М. П., Добрыш А. А., Ребристая О. В. Лишайники о-вов Белого и Шокальского (Карское море).— Новости сист. низших растений, 1987, т. 24, с. 126—131.
5. Вальтер Г. Общая геоботаника.— М.: Мир, 1982, с. 20.
6. Голубкова Н. С. Анализ флоры лишайников Монголии.— Л.: Наука, 1983, 248 с.
7. Жураева З. Лихенофлора Центрального Копетдага.— Ашхабад: Бым, 1978.— 164 с.
8. Домбровская А. В. Конспект флоры лишайников Мурманской области и северо-востока Финляндии.— Л.: Наука, 1970.— 118 с.
9. Журбенко М. П. Материалы к лихенофлоре плато Путорана.— Новости сист. низших растений, 1989, т. 26, с. 110—115.
10. Израэль Ю. А. и др. Теоретические и прикладные аспекты фонового экологического мониторинга состояния биоты.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем.— Л.: Гидрометеоиздат, 1980, т. 3, с. 7—23.
11. Инсаров Г. Э., Пчёлкин А. В. Количественные характеристики состояния эпифитной лихенофлоры Курильского заповедника.— М.: 1988.— 174 с.
12. Кондратюк С. Я. О приуроченности лишайников к типам растительности.— Укр. бот. журнал, 1987, 44, № 4, с. 37—38.

13. Копачевская Е. Г. Лихенофлора Крыма и ее анализ.—Киев: Наукова думка, 1986.—296 с.
14. Криворотов С. Б. О приуроченности некоторых видов лишайников к форофиту в зависимости от типа растительного сообщества.—Кубанский гос. университет, Краснодар, 1981.—8 с. (Рукопись деп. в ВИНИТИ 26 мая 1981 г. № 2457-81).
15. Макаревич М. Ф. Анализ лихенофлоры Украинских Карпат.—Киев: Из-во АНУССР, 1963.—261 с.
16. Макарова И. И. Таксономическая характеристика лихенофлоры запада Чукотского полуострова.—В кн.: Брио-лихенологические исследования высокогорных районов и севера СССР.—Апатиты, 1981, с. 95—96.
17. Макарова И. И. Лишайники о-вов Айон и Большой Раутан (Чаунская губа).—Новости сист. наземных растений, 1987, т. 24, с. 159—162.
18. Макарова И. И., Катенин А. Е. Лишайники в горах юго-востока Чукотского п-ова.—Бот. журнал, 1988, № 11, с. 1477—1487.
19. Окснер А. Н. Определитель лишайников СССР.—Л.: Наука, 1974, вып. 2.—283 с.
20. Пчёлкин А. В. Анализ эпифитной лихенофлоры четырех заповедников СССР в целях фонового экологического мониторинга.—Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. М., 1988.—22 с.
21. Седельникова Н. В. Лихенофлора нагорья Сангилен.—Новосибирск: Наука, 1985.—180 с.
22. Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли.—Л.: Наука, 1978.—248 с.
23. Тишков А. А. Лишайники западного побережья Шпицбергена, Архипелаг Сvalbard.—В кн.: Брио-лихенологические исследования высокогорных районов и севера СССР. Апатиты, 1981, с. 117—118.
24. Толмачев А. И. Введение в географию растений.—Л.: Изд-во ЛГУ, 1974.—274 с.
25. Трасс Х. Х. Проблемы и задачи изучения лихенофлоры Крайнего Севера.—В кн.: Брио-лихенологические исследования высокогорных районов и севера СССР. Апатиты, 1981, с. 68—70.
26. Трасс Х. Х. Элементы и развитие лихенофлоры Эстонии.—Тарту: Тартуск. ун-т, 1970.—233 с.
27. Ahti T. Taxonomic notes on some species of *Cladonia* subsect. *Unciales*.—Ann. Bot. Fenn., 1973, 10, p. 163—184.
28. Ahti T. Lichenes of the Boreal Coniferous Zone.—In: Lichens Ecology, ed. Seaward M. R. D.—Acad. Press, London—New-York—San Francisco, 1977, 550 p.
29. Archer L. W. The distribution of *Cladonia southlandica*.—Lichenologist, 1985, 17, N 2, p. 219—220.
30. Brodo I. M. The North American species of the *Lecanora subfuscus* group.—Nowa Hedwigia, 1984, 79, 185 p.
31. Brodo I. M. Lichens of the Ottawa region.—Ottawa, 1988, Ed. 2, 115 p.
32. Brodo I. M., Hawksworth D. L. Alectoria and allied genera in North America.—Op. bot. soc., 1977, L. 42, p. 1—164.
33. Box Elegene O. Some similarities in the climates and vegetation of central Honshu and central eastern North America.—Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich, 1978, N 98, p. 141—168.
34. Clair L. L., Rushforth S. R., Brotherson J. D. The influence of microhabitat on diversity, distribution and abundance of corticolous lichens in Zion National Park, Utah and Navajo National Monument, Arizona.—Mycotaxon, 1986, 26, p. 253—262.
35. Degelius G. Das ozeanische Element der Strauch- und Landslechtenflora von Skandinavien.—Acta Phytogeographica Suecica, 1935, N 7, s. 1—411.
36. Esslinger T. L. Studies in the lichen family *Physciaceae*: VI. Two species new to North America.—Mycotaxon, 1985, 23, p. 219—222.
37. Filson R. B. Checklist of Australian lichens.—National Herb. of Victoria, Public Lands & Forests Division, Dep. of Conservation, Forests & Lands, Ed. 3, 1978, 196 p.

38. Fink B. The lichen flora of the United States.—Univ. of Michigan Press, Ann Arbor, 1935, 426 p.
39. Galloway D. J. New taxa in the New Zealand lichen flora.—New Zealand Journ. Bot., 1983, 21, N 2, p. 191—200.
40. Galloway D. J., Elix J. A. Additional notes on *Parmelia* and *Punctelia* (lichenised Ascomycotina) in Australasia.—New Zealand Journ. Bot., 1984, 22, N 3, p. 441—445.
41. Galloway D. J., Hasselberg P. D. Flora of New Zealand lichens.—Government printer, Wellington, 1985, 662 p.
42. Imshaug H. A., Brodo I. M. Biosystematic studies on *Lecanora pallida* and some related lichens in the Americas.—Nova Hedwigia, 1966, 12, p. 1—59.
43. Insarov G. E., Filippova L. M., Pchiolkin A. V. The experience of epiphytic lichenoflora quantitative inventory performed for achieving the goals of background ecological monitoring.—In: 1st International Biosphere Reserve Congress. Theses of Reports of Soviet Specialists at Poster Sessions. Minsk, 1983, p. 15—16.
44. Jørgensen M. Distribution patterns of lichens in the Pacific Region.—Australian Journ. Bot. Suppl. ser. N 10, 1983, p. 43—66.
45. Lyngé B. Lichens from Novaya Zemlya.—Rep. Scient. Results Norw. Exped. Nov. Zeml., 1921, 48, p. 1—299.
46. Magnussen A. H. A catalogus of the Hawaiian lichens.—Ark. Bot., ser. 2, 3, 1955, p. 223—402.
47. Martin W. Comparison of lichen floras of New Zealand and Tasmania.—Transactions of the Royal Society of New Zealand. Botany, 1965, 3, p. 1—6.
48. Mattick F. Übersicht über die Florenreiche und Florengebiete der Erde.—In: Syllabus der Pflanzenfamilien. Ed. Engler A., Bd. 2, 12, Aufl. Berlin, 1964, S. 626—630.
49. Motyka J. Lichenum generis *Usnea* studium monographicum. Pars systematica. 2 vols, Leopoli: privately printed, 1936—1938, 651 p.
50. Motyka J. The North American species of *Alectoria*.—Bryologist, 1964, 67, p. 1—44.
51. Packer J. G. Endemism in the flora of western Canada.—Naturaliste Can., 1971, 98, p. 131—144.
52. Poelt J. Das Gesetz der relativen Standortskonstanz bei den Flechten.—Bot. Jahrb. Syst. Pflanzengesch. und Pflanzengeogr., 1987, 108, N 2—3, S. 363—371.
53. Reichert J. La Libia e la sua posizione fitogeografica del punto di vista lichenologico.—Nuove Journ. Bot. Ital. N. S., 1937, 44, p. 188—196.
54. Rogers R. W. Lichens of hotarid and semiarid lands.—In: Lichens Ecology, Acad. Press, 1977, 550 p.
55. Rogers R. W., Stevens G. N. Lichens.—Ecol. Biogeogr. Austral., vol. 1, 1981, p. 591—603.
56. Redon F. J., Quilhot P. W. Los liquenes de las islas de Juan Fernandez. I: estudio preliminar.—Ann. Mus. natur., Valparaiso, 1977, 10, p. 15—26.
57. Schubert R., Klement O. Beitrag zur Flechtenflora der Mongolischen Volksrepublik.—Reprium nov. Spec. Regni Veg., 1971, 82, S. 187—262.
58. Schofield W. B. Phytogeography of north-eastern North America: bryophytes and vascular plants.—Madrono, 1969, 20, p. 155—207.
59. Schofield W. B., Crum H. A. Disjunction in bryophytes.—Ann. Missouri Bot. Gard., 1972, 59, p. 174—202.
60. Sipman H. J. A monograph of the lichen family *Megalosporaceae*.—J. Cramer, 1983, 241 p.
61. Smith A. Z. Plants from New Caledonia. Lichens.—Journ. Linn. Soc. Bot., 1922, 46, p. 71—87.
62. Thomson J. W. Lichens of the Alaskan Arctic Slope.—University of Toronto Press, Toronto—Buffalo—London, 1979, 316 p.
63. Tibell L. Australasian Caliciales.—Symb. Bot. Uppsaliensis, Stockholm—New York, 1987, XXVII: 1, Uppsala, 280 p.

64. Tiffney B. H. Perspectives on the origin of the floristic similarity between Eastern Asia and Eastern North America.—Journ. of the Arnold Arboretum, 1985, 66, N 1, p. 73—94.
65. Trevor G. Ahtiana, a new lichen genus in the *Parmeliaceae*.—Bryologist, 1985, 88, N 4, p. 361—371.
66. Udvardy M. D. E. A classification of the biogeographical provinces of the World.—IUCN, Occasional Paper, N 18, 1975, 49 p.
67. Weber W. A. Lichenology and bryology in the Galapagos Islands, with check list of the lichens and bryophytes thus far reported.—In: The Galapagos. Ed. Bowman R. I., University of California Press, 1966, p. 190—200.
68. Yoshimura I. The phytogeographical relationships between the Japanese and North American species of *Cladonia*.—Journ. Hattori Bot. Lab., 1968, 31, p. 227—246.
69. Yoshimura I. Lichen flora of Japan in color.—Hoikushi Publishing, Osak, 1974, 365 p.

USE OF CONJUGATION OF FLORA OF VASCULAR PLANTS AND LICHENS FOR FLORISTIC ZONING

A. V. Pchjelkin

Moscow State University

The scheme of the Earth floristic zoning for use within the background ecological monitoring while developing the regional scales of tolerancy using lichens as test-objects is proposed based on the principle of conjugation of flora of vascular plants and lichens.

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭКОСИСТЕМ

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ СТРУКТУРА ГРАНИЦЫ РАЗНОВОЗРАСТНОГО ЛЕСА: ПРОСТЕЙШАЯ МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ

М. Я. Антоновский

Международный институт прикладного системного анализа, Австрия

Е. А. Апонина, Ю. А. Кузнецов

Научно-исследовательский вычислительный центр АН СССР, Пущино

1. ВВЕДЕНИЕ

Моделирование динамики возрастной структуры лесных экосистем является одной из важнейших задач математической экологии. Под динамикой возрастной структуры мы понимаем изменение во времени и пространстве распределения численности деревьев по возрастам, вызванное эндо- и экзогенными факторами. В ряде предшествующих работ [1, 3—5] рассматривались простейшие модели разновозрастного одновидового леса, основанные на разбиении популяции деревьев на несколько возрастных классов. Базовой моделью в данных работах была модель, предложенная Корзухиным и Антоновским [5]:

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = \rho v - \gamma(v) u - fu, \\ \frac{dv}{dt} = fu - hv. \end{cases} \quad (1)$$

Здесь u — численность деревьев младшего возрастного класса («подрост»), v — численность старшего возрастного класса, ρ , f и h — коэффициенты матрицы Лесли, $\gamma(v)$ — функция смертности подроста. При этом предполагалось, что имеется оптимум для развития подроста при некоторой пинулевой численности деревьев старшего возрастного класса, и функция смертности выбиралась в виде $\gamma(v) = a(v-b)^2 + c$.

Модель (1) имеет локальный характер и описывает возрастную динамику достаточно малого лесного участка. В масштабирован-

ных переменных она приобретает вид:

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = \rho v - (v - 1)^2 u - su, \\ \frac{dv}{dt} = u - hv. \end{cases} \quad (2)$$

Параметрический и фазовые портреты системы (2) представлены на рис. 1. Бифуркационные линии D_1 и D_2 при фиксированном зна-

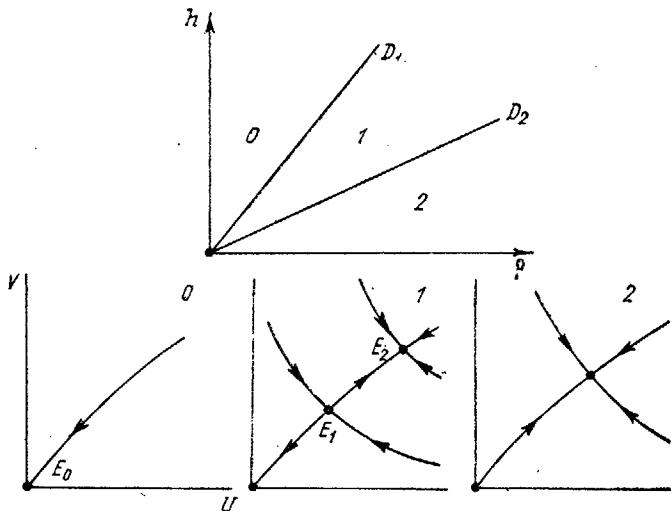


Рис. 1. Параметрический портрет системы (2) и соответствующие фазовые портреты.

чении параметра s задаются уравнениями:

$$\begin{aligned} D_1 &= \{(\rho, h) : \rho = sh\}, \\ D_2 &= \{(\rho, h) : \rho = (s + 1)h\}. \end{aligned}$$

В области 1, ограниченной этими линиями, наблюдается триггерное поведение: в зависимости от начального возрастного состава, лесная экосистема либо приходит к стационарному состоянию с некоторыми постоянными численностями старых и молодых деревьев, либо колапсирует и заменяется другой экосистемой, в которой деревья данного вида отсутствуют.

В работе [1] исследовалось обобщение модели (1), учитывающее наличие промежуточного возрастного класса и его влияние на подрост. Работы [3, 4] были посвящены учету воздействия на двухвозрастную систему вредителя, базирующегося на старых или молодых деревьях.

При этом все указанные обобщения не выводили из класса локальных моделей и не имели целью описать пространственную

динамику возрастной структуры леса. В то же время реальные лесные массивы имеют возрастную структуру, меняющуюся от участка к участку. Отдельные локальные участки связаны друг с другом в единую экосистему посредством различных механизмов переноса семян, прорастания корней и т. д. В работе [6] поставлена задача изучения пространственно-распределенной системы с локальной динамикой, описываемой (1), и некоторыми её обобщениями. В качестве простейшей модели, качественно описывающей пространственно-протяженный одновидовой лес, мы в настоящей статье используем следующее обобщение базовой модели (1):

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = \rho v - \gamma(v) u - fu + D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial v}{\partial t} = fu - hv. \end{cases} \quad (3)$$

Диффузионный член $D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}$ соответствует всем процессам дисперсии подроста по пространству и несет феноменологический характер. Для простоты мы ограничиваемся одной пространственной переменной x и считаем, что все параметры модели (3) одинаковы в каждой пространственной точке («однородная среда»).

В масштабированных переменных модель (3) приобретает вид:

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = \rho v - (v - 1)^2 u - su + \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial v}{\partial t} = u - hv. \end{cases} \quad (4)$$

Уравнения (3) (или (4)) принадлежат к классу нелинейных дифференциальных уравнений с частными производными типа «реакция—диффузия».

Основной задачей настоящей работы является выяснение того, какие решения допускают уравнения (4) с неограниченно изменяющейся пространственной переменной $x \in \mathbb{R}$ и каким эффектам в лесной экосистеме они соответствуют, т. е. какую пространственно-временную возрастную динамику они описывают. Будем предполагать далее, что параметры системы (4) выбраны так, что система без диффузии (2) обладает триггерным поведением (область 1).

2. СТОЯЧАЯ ГРАНИЦА ЛЕСА

Анализ решений системы (4) начнем с изучения постоянных во времени, неоднородных по пространству решений:

$$u(x, t) = U(x), \quad v(x, t) = V(x).$$

Эти решения, очевидно, удовлетворяют системе уравнений:

$$\begin{cases} \frac{d^2 U}{dx^2} + \rho V - (V - 1)^2 U - sU = 0, \\ U - hV = 0. \end{cases}$$

Второе уравнение является алгебраическим и позволяет найти распределение $U(x)$ по известному $V(x)$:

$$U(x) = hV(x).$$

Поэтому задача о постоянных решениях сводится к нахождению $V(x)$ из уравнения

$$hV'' + \varrho V - h(V-1)^2 V - shV = 0, \quad (5)$$

где штрих означает дифференцирование по x .

Вводя новую переменную $W = V'$, мы можем переписать уравнение (5) в виде системы двух автономных дифференциальных уравнений первого порядка:

$$\begin{cases} V' = W, \\ W' = sV + (V-1)^2 V - \frac{\varrho}{h} V, \end{cases} \quad (6)$$

где x играет роль «времени». Ограниченные нетривиальные решения системы (6) задают профили постоянных во времени, неоднородных по пространству решений системы (4). Таким образом, изучая поведение траекторий системы (6) на плоскости (V, W) , можно полностью описать множество постоянных по времени решений системы (4).

Система (6) допускает полное качественное исследование, так как является гамильтоновой:

$$V' = \frac{\partial H}{\partial W}$$

$$W' = -\frac{\partial H}{\partial V}$$

с гамильтонианом:

$$H(V, W) = \frac{1}{2} \left(W^2 + \frac{\varrho - (s+1)h}{h} V^2 \right) - \frac{V^4}{4} + \frac{2V^3}{3}. \quad (7)$$

В изучаемой области параметров 1 между линиями D_1 и D_2 система (6) имеет фазовые портреты, представленные на рис. 2. Система (6) имеет три положения равновесия:

$$E_0 = (0, 0), \quad E_{1,2} = (V_{1,2}^0, 0),$$

где

$$V_{1,2}^0 = 1 \pm \sqrt{\frac{\varrho - sh}{h}}.$$

Равновесия E_0 и E_2 являются седлами, а E_1 — центром. Ограничены траектории системы (6) являются либо замкнутыми, либо это сепаратрисы седел, идущие из одного седла в другое или образующие петлю. Эти свойства следуют из гамильтоновости системы (6).

Замкнутым траекториям системы (6) отвечают постоянные во времени, периодические по пространству решения системы (4), т. е. периодические по пространству распределения деревьев по возрастам. Петлям сепаратрис седел E_0 и E_2 соответствуют стационарные «горбы» или «впадины» в распределении деревьев каждого возрастного класса. Наибольший интерес представляют решения,

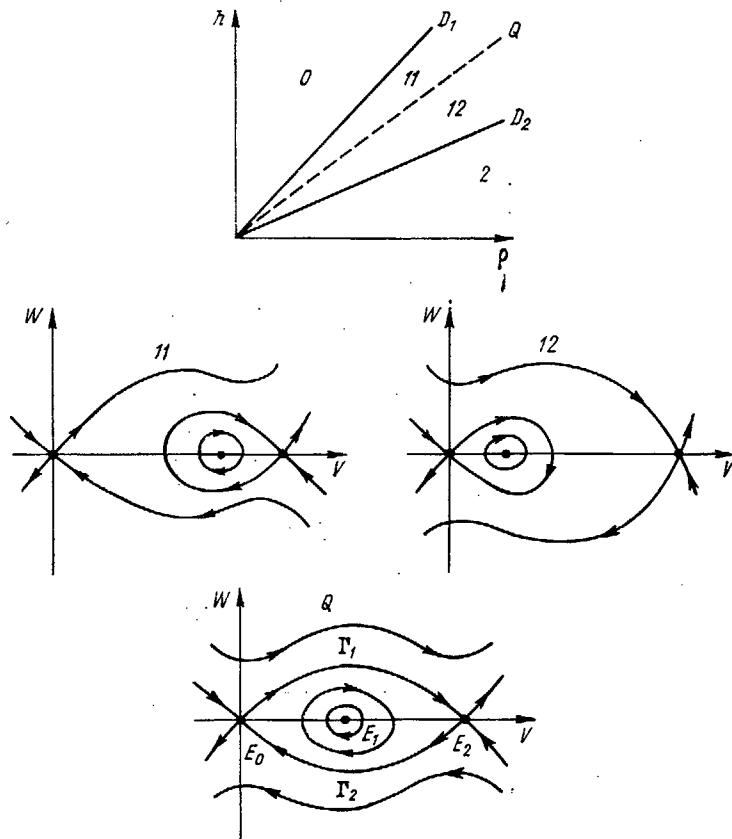


Рис. 2. Параметрический и фазовые портреты системы (6).

отвечающие наличию в системе (6) сепаратрис, идущей из одного седла в другое. Например, сепаратрисе Γ_1 , идущей из седла E_0 в седло E_2 , отвечает решение системы (4) в виде *постоянного по времени перепада*. Это решение соединяет устойчивое локальное равновесное состояние леса с состоянием устойчивого коллапса и может рассматриваться как простейший математический образ границы одновидового разновозрастного леса (рис. 3).

Уравнение линии Q , на которой имеются сепаратрисы $\Gamma_{1,2}$ соединяющие седла E_0 и E_2 , в системе (6) может быть найдено

аналитически из условия прохождения линии уровня $H=0$ через седло E_2 :

$$Q = \left\{ (\rho, h) : \rho = \left(s + \frac{1}{9}\right) h \right\}.$$

Таким образом, нами установлено, что в модели (4) возможно существование стационарной границы леса, однако лишь при определенном соотношении параметров (ρ, s, h) .

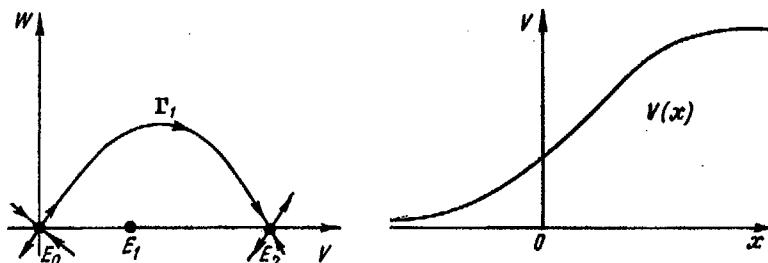


Рис. 3. Сепаратрисе, идущей из седла в седло, отвечает стоячий перепад в модели (4).

3. ДВИЖУЩАЯСЯ ГРАНИЦА ЛЕСА

Поставим теперь вопрос о нахождении решений системы (4), которые представляют собой неоднородные решения постоянного профиля, движущегося с постоянной скоростью — бегущие волны:

$$u(x, t) = U(x + ct), \quad v(x, t) = V(x + ct),$$

где c — скорость движения волны.

Решения типа бегущей волны удовлетворяют системе уравнений

$$\begin{cases} c \frac{dU}{d\xi} = \rho V - (V - 1)^2 U - sU + \frac{d^2 U}{d\xi^2}, \\ c \frac{dV}{d\xi} = UhV, \end{cases}$$

где

$$\xi = x + ct.$$

Введя новую переменную $W = \frac{dV}{d\xi} = U'$, получим систему трех дифференциальных уравнений первого порядка:

$$\begin{cases} U' = W, \\ W' = cW - \rho V + (V - 1)^2 U + sU, \\ V' = \frac{1}{c}(U - hV), \end{cases} \quad (8)$$

где роль «времени» играет ξ .

Ограничные решения системы (8) задают профили бегущих волн постоянной формы в системе (4).

Положения равновесия системы (8) в области I не зависят от c , лежат в плоскости $W=0$ и имеют те же U , V -координаты, что и равновесия системы (2):

$$E_0 = (0, 0, 0),$$

$$E_{1,2} = (hV_{1,2}^0, 0, V_{1,2}^0).$$

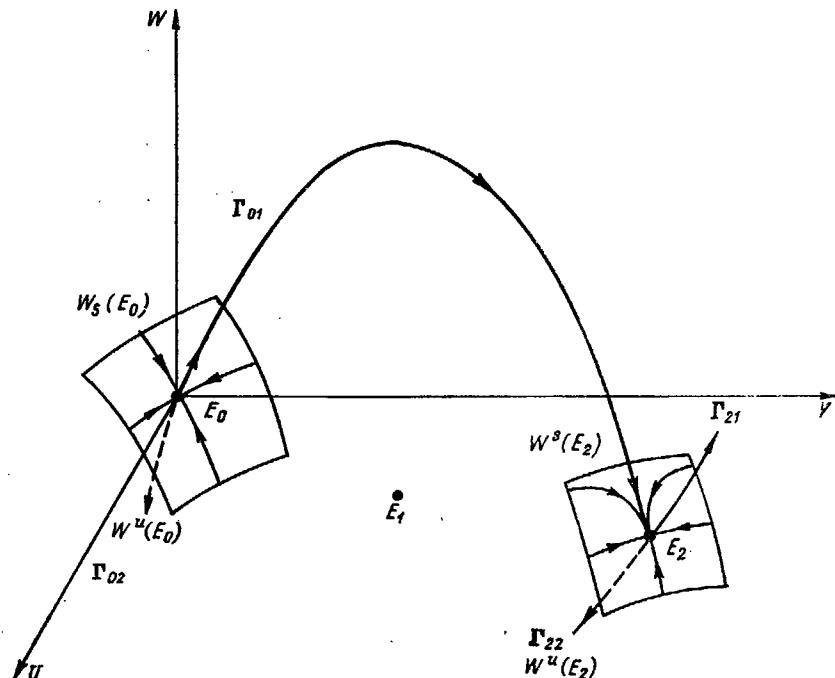


Рис. 4. Ключевые элементы фазового портрета системы (8).

Матрица линеаризации системы (8)

$$A = \begin{vmatrix} 0 & 1 & 0 \\ (V-1)^2 + s & c & 2(V-1)U - \rho \\ \frac{1}{c} & 0 & \frac{h}{c} \end{vmatrix}$$

имеет в точках E_0 и E_2 два собственных числа с отрицательной вещественной частью и одно положительное собственное число:

$$\operatorname{Re} \lambda_{1,2}(E_j) < 0, \quad \lambda_3(E_j) > 0, \quad j = 0, 2$$

для всех значений параметров из области I.

Следовательно, равновесия E_0 и E_2 в системе (8) являются топологическими седлами и каждое имеет одномерное неустойчивое

многообразие $W^{(u)}(E_j)$, составленное из двух выходящих из седла траекторий — Γ_{j1} и Γ_{j2} , и двумерное устойчивое многообразие $W^{(s)}(E_j)$, образованное всеми входящими в седло E_j траекториями (рис. 4).

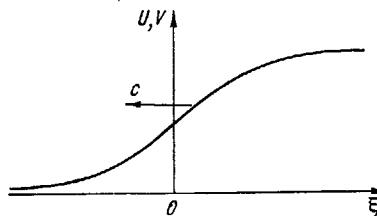


Рис. 5. Движущийся перепад в модели (4).

Если существуют такие значения параметров системы (8) (ρ, s, h, c), при которых в ней имеется сепаратриса Γ_j , идущая из одного седла в другое, то ей будет отвечать *стационарно движущийся перепад* в системе (3) (рис. 5). В силу указанных значений раз-

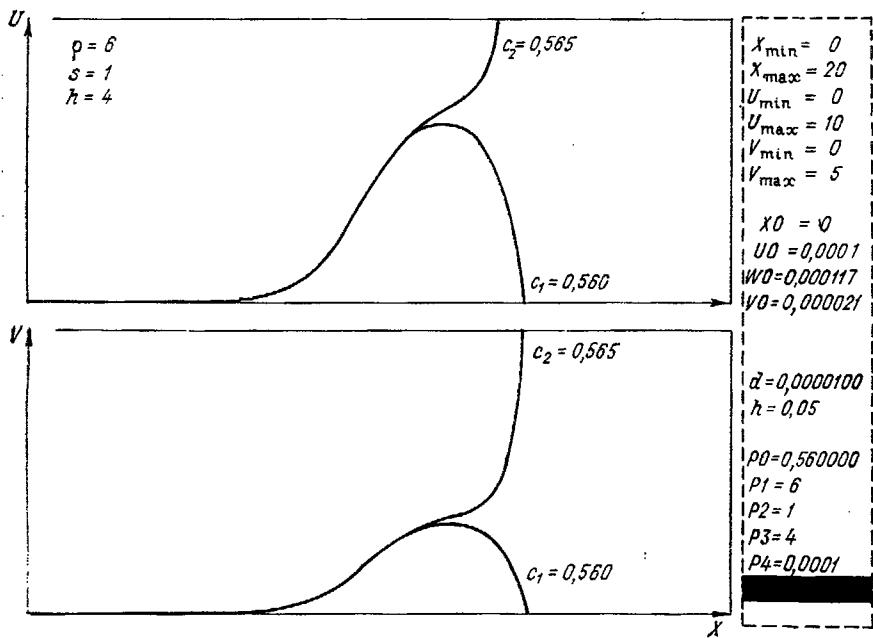


Рис. 6. Поведение сепаратрисы при двух различных значениях параметра c .

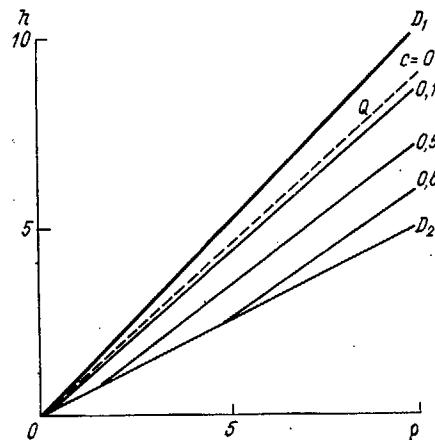
мерностей многообразий $W^{(s)}$ и $W^{(u)}$ такие значения параметров должны располагаться на многообразии коразмерности один в пространстве параметров (ρ, s, h, c) системы (8). Например, если задекомпозиционировать параметры системы (3) (ρ, s, h) , то бегущий перепад может иметь лишь изолированный набор значений скорости распространения c .

Расчеты, выполненные с помощью интерактивного интегратора TraX, разработанного в НИВЦ АН СССР (г. Пущино, Московская область), действительно обнаруживают сепаратрису Γ_{01} седла E_0 , входящую в седло E_2 . Если зафиксировать $\rho=6$, $s=1$, $h=4$, то сравнивая поведение сепаратрисы Γ_{01} при $c_1=0,560$ и $c_2=0,565$ (рис. 6), можно убедиться в существовании такого промежуточного значения $c : c_1 < c_0 < c_2$ при котором Γ_{01} соединяет седла E_0 и E_2 .

Таким образом, граница леса в системе (3) может иметь вид равномерно движущегося перепада стационарного профиля. Имеется алгоритм численного отыскания профиля и скорости его движения с любой наперед заданной точностью [2].

Если $F(\rho, s, h, c)$ — функция расщепления сепаратрисы Γ_{01} и многообразия $W^{(s)}(E_2)$

Рис. 7. Изолинии постоянных скоростей распространения границы в системе (4).



(см. [2]) и мы зафиксировали s_0 и c_0 , то уравнение

$$F(\rho, s, h, c)=0$$

дает на плоскости параметров (ρ, h) линию постоянной скорости c_0 распространения границы леса при фиксированном значении параметра $s=s_0$. Для $c_0=0,5$ и $s=1$ несколько точек на линии $c=c_0$ приведены в табл. 1. Несколько кривых $c=\text{const}$ представлено на рис. 7. С неожиданной точностью эти кривые могут быть аппроксимированы прямыми линиями (см. табл. 1). По-видимому, они являются в точности прямыми линиями для модели (4).

Таким образом, в модели (4) обнаружено существование движущейся границы леса и вычислена скорость ее движения.

Таблица 1

Линия постоянной скорости $c=0,5$ при фиксированном $s = 1$ в системе (4)

ρ	h	ρ	h	ρ	h
1,6	0,777	4,0	2,655	6,0	4,182
2,0	1,100	4,5	3,038	6,5	4,562
3,0	1,884	5,0	3,420	7,0	4,942
3,5	2,270	5,5	3,801	10,0	7,217

4. ОБСУЖДЕНИЕ

Суммируя результаты, полученные в п. 2 и 3, можно сделать вывод, что модель одновидового леса с двумя возрастными классами и дисперсией подроста (3) обладает весьма сложным пространственно-временным поведением.

Модель (3) предсказывает возможность существования стационарной или равномерно перемещающейся границы моделируемого леса, по одну сторону от которой лес находится в равновесном состоянии с ненулевыми численностями деревьев младшего и старшего возрастного классов, а по другую — деревья данного вида отсутствуют. Стационарная граница наблюдается лишь при специальном соотношении между параметрами системы (ρ, s, h) — на линии Q . При других значениях параметров из области триггерности 1 локальной системы граница является движущейся, причем возможно движение ее как в одну, так и в другую сторону по x : «волна заселения» и «волна деградации».

Вопрос об устойчивости границы как решения распределенной системы (4) требует отдельного рассмотрения. Есть основания считать, что граница может быть устойчивой относительно малых возмущений.

Значения параметров (ρ, s, h) определяются свойствами экосистемы и внешними факторами (например, содержанием SO_2 в атмосфере). Возможен поэтому следующий сценарий движения границы с ростом смертности деревьев h , вызванным некоторым антропогенным воздействием. При малых h существовала медленно движущаяся волна заселения, т. е. первоначально возникший участок леса данного типа сохранялся и увеличивался в размерах. С ростом h , как показывает рис. 7, скорость движения границы может уменьшиться и сменить знак на противоположный (после пересечения линии Q), т. е. волна заселения сменяется волной деградации и площадь леса начинает сокращаться. Таким образом, глобальные загрязнения могут приводить к сокращению площади лесов путем косвенного воздействия на их внутрипопуляционную динамику.

В заключение следует отметить, что главная цель настоящей работы состояла в том, чтобы обратить внимание на важность учета пространственной компоненты возрастной динамики лесных экосистем при изучении их реакции на антропогенные воздействия и возможность изучения нетривиального пространственного поведения уже в рамках простейших математических моделей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Корзухин М. Д. Возрастная динамика популяции деревьев, являющихся сильными эдификаторами.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1980, т. 3, с. 162—178.
2. Кузнецов Ю. А. Одномерные сепаратрисы системы обыкновенных дифференциальных уравнений, зависящей от параметров. Алгоритмы и программы на ФОРТРАН.— Материалы по математическому обеспечению ЭВМ. Вып. 8, Пущино, 1983.— 47 с.

3. Антоновский М. Я., Кларк У., Кузнецов Ю. А. Влияние вредителя на возрастную динамику леса: простейшие математические модели.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1987, т. 10, с. 284—300.

4. Антоновский М. Я., Кузнецов Ю. А., Флеминг Р. А. Реакция хвойного леса на вторжение вредителя: простейшая динамическая модель.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1988, т. 11, с. 160—168.

5. 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. Lenin-grad, Gidrometeoizdat, 1983, p. 353—358.

6. Samarskaya E. A. Forest-pest interaction dynamics in temporal and spatial domains. WP-89-16, International Institute for Applied Systems Analysis, Laxenburg, 1989.

SPATIO-TEMPORAL STRUCTURE OF A MIXED-AGE FOREST BORDERLINE: A SIMPLE MATHEMATICAL MODEL

M. Ya. Antonovsky

International Institute of Applied System Analysis, Austria

E. A. Aponina, Yu. A. Kuznetsov

Scientific Research Centre, USSR Academy of Sciences

A simple mathematical model of a spatially distributed mono-species mixed-aged forest is analyzed. Trees are assumed to be divided into two age classes. Various processes of tree dispersion are phenomenologically described by diffusion term in the equation governing the dynamics of young trees. Standing and travelling wave solutions corresponding to fixed and moving forest boundaries are found. A diagram of constant propagation speed on a plane of two system parameters is computed.

ИСКУССТВЕННЫЕ МИКРОЭКОСИСТЕМЫ КАК ИНСТРУМЕНТ КОЛИЧЕСТВЕННОЙ ЭКОЛОГИИ

(к проблеме механизма цветения водоемов)

**А. Я. Болсуновский, Н. С. Абросов, Н. И. Звегинцева,
Е. Б. Хромечек, А. М. Пролубников**

Институт биофизики СО АН СССР

Исследование механизмов функционирования водных экосистем в настоящее время приобретает все большее значение и актуальность. Это связано в первую очередь с вопросами эвтрофирования природных водоемов и, как следствие этого, с цветением синезеленых водорослей. Сине-зеленые водоросли, развиваясь в массовом количестве, не только ухудшают качество воды, но и напрямую влияют на эффективность функционирования организмов других трофических уровней. Традиционные гидробиологические наблюдения за развитием сине-зеленых водорослей в водоемах не позволяют выявить ведущие факторы развития цветения. Только использование методов лабораторного культивирования видов, вызывающих цветение, дает возможность количественно оценить влияние того или иного внешнего физико-химического фактора на рост водорослей и прогнозировать последствия этого влияния в природных условиях. Лабораторное культивирование смешанных культур микроводорослей при заданных условиях позволяет также наблюдать изменения видового состава сообщества. Однако в природных условиях сообщество сине-зеленых водорослей контролируется потоками химических веществ, которые прямо или опосредованно связаны с организмами других трофических уровней, например, с бактерио- и зоопланктоном. Кроме того, в литературе приводятся данные о выедании сине-зеленых водорослей раковым зоопланктоном. Все это с необходимостью требует изучения не изолированных сине-зеленых водорослей, а в их взаимосвязи с организмами других трофических уровней. Для этого необходимо конструировать искусственные микроэкосистемы, а также исследовать природные изолированные водные системы в период цветения синезеленых водорослей. Исследование различных искусственных микроэкосистем, содержащих в своем составе сине-зеленые водоросли, позволяет оценить влияние ряда факторов на их скорость роста и исследовать возможные варианты массового развития того или иного вида сине-зеленых водорослей. Зная регуляторную силу того или иного фактора в возникновении эффекта цветения и пути его превращения, можно найти способы ослабления действия этого фактора и тем самым снять эффект цветения.

В качестве основного объекта исследования использовалась сине-зеленая водоросль *Aphanizomenon flos-aquae*, выделенная из Красноярского водохранилища в районе залива Сыда, где она яв-

ляется возбудителем цветения. Также проводились эксперименты с другими видами сине-зеленых водорослей (*Anabaena* и *Microcystis*) и с зелеными водорослями (*Scenedesmus* и *Ankistrodesmus*), выделенными также из Красноярского водохранилища и культивируемыми на полной и модифицированной среде Фитцжеральда. В качестве представителя ракового зоопланктона водоема нами выбран *Chydorus sphaericus* (*Cladocera*) — типичный для естественных водоемов вид. *Ch. sphaericus* был выделен из Красноярского водохранилища и поддерживался в активном состоянии.

Эксперименты проводились на лабораторном люминостате в конических колбах при освещении люминесцентными лампами типа ЛБ-40 в условиях чередования 12 ч света — 12 ч темноты. Температура не превышала 25 °С и была оптимальной для культивируемого вида водорослей. Освещенность на поверхности культуры для разных экспериментов варьировалась от 1 до 10 клк.

Рост водорослей контролировался по приросту оптической плотности в области 680 нм после записи спектров поглощения суспензии на регистрирующем спектрофотометре СФ-14. По ранее разработанному градуировочному графику определялась доля сопутствующих зеленых водорослей с использованием соотношения оптических плотностей областей 630 и 680 нм. В отдельных случаях рост водорослей определялся по изменению максимальной интенсивности флуоресценции хлорофилла микроводорослей на лабораторном флуориметре [1]. Видовой состав контролировался данными микроскопирования, концентрация хлорофилла определялась по стандартной методике в отдельных пробах. Параллельные измерения оптической плотности взвеси в области 680 нм, концентрации хлорофилла (методом экстракции), интенсивности флуоресценции хлорофилла и сухой (сырой) массы биомассы водорослей позволили построить ряд калибровочных зависимостей, которые были использованы в дальнейших расчетах.

Общую численность бактериопланктона определяли по методике А. С. Разумова [11], гетеротрофов учитывали на среде Горбенко. По среднему размеру микроорганизмов и их численности рассчитывалась биомасса бактериопланктона.

Концентрацию ракового зоопланктона *Chydorus sphaericus* определяли в камере Богорова, при этом просчитывали не менее 100 особей. Среднюю массу одной особи определили равной 11,3 мкг.

1. РОСТ БАКТЕРИОПЛАНКТОНА В ИЗОЛИРОВАННЫХ ПРОБАХ

Удаление фильтрованием зоо- и фитопланктона создает бактериям условия размножения, аналогичные условиям замкнутой системы. Имеется в виду наличие ограниченного запаса питательных веществ и неконтролируемый потреблением прирост численности. Несмотря на побочные эффекты фильтрования воды, такие, как изъятие крупного детрита, части бактериопланктона и основной массы фитопланктона, фильтрация воды, как показывают литература-

турные данные, не влияет на потенциальную продукцию бактерий, определяемую радиоуглеродным методом [14].

Нами было проведено 17 серий экспериментов, контролем в которых служила фильтрованная через фильтр с диаметром пор 3 мкм вода, взятая в летние месяцы из различных районов Красноярского водохранилища. Экспонирование проводилось 3 суток и более (до 7 суток) на люминофоре в склянках объемом до 500 мл при температуре, близкой к природной. Ежедневно, а в некоторых случаях два раза в сутки, проводился учет общей численности бактерий.

Полученные кривые динамики численности бактерий (рис. 1) позволяют предположить, что рост бактериопланктона в фильтрованных пробах происходит до исчерпания запаса доступных питательных веществ, зависящего от места и времени взятия проб.

Численность бактериопланктона в фильтрованных пробах не превышает значений, наблюдавшихся в водоеме в местах взятия проб в течение сезона. В некоторых случаях максимум общей численности приходится на первые сутки, что указывает на на-

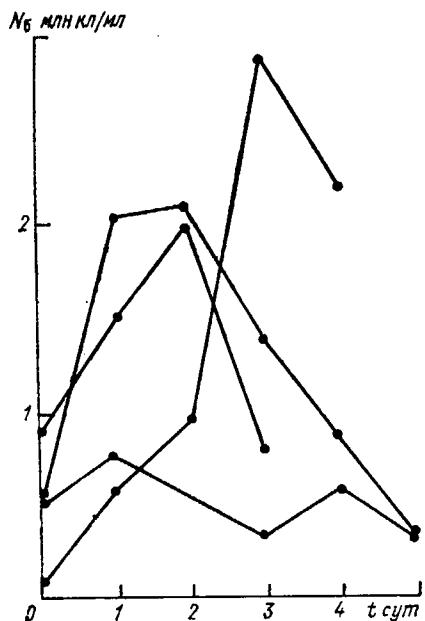


Рис. 1. Динамика общей численности бактериопланктона Красноярского водохранилища N_b при экспонировании фильтрованных проб.

личие в воде легкодоступной органики, обеспечивающей высокую скорость роста быстро растущей части микробного сообщества. В отдельных случаях максимум приходится на вторые и даже на третьи сутки. Задержка объясняется тем, что на перестройку сообщества требуется, по-видимому, некоторое время. Некоторые кривые изменения общей численности бактерий на графике имеют несколько подъемов. Можно предположить в данном случае, что последующие максимумы общей численности объясняются ростом части клеток за счет питательных веществ, выделившихся при отмирании бактериопланктона «первой волны».

В проведенных экспериментах с фильтрованными пробами природной воды максимальная биомасса бактерий составила около 1 мг сырого вещества/л, диапазон значений удельных скоростей роста 1,5—2,5 сут⁻¹, величина максимальной продукции 1,0—1,5 мг сырого вещества/(л·сут).

2. ИССЛЕДОВАНИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ РОСТА ЛАБОРАТОРНЫХ АЛЬГОБАКТЕРИАЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

Рост бактериопланктона в фильтрованных пробах может происходить до исчерпания запаса доступных питательных веществ. В отношении бактериопланктона широко распространено мнение, что рост бактерий сдерживается низким содержанием органических веществ. Однако последние исследования ряда авторов по морскому и пресноводному микропланктону с применением радиоизотопа ^{32}P [6, 15, 16] показали, что бактериопланктон потребляет минеральный фосфат и, следовательно, является конкурентом водорослей в отношении потребления минерального фосфата.

Для Красноярского водохранилища развитие сине-зеленых водорослей лимитируется в большинстве случаев низким содержанием минерального фосфата [2]. Исследование кинетических зависимостей скоростей роста сине-зеленых водорослей, а также общей численности бактериопланктона от концентрации минерального фосфата позволит выяснить степень конкуренции водорослей и бактерий за источник фосфора.

Предварительные эксперименты с экспонированием проб воды с разных горизонтов показали, что при одновременных добавках минеральных соединений азота (0,8 мг N/л) и фосфора (0,08 мг P/л) увеличивается как концентрация хлорофилла фитопланктона с 8 до 40 мг/м³, так и общая численность бактериопланктона с 0,2–0,3 до 2,1–7,4 млн. кл/мл. При отсутствии добавок не было существенного изменения численности бактериопланктона и фитопланктона.

Из полученных данных следует, что увеличение концентрации фитопланктона после добавки указанных элементов объясняется снятием лимитирования по биогенному элементу, в частности по фосфору, как и в ранее проведенных исследованиях [2]. Однако возрастание общей численности бактериопланктона может быть объяснено как снятием лимитирования по биогенному элементу, так и увеличением органического вещества в среде в процессе роста водорослей, поскольку в данном случае фитопланктон не изолировался от бактериопланктона.

В проведенных в лаборатории экспериментах использовалась природная вода, разбавленная дистиллиированной в соотношении 1 : 1. Часть воды отфильтровывалась, и делались добавки минеральных соединений фосфора в концентрации от 0,02 до 0,43 мг P/л. Из рис. 2 видно, что при отсутствии водорослей происходит увеличение общей численности бактериопланктона при добавках фосфора по сравнению с контролем, что подтверждает сделанное предположение о лимитировании роста бактерий содержанием минерального фосфата. Аналогичная зависимость наблюдалась для бактериопланктона и в присутствии водорослей.

Анализ содержания минерального фосфата в среде (см. рис. 2) показывает существенное изъятие бактериями в течение первых двух суток фосфора в концентрации до 0,1 мг P/л. В дальнейшем

практически не происходит изменений фонового содержания фосфора, однако в присутствии водорослей снижение численности бактерий (а также водорослей) может увеличивать фоновое содержание фосфата.

Увеличение общей численности бактериопланктона при добавках минерального фосфата происходит на фоне уменьшения содержания фосфора в среде и концентрации растворенной органики, измеренной по перманганатной окисляемости с 3,3 до 2,3 мг O_2 /л.

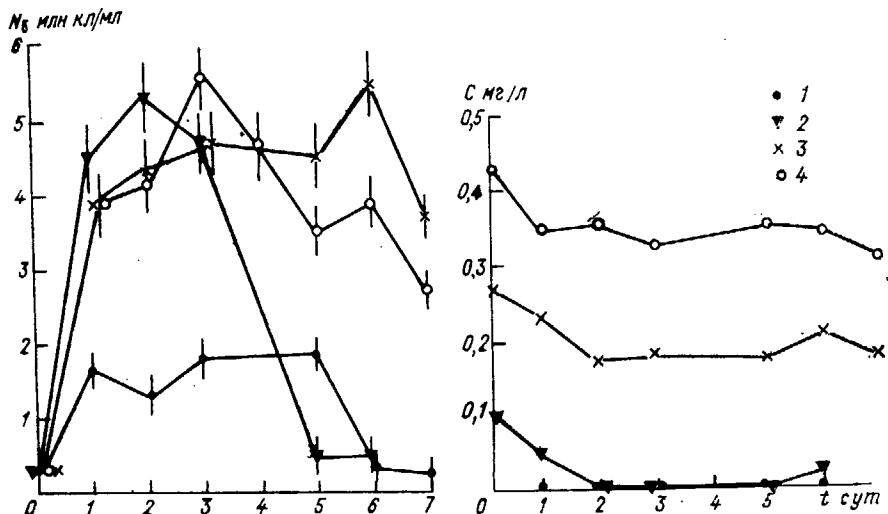


Рис. 2. Влияние добавок минеральных соединений фосфора на численность бактериопланктона N_6 экспонированных проб и фоновое содержание минерального фосфора в среде.

1 — контроль; 2 — добавка 0,1 мг Р/л; 3 — добавка 0,27 мг Р/л; 4 — добавка 0,43 мг Р/л.
Точность определения минерального фосфора в среде $\pm 0,01$ мг Р/л.

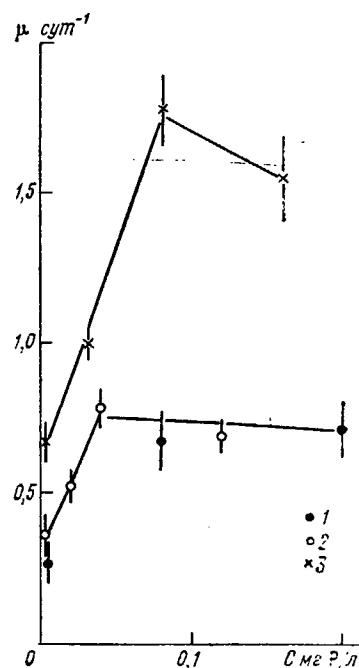
В контроле в фильтрованных пробах значения удельной скорости роста бактериопланктона составляли $2,0 \text{ сут}^{-1}$, максимальная биомасса $0,6\text{--}0,9 \text{ мг}/\text{л}$, что согласуется с ранее полученными данными для фильтрованных проб. При добавках минерального фосфата удельная скорость роста бактериального сообщества увеличивается до $3,0\text{--}3,1 \text{ сут}^{-1}$ и при этом максимальная биомасса составляла $1,8 \text{ мг сырого вещества}/\text{л}$, продукция $2,5 \text{ мг}/(\text{л}\cdot\text{сут})$. В присутствии водорослей рост бактериопланктона с добавками фосфора осуществлялся с максимальной скоростью $2,6\text{--}2,8 \text{ сут}^{-1}$, что несколько ниже, чем при отсутствии водорослей.

В последующих экспериментах использовались пробы воды, взятые в разные периоды развития водной экосистемы залива Сыда Красноярского водохранилища. Часть воды отфильтровывалась от водорослей, и деталились добавки минеральных соединений

фосфора в концентрации от 0,02 до 0,2 мг Р/л с целью снятия кинетической зависимости удельной скорости роста бактериопланктона от концентрации минерального фосфора. Из рис. 3 видно, что в конце июня — начале июля (период массового развития диатомовых водорослей в водосме) общая численность бактериопланктона откликается на добавки фосфора и максимальная скорость роста в этот период составила 0,7—0,85 сут⁻¹. В августе месяце в период массового развития сине-зеленой водоросли *Aphanizomenon flos-aquae* удельная скорость роста бактериопланктона как в контроле, так и в опыте возрастает и достигает 1,6—1,9 сут⁻¹. Как видно из рис. 3, насыщающая концентрация потребления минерального фосфата бактериями варьирует в разные сезоны от 0,04 до 0,08 мг Р/л.

Эксперименты с добавками минеральных соединений азота в форме NaNO_3 и фосфора в форме K_2HPO_4 позволили получить кинетические зависимости роста сине-зеленых водорослей *Aphanizomenon* и *Anabaena* от содержания фосфата в среде (рис. 4).

Рис. 3. Зависимость удельной скорости роста μ природного бактериопланктона в разные сезоны развития от концентрации минерального фосфора С 26 июня (1), 7 июля (2) и 11 августа 1987 г. (3).



Оказалось, что насыщающая концентрация потребления минерального фосфата бактериями практически совпадает с насыщающей концентрацией для сине-зеленой водоросли *Aphanizomenon*. Рост *Aphanizomenon* зависит также от соотношения концентраций азота и фосфора, причем оптимальная величина $\text{N} : \text{P} = 10 : 1$. С увеличением отношения $\text{N} : \text{P}$ от 10 : 1 до 30 : 1 в сообществе сине-зеленных водорослей может доминировать другая водоросль *Microcystis*. Для *Anabaena* изменение соотношения азот:фосфор в диапазоне 3 : 1 до 30 : 1 не влияет на скорость роста. Наличие ингибирования роста высокими концентрациями фосфата не позволяет водоросли *Aphanizomenon* доминировать в смеси с водорослью *Anabaena* (или *Microcystis*) при высоких входных потоках фосфора.

Учет возможности лимитирования природного бактериопланктона минеральными соединениями фосфора позволит уточнить механизм круговорота фосфора в водосме, а также взаимоотношение

цветущих водорослей и бактерий при низких концентрациях фосфора. При более высоких концентрациях минеральных соединений фосфора вклад бактериопланктона в его потребление не столь существен и динамика массовых видов сине-зеленых водорослей определяется как величиной потока фосфора, так и соотношением потоков азота и фосфора.

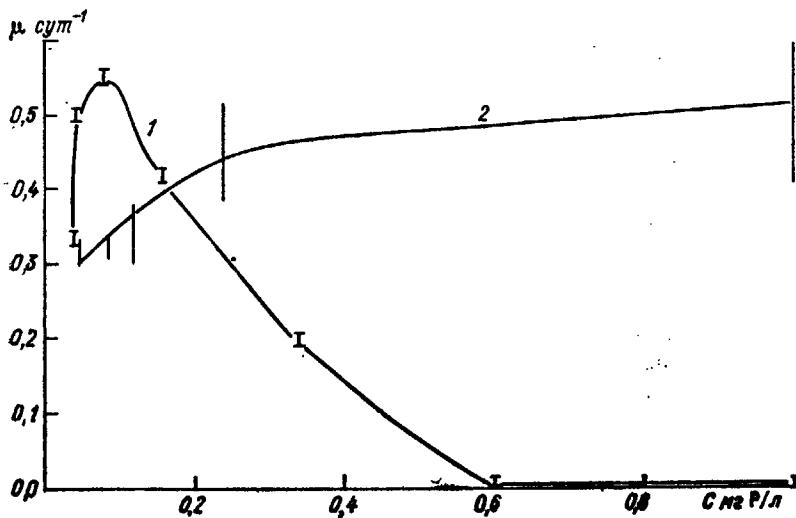


Рис. 4. Зависимость удельной скорости роста μ сине-зеленых водорослей *Aphanizomenon* (1) и *Anabaena* (2) от концентрации минерального фосфора C .

3. ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ МОДЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ ЗООПЛАНКТОН—БАКТЕРИОПЛАНКТОН

В научной литературе дискутируется вопрос об эффективности бактериальной пищи для представителей раккового зоопланктона. Изучение роли бактериопланктона в питании массовых видов зоопланктона, согласно данным [3], показало, что бактериальная продукция может быть достаточной для удовлетворения пищевых потребностей от 10 до 30 % ветвистоусых раков Нарочанских озер. Однако, согласно другим данным [8], суточный рацион одного из ветвистоусых раков при питании естественным бактериопланктоном Нарочанских озер составлял лишь 1–3 % сырой массы тела, и, следовательно, водные бактерии не могли в данном случае играть заметную роль в удовлетворении пищевых потребностей зоопланктона.

В проведенных нами экспериментах в фильтрованные пробы, содержащие только бактериопланкton, были внесены особи *Chydorus* из расчета 0,5 экз./мл. Особи зоопланктона до этого поддерживались в активно растущей культуре. Как видно из рис. 5 в экспериментах численность зоопланктона незначительно увеличилась

в первые двое суток, а затем стала резко падать. На 5-е сутки практически не было найдено ни одной живой особи. Косвенным фактором не благополучного состояния зоопланктона уже на 2-е—3-и сутки служила низкая двигательная активность особей в толще воды. Из сравнения биомассы бактериопланктона в контроле (фильтрованная проба) и в эксперименте (фильтрованная проба с зоопланктоном) следует, что максимальные значения биомассы бактерий практически не отличаются и составляют 2,4—2,7 мг/л. Рассчитанное значение продукции бактериопланктона для контрольных проб за первые двое суток и за четвертые сутки N_{300} экз/мл

составило 2,0 и 1,4 мг сырой биомассы/(л·сут) соответственно. Для опытных проб рассчитанное значение продукции за первые двое-трое суток составило 1,5 мг сырой биомассы/(л·сут), что несколько ниже контроля. Однако биомасса зоопланктона в период максимальной численности составляла 8—9 мг/л, что в несколько раз превосходило суточную продукцию бактериопланктона и его биомассу. Бактериопланктон в данном случае не мог обеспечить поддержание жизнедеятельности требуемой биомассы зоопланктона, однако последующая гибель особей зоопланктона и уменьшение его численности не способствовали поддержанию и сохранению более низкого уровня биомассы зоопланктона.

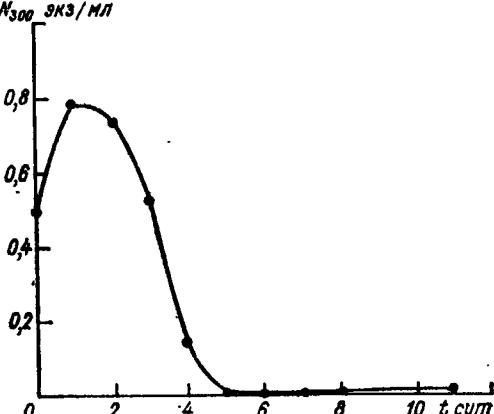


Рис. 5. Динамика численности раккового зоопланктона *Chydorus sphaericus* (N_{300}) в пробах, содержащих только бактериопланктон.

Ранее проведенные эксперименты по кормлению дафний культурами микроорганизмов *Azotobacter* sp. и *E. coli* показали, что эти виды, взятые в качестве единственных источников пищи, потребляются дафниями. Однако все культивировавшиеся ракчи гибли по истечению некоторого времени, что свидетельствует о неполнотенности данного бактериального корма для дафний [18].

В наших экспериментах биомасса бактериопланктона в условиях отмирания 8—9 мг сырого вещества зоопланктона в 1 л существенно не увеличилась и даже не достигла своей первоначальной величины, что, по-видимому, связано с каким-либо ингибирующим влиянием выделений отмершего зоопланктона.

Таким образом, при условии наличия только бактериопланктона особи *Chydorus* практически не растут и гибнут на 5-е сутки, что свидетельствует об отсутствии требуемого количества и качества пищи.

4. ИССЛЕДОВАНИЕ ДИНАМИКИ РАЗВИТИЯ И ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВИДОВ В ПРОСТЕЙШЕЙ ТРЕХЗВЕННОЙ СИСТЕМЕ

В качестве одной из гипотез возникновения цветения сине-зеленых водорослей приводятся данные, что цветущие виды не выедаются водными животными (зоопланктоном, растительноядными рыбами) и тем самым создаются условия для накопления водорослей в водоемах [4, 13]. Однако последующие исследования авторов [9, 10, 17] показали, что отдельные представители сине-зеленых водорослей могут потребляться как планктонными ракообразными, так и рыбами.

4.1. Рост и эффективность потребления корма раковыми зоопланктоном на примере *Chydorus*. Многими авторами утверждается, что сине-зеленая водоросль *Aphanizomenon* является токсичным видом для водных животных и не используется ими в качестве пищи [4, 13]. Но в работах Сорокина с соавторами [9, 17] с использованием радиоуглеродного метода показано, что *Aphanizomenon* по своей пищевой ценности для планктонных ракообразных и личинок рыб не уступает зеленым и диатомовым водорослям. Уточнение данного факта позволит на примере сине-зеленої водоросли *Aphanizomenon* поставить под сомнение гипотезу цветения, вызванного несъедобностью сине-зеленых водорослей.

В наших предварительных опытах было показано, что *Chydorus* способен развиваться в небольших объемах воды и достигать больших плотностей. В экспериментах использовались культуральные объемы 0,2—0,3 л.

В первом эксперименте при освещенности $E_0 = 2 \pm 0,5$ клк в начальный момент производился засев *Chydorus* в концентрации 2,2 экз/мл, что соответствует 25 мг сырой биомассы/л. Начальная биомасса сине-зеленої водоросли *Aphanizomenon* составляла 117 мг сырой биомассы/л. Как видно из данных рис. 6 концентрация зоопланктона после небольшого увеличения стабилизировалась на первоначальном уровне и составляла в среднем 28 мг/л в течение 11 суток. При этом происходило падение биомассы водорослей с 117 до 15—20 мг/л в отмеченный период. В дальнейшем биомасса водорослей уменьшилась примерно до 2 мг/л, т. е. культура *Aphanizomenon* почти исчезла. Однако через некоторое время произошло заражение исходного сообщества зеленої водорослью *Ankistrodesmus*, которая за сравнительно короткий период достигла биомассы 300 мг/л. Следует отметить, что период нарастания биомассы зеленої водоросли сопровождался уменьшением биомассы зоопланктона с 5—10 мг/л практически до нуля. Произошла гибель зоопланктона. Это, по-видимому, было обусловлено отсутствием пищи для *Chydorus* и тем, что *Ankistrodesmus* в активном состоянии не может выступать источником корма.

В контроле по сравнению с опытом, как и ожидалось, произошло увеличение биомассы водорослей с 117 до 280 мг/л, так как выедание зоопланктоном отсутствовало (рис. 7). Однако на чет-

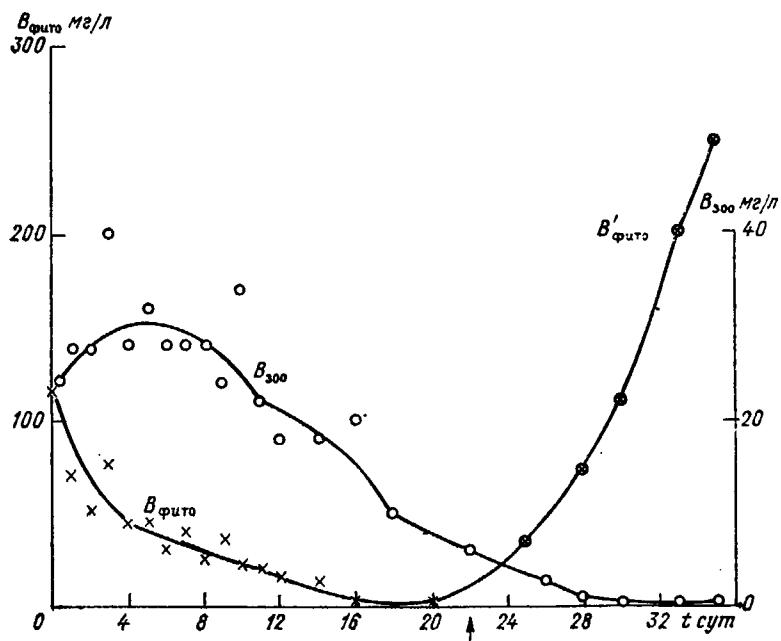


Рис. 6. Изменение плотности культуры зоопланктона *Chydorus* (B_{300}) и водорослей *Aphanizomenon* ($B_{\text{фито}}$), *Ankistrodesmus* ($B'_{\text{фито}}$) в опытах при освещенности 2 клк.

Стрелкой отмечен момент смены видового состава водорослей.

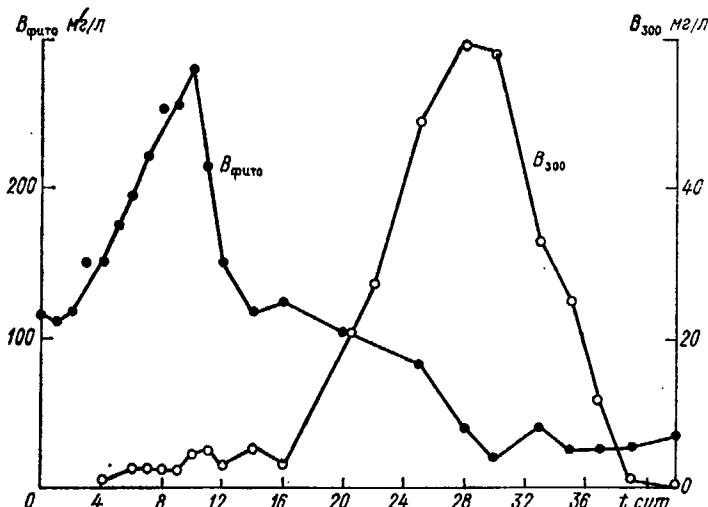


Рис. 7. Изменение плотности культуры зоопланктона *Chydorus* (B_{300}) и синезеленой водоросли *Aphanizomenon* ($B_{\text{фито}}$, $B'_{\text{фито}}$) в контрольных опытах при освещенности 2 клк.

вертыс сутки было зарегистрировано заражение контрольной культуры единичными особями *Chydorus*, концентрация которых стала постепенно расти и на десятые сутки достигла 0,4 экз/мл или 4,5 мг сырого вещества. В дальнейшем в контроле происходило уменьшение биомассы водорослей, что может быть связано как с выеданием *Chydorus*, так и с естественным отмиранием. Однако уменьшение биомассы водорослей с 280 до 20 мг/л сопровождалось увеличением биомассы зоопланктона с 4,5 до 58 мг/л. В дальнейшем биомасса зоопланктона стала уменьшаться, и на 42-сутки концентрация *Chydorus* стала практически нулевой.

Проведенный эксперимент выявил соответственные изменения динамики концентрации водорослей и зоопланктона, что позволяет утверждать о потреблении раковым зоопланктом культуры сине-зеленой водоросли *Aphanizomenon* в качестве корма. Поскольку отсутствуют литературные данные по потреблению *Chydorus* водорослей типа *Aphanizomenon*, а механизм потребления длинных отдельных нитей водорослей раковым зоопланктомон до конца не ясен, то данный вывод нуждается в дополнительном обосновании. Однако даже визуальные наблюдения за поведением *Chydorus* в культуре с водорослями показали, что отдельные особи *Chydorus*, мигрируя, «цепляются» к мелким колониям *Aphanizomenon*, находящимся на поверхности, и как бы транспортируют их на дно культурального сосуда.

Гипотеза о возможном бактериальном питании, как показали предыдущие и последующие эксперименты, не имеет для наших условий существенного значения и позволяет пренебречь вкладом бактериального звена в пищевой рацион *Chydorus*.

Данные эксперименты позволяют предварительно оценить величины продукции зоопланктона (P), а также коэффициент эффективности потребления корма на рост (K_1).

Продукция зоопланктона, а также водорослей рассчитывалась по скорости изменения биомассы (численности). Очевидно, что расчет продукции зоопланктона по изменению его численности является заниженным, так как в данном случае не учитываются затраты на поддержание метаболизма водных животных.

Из приведенных расчетов следует, что продукция зоопланктона достигала в проведенных экспериментах 9 мг сырого вещества/(л·сут). Расчет коэффициента K_1 для интервала времени 16—30 сут, когда происходят разнонаправленные процессы изменения биомассы водорослей и зоопланктона, дает величину $K_1=0,67$, при этом средняя продукция зоопланктона составляет 6 мг/(л·сут). Для интервала времени 10—30 сут $K_1=0,21$. Поскольку концентрация потребленного корма учитывалась в данном случае только по изменению биомассы за интервал времени, то эта концентрация является заниженной, так как на каждом интервале времени существует собственный рост водорослей, что увеличит величину суточного потребления водорослей зоопланктоном. Расчет коэффициента K_1 с учетом постоянного роста водорослей даст значение $K_1=0,54$ для интервала 16—30 сут. Значение $K_1=0,4 \div 0,5$ может быть при-

нято в качестве опорного, что и подтверждается некоторыми данными для раккового зоопланктона.

Согласно расчетам, доля потребленной биомассы корма от общей биомассы зоопланктона ежесуточно составляет в среднем 0,3, т. е. ежесуточно потребляется корма в среднем 30 % биомассы зоопланктона.

В последующих экспериментах продолжительностью 45—60 сут и более исследовалось влияние плотности корма *Aphanizomenon* на рост раккового зоопланктона *Chydorus*. Варьировался начальный засев водорослей в диапазоне от 40 до 250 мг/л. С целью

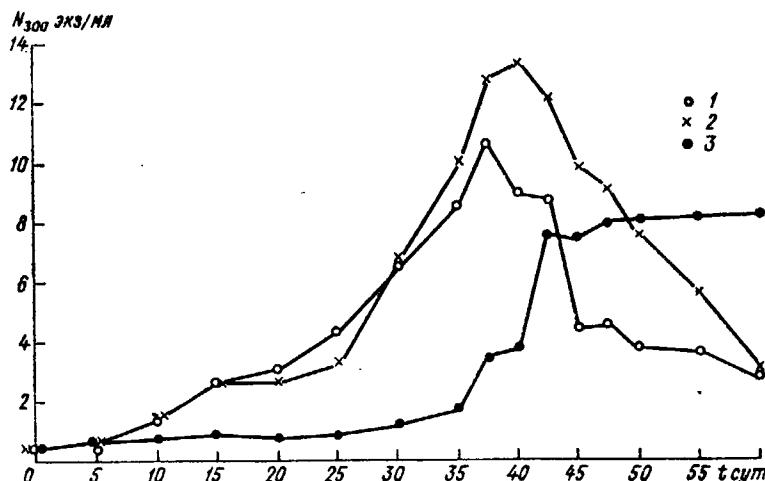


Рис. 8. Динамика плотности культуры *Chydorus* (N_{300}) в зависимости от начальной плотности водорослей *Aphanizomenon* ($B_{\text{факт}}$) в сообществе при освещенности 2 клк.

$B_{\text{факт}} = 70 \text{ мг/л}$ (1); 130 мг/л (2); 250 мг/л (3).

управления интенсивностью роста фотоавтотрофного звена использовался световой фактор, и культивирование сообщества осуществлялось при двух уровнях поверхностной освещенности $2 \pm 0,5$ и $5 \pm 0,5$ клк. Во всех случаях начальный засев *Chydorus* составлял 0,5 особи/мл или 5,7 мг/л.

Из рис. 8 следует, что при освещенности $2 \pm 0,5$ клк после 4—5-суточной лаг-фазы численность *Chydorus* начинает увеличиваться и достигает своего максимума на 37—40-е сутки. При этом максимальная численность *Chydorus* составляла более 12 особи/мл и зависела от начальной плотности водорослей. При большой концентрации водорослей (250 мг/л) рост зоопланктона существенно замедлен в течение почти 30 сут, и только после этого численность начинает увеличиваться, но максимальное значение не превышает 8 особей/мл на 40—45-е сутки. По всей видимости, при больших концентрациях водорослевого корма рост зоопланктона начинается только после процессов отмирания водорослей.

В эксперименте увеличение освещенности до $5 \pm 0,5$ кЛ при совпадающих значениях начальной плотности водорослей существенно ускоряет рост раккового зоопланктона (рис. 9). Так, максимальная численность *Chydorus* более 12 особей/мл достигается на 23-и—25-е сутки. При низкой концентрации корма (около 40 мг/л биомассы водорослей) рост зоопланктона существенно замедляется, и максимальная численность *Chydorus* при этом не превышает 8—9 особей/мл на 30—35-е сутки.

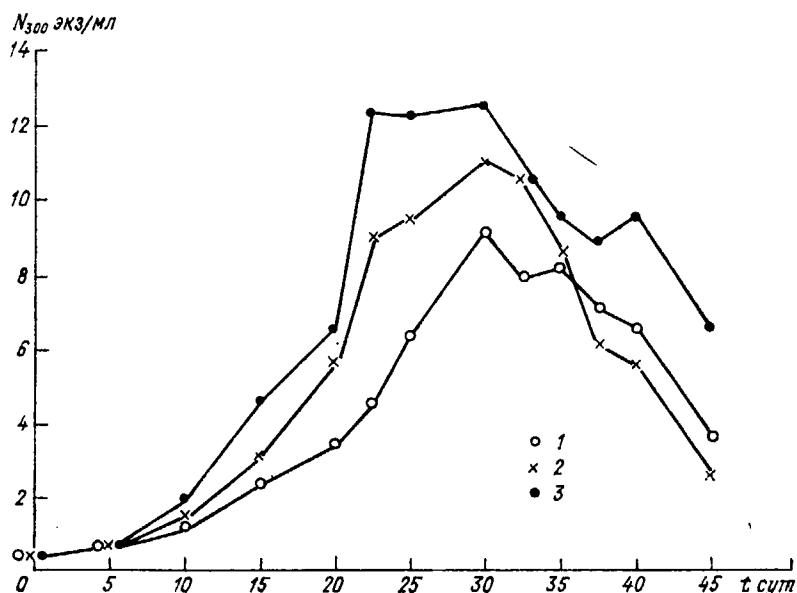


Рис. 9. Динамика плотности культуры *Chydorus* (N_{300}) в зависимости от начальной плотности водорослей *Aphanizomenon* ($B_{\text{фито}}$) в сообществе при освещенности 5 кЛ.

$B_{\text{фито}} = 40$ мг/л (1); 70 мг/л (2); 130 мг/л (3).

Данные сопоставления расчетов продукции зоопланктона на отдельных участках со значениями плотности биомассы водорослей, приходящейся на одну особь потребителя на этом временном интервале, приведены на рис. 10. Видно, что максимальная продукция зоопланктона на отдельных участках достигает 20—28 мг/л·сут, и при этом оптимальная концентрация водорослевого корма, приходящаяся на одну особь *Chydorus*, составляет 15—40 мг/л или 1,3—3,5 г сырого вещества водорослей на 1 г сырого вещества зоопланктона в сутки.

Влияние освещенности на рост зоопланктона в опытах, возможно, проявляется не прямо, а опосредованно — через водоросли. По-видимому, при низких освещенностях и больших плотностях водорослей в среде накапливаются продукты жизнедеятельности как зоопланктона (например, аммонийный азот и т. д.), так и

водорослей, которые могут тормозить рост *Chydorus*. С ростом освещенности скорость роста водорослей возрастает, происходит потребление, например, аммонийного азота и продукция зоопланктона увеличивается. Возможно также превращение экскретируемых веществ зоопланктона в формы, не ингибирующие его рост (например, азот из аммонийной формы переходит в нитратную), посредством бактериопланктона и т. д.

В эксперименте при освещенности 2 клк наряду с динамикой водорослей и зоопланктона контролировалось изменение общей

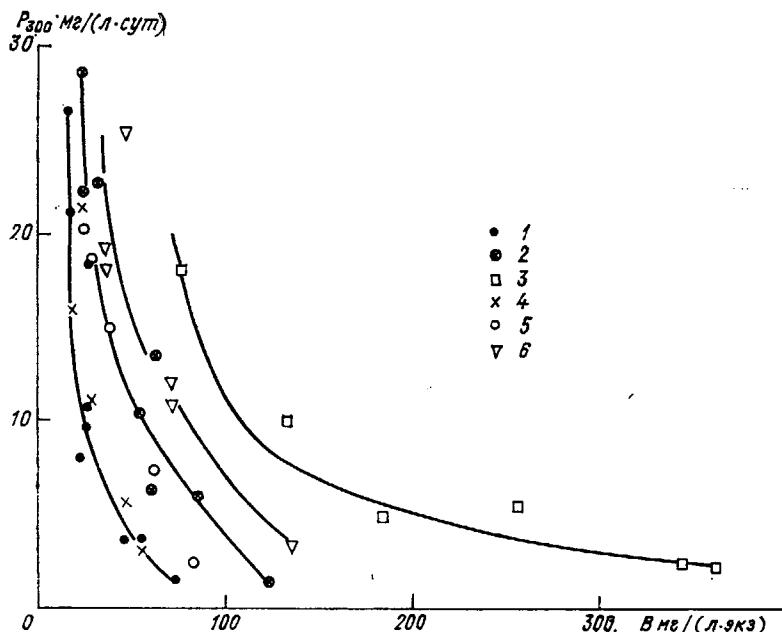


Рис. 10. Зависимость продуктивности культуры раккового зоопланктона *Chydorus* (P_{300} , в расчете на массу сырого вещества) от концентрации водорослевого корма, приходящегося на 1 экземпляр рака при разных начальных плотностях

($B_{\text{фито}}$) и условиях освещения $E_0 = (2 \pm 0,5)$ клк (1—3) и $(5 \pm 0,5)$ клк (4—6). $B_{\text{фито}} = 70$ мг/л (1); 130 мг/л (2); 250 мг/л (3); 40 мг/л (4); 70 мг/л (5); 130 мг/л (6).

численности бактерий как в трехкомпонентном сообществе, так и в двухкомпонентных сообществах с фито- и зоопланктоном по отдельности, а также в фильтрованных пробах, где присутствовал только бактериопланктон.

При отсутствии зоопланктона максимальная биомасса бактерий достигает значений 1,5—1,7 мг/л при высоких плотностях водорослей и 0,5 мг/л при низких плотностях водорослей. Максимальная продукция бактериопланктона при высоких плотностях водорослей составляет 0,3—0,5 мг сырого вещества (л·сут), что более чем на порядок ниже продукции водорослей при этих же плотностях (4—9 мг/(л·сут)). Соотношение биомассы водорослей и бактерий $B_{\text{фито}}/B_{\text{бакт}}$ изменяется от 102—270 при низких плотно-

стях водорослей до 166—420 при высоких плотностях. Присутствие зоопланктона существенно не влияет на параметры роста бактериопланктона и его взаимоотношения с водорослями.

4.2. Исследование дополнительного взаимоотношения видов в трехзвенной системе. Если ракковый зоопланктон выступает только в качестве потребителя водорослевой биомассы и между ними отсутствуют другие взаимоотношения, тогда в опыте значения максимальной плотности водорослей должны быть ниже, чем в контроле. Это связано с тем, что биомасса водорослей переходит

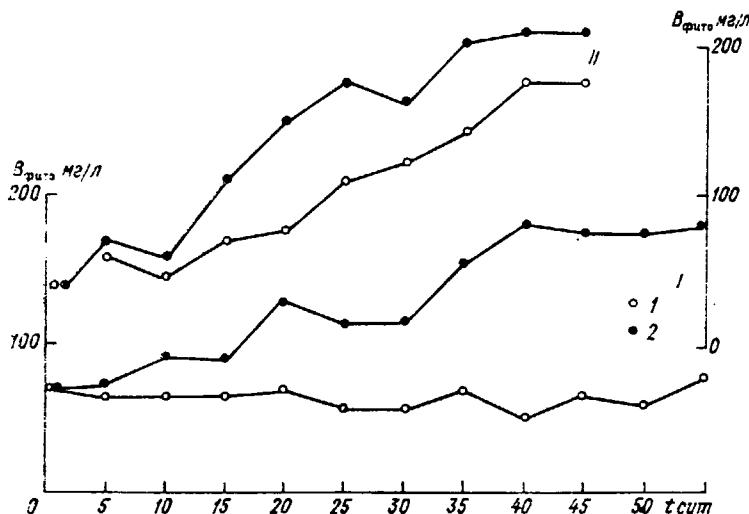


Рис. 11. Изменение плотности культуры *Aphanizomenon* ($B_{\text{фито}}$) в контроле без зоопланктона (1) и в сообществе с ракковым зоопланктом *Chydorus* (2).
I — освещенность 2 кЛк; II — освещенность 5 кЛк.

в биомассу зоопланктона при увеличении численности последнего. В экспериментах при больших плотностях водорослей, а также в предварительных экспериментах (см. рис. 6) действительно практически сразу кривая динамики изменения биомассы водорослей в опыте была ниже подобной кривой в контроле. И с увеличением численности зоопланктона разница значений биомассы водорослей в опыте и контроле возрастила, чего и следовало ожидать. Однако при низких значениях начальной плотности культуры *Aphanizomenon* мы не получили подобной закономерности. Опыты показали, что при поверхностной освещенности культуры 2 и 5 кЛк и начальной плотности водорослей 40 и 70 мг/л значения биомассы водорослей в опыте с зоопланктом были выше, чем в контроле при отсутствии зоопланктона (рис. 11). Если в первом эксперименте максимальная биомасса водорослей в опыте превышала биомассу в контроле на 110—120 мг/л, то во втором — на 40—80 мг/л.

Таким образом, эксперименты продемонстрировали взаимодействие между водорослями *Aphanizomenon* и раковым зоопланктоном *Chydorus*, которое проявилось в увеличении скорости роста водорослей при наличии зоопланктона. Все это согласуется и с данными, приведенными в литературе [7].

Какие же могут быть объяснения полученного эффекта?

Выскажем предположение, что растущий зоопланктон является источником веществ, которые могут потребляться водорослями и концентрация которых в контроле либо нулевая, либо недостаточная для активного роста. Недостаточно активный рост водорослей в контроле может быть объяснен, кроме световых условий, также и возможным лимитом по биогенным элементам. Только в начальный период эксперимента дслались добавки во все колбы азота и фосфора в концентрации 0,244 мг Р/л и 0,4 мг N/л в аммонийной форме. При постоянстве для водорослей экономических коэффициентов по азоту и фосфору указанных добавок элементов хватило бы, чтобы вырастить 325 мг/л водорослей до исчерпания фосфора и только 40 мг сырого вещества/л до исчерпания азота. Отсюда следует, что в первую очередь культура водорослей лимитируется по источнику азота.

Рассчитаем максимально возможную биомассу водорослей в контроле, например при освещенности 5 клк и начальной плотности 40 мг/л. Максимальная плотность будет суммироваться из начальной биомассы засева, биомассы, выросшей на добавках азота, и биомассы, которая может вырасти за счет внутриклеточных запасов азота, а также азота находившегося в фоновой среде. И тогда суммарная биомасса $\sum_i B_i = 40 + 40 + 40 = 120$ мг/л. В контролльном эксперименте биомасса достигала 130—140 мг/л, что несколько превышает расчетное значение. Данное превышение могло быть обусловлено как изменением экономического коэффициента по азоту за счет изменения процессов биосинтеза в клетке, так и возможностью азотфиксации сине-зеленых водорослей.

По аналогии с контролем можно считать, что в опыте концентрация азота достаточна для достижения максимальной биомассы водорослей 120—140 мг/л. Учитывая, что азот биомассы водорослей переходит в азот биомассы ракового зоопланктона, а экономический коэффициент по азоту для *Chydorus* несколько отличается от водорослевого, будем считать, что в опыте предельная расчетная суммарная биомасса сообщества составит 120—140 мг/л или несколько больше. Биомасса бактериопланктона в данном случае не будет приниматься во внимание, так как ее максимальное значение не превышало 2—3 мг/л на протяжении проводимых экспериментов. Если в контроле расчетная по азоту предельная биомасса достигалась на 30—37-е сутки эксперимента, то в опыте расчетная суммарная биомасса водорослей и раков достигалась на 15—16-е сутки, а на 30—37-е сутки опыта составила 250—280 мг/л, т. е. в 2 раза превышала максимально расчетную.

При среднем значении продукции зоопланктона $4,5 \div 5$ мг/(л × сут) и коэффициенте $K_1 = 0,5$ мы получим, что раками сже-

суточно потребляется 9—10 мг/л водорослей. Если рассчитать, какое количество биомассы водорослей подвергается переработке зоопланктоном, например за 25 сут эксперимента, начиная после 5-суточной лагфазы, то окажется, что эта величина составит 225—250 мг/л. Большая часть от переработанной биомассы будет выведена из организма рачка в виде экскретируемых веществ. Поскольку экскретируемыми веществами являются в основном азотсодержащие, например мочевина и т. п., можно сделать вывод о том, что зоопланктон обеспечивает постоянный поток азота в форме, которая наиболее эффективно используется водорослями [12]. Предполагаемый на основе предварительных расчетов, вклад экскретируемого источника в суммарную обеспеченность азотом в начале эксперимента составляет 10 %, а в дальнейшем возрастает до 100 %.

Мы можем только предполагать, основываясь на литературных данных [5, 7, 12], конкретный тип экскретируемых веществ. Однако результат, свидетельствующий о двукратном увеличении суммарной биомассы сообщества водоросли — зоопланктон, при сравнении с водорослевым контролем позволяет высказать несколько объяснений:

1) экскретируемый зоопланктоном азот потребляется *Aphanizomenon* более эффективно и экономично, чем азот, внесенный в виде солей $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, $(\text{NH}_4)_3\text{PO}_4$ в начале эксперимента;

2) возможно существование тесной связи экскретируемых веществ и процессов азотфиксации водорослей;

3) экскретируемый азот может явиться причиной изменения направленности процессов биосинтеза у водорослей в сторону уменьшения азотсодержащих веществ и, как следствие этого, снижения потребления азота.

Здесь уместно высказать гипотезу, что ракок *Chydorus* своими выделениями изменяет биохимический состав биомассы водорослей в сторону более благоприятной для питательной ценности. И тогда резкое увеличение численности зоопланктона в середине и конце опыта можно объяснить не только тем, что *Chydorus* лучше потребляет отмершие водоросли, но и тем, что именно теперь питательная ценность биомассы водорослей соответствует требованиям рачка.

В дальнейшем необходимо более детально исследовать экскретируемые вещества раккового зоопланктона, а также провести контроль биохимического состава биомассы *Aphanizomenon*, что позволит однозначно трактовать имеющие место взаимоотношения между спирне-зеленой водорослью (возбудителем цветения) и ракками.

5. ВЫВОДЫ

На основании проведенных экспериментов с модельными и природными сообществами планктонных организмов можно сделать следующие выводы:

1. Динамика и видовой состав цветущего сине-зеленого сообщества водорослей определяется как величиной потока фосфора, так и соотношением потоков азота и фосфора. При низких концентрациях фосфата бактериопланктон активно потребляет минеральный фосфат и может служить конкурентом водорослей. Насыщающая концентрация потребления минерального фосфата бактериями может совпадать с таковой для сине-зеленої водоросли *Aphanizomenon*.

2. На основании сопоставления фактической динамики изменения биомассы сине-зеленої водоросли *Aphanizomenon* и раккового зоопланктона *Chydorus* в длительных экспериментах и расчетных данных можно заключить, что *Aphanizomenon* служит источником пищи для *Chydorus*. Бактериопланктон не может выступать единственным источником корма для данного вида зоопланктона, так как при отсутствии водорослей происходила гибель *Chydorus*. Данный факт ставит под сомнение гипотезу цветения, вызванного несъедобностью сине-зеленых водорослей.

3. Максимальная продукция рака *Chydorus* на отдельных временных интервалах достигает 20—28 мг сырого вещества/(л·сут), максимальная численность — до 14 особей/мл, при этом коэффициент эффективности использования корма *Aphanizomenon* на рост $K_1 = 0,21 \div 0,67$.

4. В трехзвенной системе обнаружено взаимодействие между водорослями и зоопланктоном, проявившееся в существенном увеличении биомассы водорослей при наличии *Chydorus*. Рассмотрен вариант взаимоотношения водоросль—ракоч через экскретируемые зоопланктоном источники азота, активно потребляемые сине-зелеными водорослями. Высказано предположение о целенаправленном воздействии экскретируемых зоопланктоном веществ на биохимический состав водорослей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Болсуновский А. Я. и др. Прогнозирование состояния фитопланктона водоемов на основе флуоресцентного метода.—ДАН СССР, 1987, т. 297, № 6, с. 1509—1511.
2. Болсуновский А. Я.. Шур Л. А., Звегинцева Н. И. Анализ условий развития фитопланктона в эвтрофном водоеме.—Водные ресурсы, 1988, № 6, с. 96—102.
3. Беляцкая-Потаенко Ю. С. Количественные данные по бактериальному питанию зоопланктона.—В кн.: Биологические основы рыбного хозяйства на внутренних водоемах Прибалтики. Минск, 1964, с. 277—282.
4. Гюрикова С. В., Демина Н. С. Водоросли — продуценты токсических веществ.—М.: Наука, 1974.—256 с.
5. Гутельмахер Б. Л.. Метаболизм планктона как единого целого.—Л.: Наука, 1986.—155 с.
6. Драбкова В. Г., Островская Т. А. Интенсивность бактериального потребления минерального фосфора в озерах.—Микробиология, 1988, т. 56, вып. 1, с. 165—167.
7. Крючкова Н. М. Трофические взаимоотношения зоо- и фитопланктона.—М.: Наука, 1989.—124 с.
8. Мануйлова Е. Ф. Ветвистоусые ракчи фауны СССР.—М.—Л.: Наука, 1964, с. 326.

- 9.-Панов Д. А., Сорокин Ю. И. О роли фитопланктона в питании личинок леща, плотвы и густеры.— В кн.: Экология и физиология сине-зеленых водорослей. М.—Л.: Наука, 1965, с. 240—245.
10. Пушкарь В. Я., Стыгар В. М. Сине-зеленые водоросли в питании растительноядных рыб.—Актуальные проблемы биологии сине-зеленых водорослей. М.: Наука, 1974, с. 119—125.
11. Разумов А. С. Прямой метод учета бактерий в воде. Сравнение его с методом Коха.—Микробиология, 1932, т. 1, вып. 2, с. 131.
12. Раймонт Дж. Планктон и продуктивность океана. Т. 2. Зоопланктон. Часть II.—Москва: Агропромиздат, 1988.—356 с.
13. Смирнов Н. Н., Фокистова О. И. О токсичности сине-зеленых водорослей.—Труды Ин-та биологии водохранилищ АН СССР, 1963, вып. 5(8), с. 10—12.
14. Сорокин Ю. И. Численность и продукция бактерий в воде и донных осадках центральной части Тихого океана.—ДАН СССР, 1970, т. 192, № 3.
15. Сорокин Ю. И. Сравнительная роль фитопланктона и бактериопланктона в потреблении фосфата в верхних слоях воды юго-восточной части Тихого океана.—ДАН СССР, 1983, т. 272, № 4, с. 1003—1006.
16. Сорокин Ю. И. Интенсивность потребления минерального фосфата морским микропланктоном.—ДАН СССР, 1984, т. 276, № 2, с. 508—512.
17. Сорокин Ю. И. и др. Опыт применения радиоуглеродного метода для изучения трофической роли сине-зеленых водорослей.—В кн.: Экология и физиология сине-зеленых водорослей. М.—Л.: Наука, 1965, с. 235—240.
18. Экологическая система Нарочанских озер/Под ред. Г. Г. Винберга.—Минск, 1985, с. 143.

ARTIFICIAL MICROECOSYSTEMS AS AN INSTRUMENT OF QUANTITATIVE ECOLOGY

(On the problem of water bodies blooming)

**A. Ya. Bolsunovsky, N. S. Abrosov, N. I. Zvegintseva,
E. B. Khromechek, A. M. Prolubnikov**

Institute of Biophysics, USSR Academy of Sciences, Siberian Branch

The paper consideres the problem of water bodies blooming. The possible mechanisms of high-volume development of *Cyanophyceae* and quantitative characteristics of hydrobionts trophic relations are studied with the help of artificial microecosystems of various species composition.

Studied is the development of aquatic organisms in microecosystems from simple ones consisting of bacterioplankton only, to the complex three component systems "phyto-bacterio-zooplankton". It is found on the basis of the experiments with bacterial and algobacterial communities, that the part of natural bacterioplankton could be limited by mineral phosphorus compounds. It is found also the linkage between *Cyanophyceae* and crustaceous zooplankton in a microsystem that could be due to the excreted by zooplankton nitrogen sources. The application of the results obtained for research of natural eutrophic water bodies blooming is discussed and illustrated with Syda Bay of Krasnoyarsk water storage basin.

ОБ ИСПОЛЬЗОВАНИИ МАТЕМАТИЧЕСКИХ МОДЕЛЕЙ В ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ЭКСПЕРТИЗЕ ПРОЕКТОВ ВОДОХОЗЯЙСТВЕННОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

*А. Б. Горстко, А. В. Камышанский, А. Н. Литвиненко,
Г. С. Маркман, М. И. Чердынцева, Р. Э. Штейн, В. В. Матвеева,
М. Е. Карпель, М. В. Комаров, С. Г. Сальников,
И. С. Пашковский*

Ростовский государственный университет

Известно, что на сегодняшний день накоплен достаточно большой объем информации о состоянии водных объектов, о процессах в них происходящих. Имеется и хорошо разработанный математический аппарат для анализа этой информации. Не вызывает сомнения, что применение этих весьма ценных знаний при решении задач экологической экспертизы не только полезно, но и необходимо. Однако...

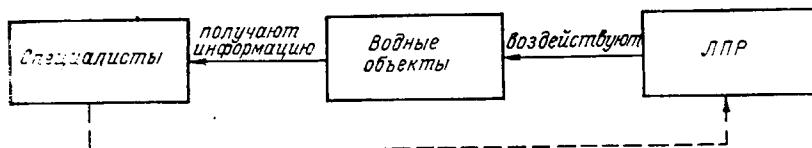
В этой работе мы хотим провести анализ некоторых причин весьма ограниченного использования математических моделей в практических целях, предложить возможный способ устранения этих причин. Рассмотрим систему, включающую водные объекты, с одной стороны, и людей, взаимодействующих с ними, с другой (например, регион или область, на территории которой находится речная сеть, озеро, водосборный бассейн реки или озера). Известно, что во многих регионах экологическая ситуация изменяется — ухудшается качество водных ресурсов, растет заболеваемость населения, связанная с загрязнением окружающей среды и т. п. Как правило, это следствие непродуманной деятельности человека. В настоящее время уже всем ясно, что любой проект вновь создаваемого объекта (завода, фермы и т. п.) должен проходить экологическую экспертизу (ЭЭ): оценку влияния на поверхность, подземную и воздушную среды как на ближайшую, так и на отдаленную перспективу. Подобного рода анализы проводятся различными организациями и сейчас. Однако надо признать, что все они далеки от совершенства. Работы по сбору и переработке информации занимают много времени, информация о состоянии водных объектов устаревает. Выполнение таких работ заметно упростилось бы, а качество улучшилось при использовании возможностей техники. Естественно, специалистам, занимающимся экспертизой проектов водохозяйственной деятельности, хотелось бы:

- автоматизировать работы по черчению карт, сбору информации, набору и изменению пояснительных записок к картам;
- иметь непрерывно пополняемую и изменяемую базу данных (БД);
- автоматизировать ввод, хранение, извлечение картографической информации;

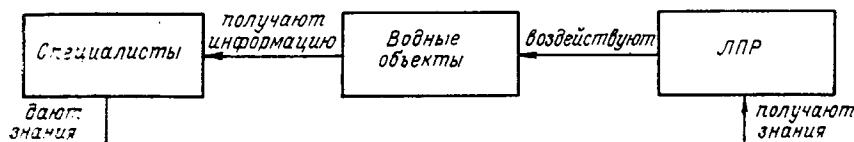
- проводить ЭЭ проектов с помощью ЭВМ;
- ... использовать ЭВМ для проведения комплексной оценки территории.

С другой стороны, ряд специалистов-математиков использует информацию (гидрологическую, гидрохимическую, гидробиологическую) о водных объектах для построения математических моделей. Эти модели можно использовать для машинных экспериментов с водными экосистемами, оценки состояния тех или иных экосистем и водных ресурсов, для прогнозирования качества воды рек, озер, поведения популяций и т. д. Однако практического применения они, как правило, не находят — экспериментировать с моделями могут лишь сами математики. Чтобы использовать математические модели для экологической оценки проектов, необходимо их объединение в общую модель региона и реализация ее на ЭВМ.

Утверждение и осуществление проектов водохозяйственной деятельности зависит в том числе от различных органов: Госкомприроды СССР, Госкомгидромета СССР, министерств, облисполкомов, горисполкомов и т. п. и, конечно, от конкретных лиц, принимающих решения (ЛПР). Именно им и нужна информация о состоянии водных объектов, результаты экологической экспертизы, проведенной специалистами. Однако информация, получаемая ЛПР, не полна. Формы взаимодействия различных категорий лиц с водным объектом схематически представлены ниже:



Штриховая линия здесь изображает существующий неполный поток информации. Для хорошего функционирования такой системы необходима надежная обратная связь:



Что же необходимо для ее установления? Нужно средство общения между специалистами и ЛПР — интерфейс. Он создается программистами при широком участии в проектировании как специалистов-математиков, так и, что особенно важно, самих заказчиков — проектных организаций и ЛПР. В процессе разработки подобной программной системы происходит адаптация к ней будущих пользователей, которые не являются специалистами в вычислительной технике.

На наш взгляд, такое сотрудничество может проходить, например, следующим образом.

Пользователи — конкретные специалисты и ЛПР, математики, программисты вместе обсуждают архитектуру создаваемой программной системы для проведения ЭЭ проектов водохозяйственной деятельности. В результате такого взаимодействия, во-первых, конкретизируются задачи, которые должна решать система. В частности, очерчены следующие классы задач.

1. Проверка воздействия вновь создаваемого объекта на качество воды в различных ситуациях: прогноз на перспективу, аварийный выброс.

2. Оценка ущерба от аварии на существующем объекте.

3. Оценка вклада любого источника загрязнения в концентрацию загрязняющих веществ в данном месте русла (если речь идет о речном бассейне).

4. Оценка состояния реки в период снеготаяния.

5. Нормирование сброса для всех промышленных предприятий данного водосборного бассейна.

6. Проверка влияния технических мероприятий (строительство водохранилища, осушение болот, орошение сельскохозяйственных площадей и т. п.).

7. Установление водоохраных зон и полос.

8. Оценка эффективности планируемых изменений (перенос объекта, различные режимы сброса сточных вод).

9. Разработка режима сброса вод промышленных объектов в различные сезоны (половодье, межень).

10. Оценка воздействия на экосистему реки или озера.

11. Проверка информации, полученной в пунктах наблюдения.

12. Размещение постов наблюдений и проведение натурных экспериментов.

Во-вторых, описывается множество возможных источников загрязнения и процессов, которые следует принимать во внимание при проектировании системы. Конечно, это множество сильно зависит от конкретного региона. Возможно, для некоторых регионов существенно влияние подземных и грунтовых вод. В этом случае необходим сбор соответствующей информации, а также разработка моделей динамики уровня подземных и грунтовых вод, влияния их на речную сеть или озеро.

Для других регионов, быть может, важно учесть воздействие нефтехранилищ, мазутохранилищ, мест складирования гелевого осадка и т. п., что требует учета влияния дренажных вод.

Немаловажен вопрос ввода, хранения и выдачи информации. Для специалистов-проектировщиков желательно вводить и получать информацию в привычных для них формах. Как правило, это карты. Следовательно, существенные требования предъявляются к программному обеспечению: это осуществление ввода, вывода картографической информации, обеспечение ее хранения и возможность использования данных, заключенных в картах, для работы математических моделей. Важен и вопрос представления некартографи-

графической информации. Он тоже должен обсуждаться специалистами, собирающими информацию, математиками и программистами. Можно разбить территорию водосборного бассейна на участки определенной площади (например, 1×1 км) и всю информацию о таком участке хранить в виде вектора состояний. Вместо карты возникает сетка, к узлам которой «привязана» информация о ячейках.

Таким образом, в результате появляется некоторая договоренность о задачах, которые система должна решать, о процессах, которые необходимо учитывать, о способе ввода и вывода информации. Этого достаточно для разработки первого варианта программной системы. Он должен быть создан для некоторого абстрактного региона или для небольшого реально существующего участка рассматриваемой территории.

ЛПР и специалисты критикуют предложенный вариант. Критика их может быть конструктивной — ведь речь идет о реально действующей системе, работу которой они видят и которая работает не так, как им хотелось бы.

На этом пути формируются более детальные требования к системе. Появляется описание всей системы в целом и описание пользовательского интерфейса, который устраивает всех пользователей.

В системе, проектируемой авторами, интерфейс пользователя имеет два уровня:

- интерфейс ЛПР
- интерфейс пользователя-специалиста.

Интерфейс ЛПР позволяет пользователю:

- 1) получить справку о хозяйственной деятельности региона;
- 2) описать ситуацию для проведения ЭЭ;
- 3) дать задание на выполнение ЭЭ;
- 4) для выданной экспертной оценки ситуации запросить расширенную характеристику-рекомендацию.

Каждый из перечисленных шагов может быть выбран ЛПР из основного меню системы.

Первый шаг. Получить справку о хозяйственной деятельности. На этом шаге ЛПР может:

— посмотреть схематическую карту хозяйственной деятельности;

— просмотреть таблицу параметров хозяйственной деятельности для любого объекта (предприятия).

Выбор производится через меню. Просмотр таблицы параметров возможен из меню путем указания названия предприятия или из режима просмотра карты-схемы — подводом курсора.

Второй шаг. Описать ситуацию для проведения ЭЭ.

На этом шаге пользователю предоставляется схематическая карта хозяйственной деятельности. Путем подвода курсора и нажатия определенных клавиш пользователь может:

- удалить хозяйственное предприятие;
- изменить параметры хозяйственной деятельности;

- «построить» новое хозяйственное предприятие;
- «перенести» существующее предприятие на другое место.

В случае изменения параметров или размещения нового предприятия система автоматически переводит пользователя в режим ввода (изменения) параметров путем заполнения табличных позиций. По окончании заполнения пользователь возвращается в режим карты-схемы.

Третий шаг. Дать задание на выполнение экспертизы.

На этом шаге система ведет расчет по описанной пользователем ситуации.

Если в процессе пробной эксплуатации системы выяснится, что время ожидания ответа достаточно велико, необходимо предусмотреть возможность выполнения расчета фоновой задачи с одновременным выполнением на переднем плане какой-либо другой работы по желанию ЛПР.

Четвертый шаг. Запросить расширенную характеристику-рекомендацию.

В режиме меню пользователь может:

- получить словесное описание рекомендаций системы для данной ситуации;
- получить схематическую карту выданных системой рекомендаций;
- получить таблицы параметров для выданных системой рекомендаций;
- дать задание на выполнение экспертизы рекомендуемой ситуации.

Интерфейс пользователя-специалиста, кроме вышеперечисленных действий, позволяет выполнять следующее:

- 1) выбирать режим моделирования: детерминированный или стохастический;
- 2) задавать контрольные точки вычислений — шаги, после которых вычисления останавливаются и система приходит в режим ожидания;
- 3) просматривать описания моделей и изменять параметры моделей;
- 4) выбирать желаемую форму выдачи результатов (карты, таблицы, графики);
- 5) корректировать список характеристик-рекомендаций.

Интерфейс пользователя-специалиста реализуется в виде системы вложенных меню (рис. 1).

Предложенный вид интерфейса определяет следующие функции системы:

- 1) поддержка диалога в режиме «меню»;
- 2) поддержка диалога в графическом режиме (карты-схемы);
- 3) поддержка диалога в режиме заполнения таблиц;
- 4) интерпретация карты-схемы в расчетную схему;
- 5) проведение расчета по схеме;
- 6) получение экспертной оценки;

- 7) решение оптимизационной задачи с целью выработки рекомендаций;
- 8) интерпретация рекомендаций в виде карты-схемы;
 - 9) реализация стохастической составляющей в модели;
 - 10) накопление промежуточных результатов расчета;
 - 11) формирование таблиц;
 - 12) формирование графиков;
 - 13) работа с параметрами хозяйственных предприятий, параметрами моделей, таблицами оценок;

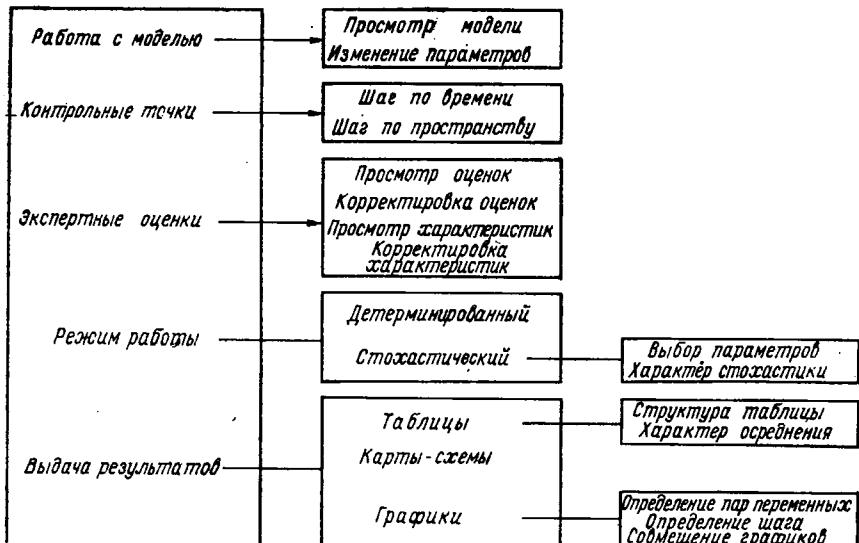


Рис. 1. Система вложенных «меню».

- 14) прерывание расчета в контрольной точке.

В свою очередь функции позволяют выделить следующие модули программной системы:

- Модуль диалогового управления (МДУ),
- Модуль предложения меню (ММ),
- Модуль ввода—вывода параметров путем заполнения табличных позиций (МТП),
- Модуль вывода графической информации (МГИ),
- Модуль ввода в графическом режиме (МВГ),
- Модуль проведения вычислительного эксперимента (МПВ),
- Модуль получения экспертной оценки (МЭО),
- Модуль накопления промежуточных результатов (МНР),
- Модуль повторного запуска на счет из контрольной точки (МПЗ),
- Модуль визуализации таблиц (МВТ),
- Модуль стохастического воздействия (МСВ),
- Модуль оптимизации (МО),
- Модуль завершения работы (МЗР).

Кроме этих модулей, в систему также входит библиотека моделей (БМ), состоящая из моделей хозяйственной деятельности (ХД), моделей природных процессов (ПП).

База данных разделена на четыре модуля данных: данные о хозяйственной деятельности (ДХД), данные о природных процессах (ДПП), таблицы экспертных оценок (ТЭО), таблицы параметров моделей (ТПМ). В целом архитектура системы представлена на

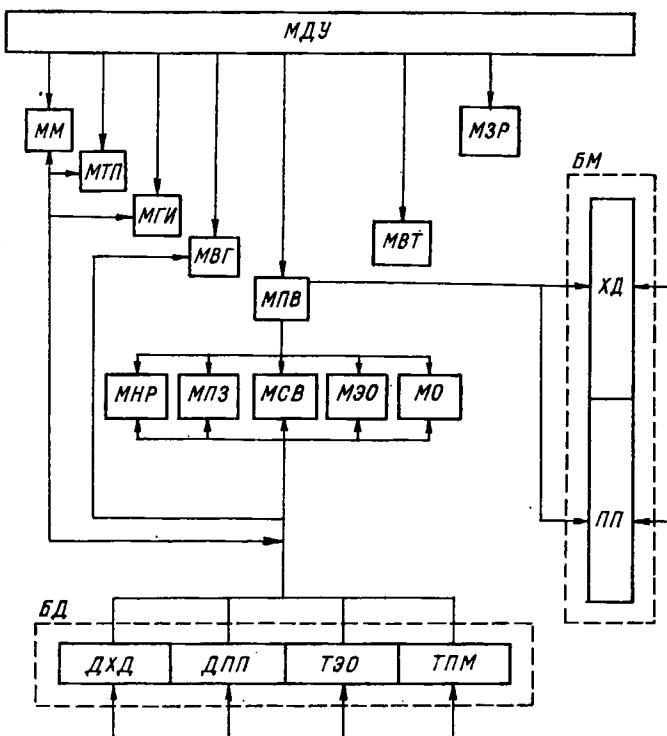


Рис. 2. Архитектура программной системы для экологической экспертизы проектов водохозяйственной деятельности.

рис. 2. Как же осуществляется работа такой системы? Общая схема ее такова.

Входной информацией для работы служит запрос пользователя. Обрабатывая его, система подключает и определяет модели, использует собранную информацию о регионе, формирует общую модель региона, производит расчет по ней, выдает результаты. Это «внутренний», невидимый пользователю этап работы. На выходе он получает ответ на свой запрос в удобном для восприятия виде: карты, таблицы, графики, диаграммы, качественное описание состояния и т. п. (Пользователь сам может заказать желательную для него форму результатов.)

Быстродействие компьютера позволяет в ограниченное время провести целую серию экспериментов, состоящих в изменении местонахождения и параметров объектов, действующих на водные экосистемы, в подключении моделей различных процессов. Их параметры также могут варьировать. Использование математических моделей дает возможность анализировать сценарии водохозяйственной деятельности с точки зрения их экологической перспективы, прогнозировать состояние водных объектов для различных сценариев водопользования. Хорошие же системные средства позволяют общаться с системой в терминах языка ЛПР (или проектировщика, географа и т. п.).

Таким образом, результатом эксплуатации такой системы будет большая объективность при принятии (или непринятии) проектов использования водных ресурсов региона.

Представляется, что подобный интерфейс был бы неплохим инструментом ЛПР для проведения ЭЭ.

Создаваемая система должна обладать возможностями для расширения — занесения новой информации о регионе, включения новых моделей, выполнения множества запросов пользователя. Все эти операции возьмет на себя обслуживающий систему программист.

Очевидно, подобная система для проведения ЭЭ проектов водохозяйственной деятельности может тиражироваться. Изменяя БД и учитывая процессы, существующие для данной местности, можно адаптировать систему к любому региону. Не вызывает сомнения, что создание такой программной системы открывает широкие возможности для практического использования математических моделей.

ON THE USE OF MATHEMATICAL MODELS IN ECOLOGICAL EXPERTISE OF WATER-ECONOMY PROJECTS

*A. B. Gorstko, A. V. Kamyshansky, A. N. Litvinenko,
G. S. Markman, M. I. Cherdintseva, R. E. Shtein,
V. V. Matveeva, M. E. Karpel, M. V. Komarov,
S. G. Salnikov, I. S. Pashkovsky*

Rostov State University

The paper considers the questions of creation of the programme system for implementation the ecological expertise of water-economy activities projects. The authors discuss the problems which this system must solve, methods how to arrange information input and output, propose version of user's interface and system architecture as the whole.

МОДЕЛИРОВАНИЕ ГИДРОЛОГИЧЕСКОЙ РОЛИ ЛЕСА

А. Б. Горстко, П. А. Хайтер

Ростовский государственный университет

Многие практические задачи лесопользования требуют количественного учета разнообразных экологических «полезностей» лесных биогеоценозов, а также оценки их изменения в результате антропогенных воздействий. Такая информация позволит прогнозировать ожидаемое влияние тех или иных стратегий хозяйствования на состояние окружающей среды и на основе этого осуществлять выбор приемлемого варианта среди нескольких возможных. Одной из важных экологических функций леса является воздействие на гидрологический режим прилегающих водосборных бассейнов. Вместе с тем разнонаправленность этого воздействия не дает однозначного ответа на вопрос о характере зависимости водности бассейна и распределения влаги между элементами водного баланса от степени облесенности территории, и проблема эта остается дискуссионной.

Представим распределение осадков, поступающих на территорию водосборного бассейна, между элементами водного баланса¹ в виде следующего уравнения:

$$Q = (ISP_k + ISP_{ поч }) + Q_{ скл } + TR + \Delta V_n + Q_{ ви } + \Delta W_{ гр }, \quad (1)$$

где Q — атмосферные осадки; ISP_k , $ISP_{ поч }$ — испарение с кроны и почвы соответственно; $Q_{ скл }$, $Q_{ ви }$ — склоновый и внутрипочвенный сток; TR — транспирация; ΔV_n — изменение внутрипочвенного влагозапаса, $\Delta W_{ гр }$ — приток влаги к грунтовым водам.

Многолетними экспериментальными исследованиями установлено, что леса увеличивают значения расходных статей баланса (1) за счет кронового испарения и процессов транспирации, но в то же время под пологом леса создается особый микроклимат (более влажный и прохладный летом, более теплый зимой и практически безветренный в течение всего года), что уменьшает испарение с почвы. Кроме того, благодаря взрыхляющему воздействию корневой системы и микроорганизмов, входящих в лесные биогеоценозы, создаются лучшие условия для впитывания влаги и, следовательно, преимущественного перевода малополезного, а иногда и вредного с хозяйственной точки зрения быстрого склонового стока во внутрипочвенный и грунтовый.

Для интегральной количественной оценки противоречивого влияния ценозов на дебит влаги, очевидно, необходим подробный анализ всех элементов водного баланса. Однако требуемые для таких исследований ряды наблюдений отсутствуют, что связано

¹ Здесь и далее всюду, кроме особо оговоренных случаев, гидрологические характеристики измеряются в мм слоя.

с практической сложностью в современных условиях достоверно определять главные составляющие водного баланса.

В силу сказанного выше представляется целесообразным использовать подход, основанный на применении математических моделей процессов влагопереноса в пределах выбранного водосборного бассейна. Такие исследования проводятся советскими и зарубежными гидрологами (см., например, [2, 4, 5, 16, 18, 24]), но в целом, по оценке Ю. А. Чеботарева [18], это направление находится пока в стадии становления, что объясняется им в первую очередь сложностью математического описания процессов влагопереноса, а во вторую — отсутствием надежных и детальных экспериментов по их динамике.

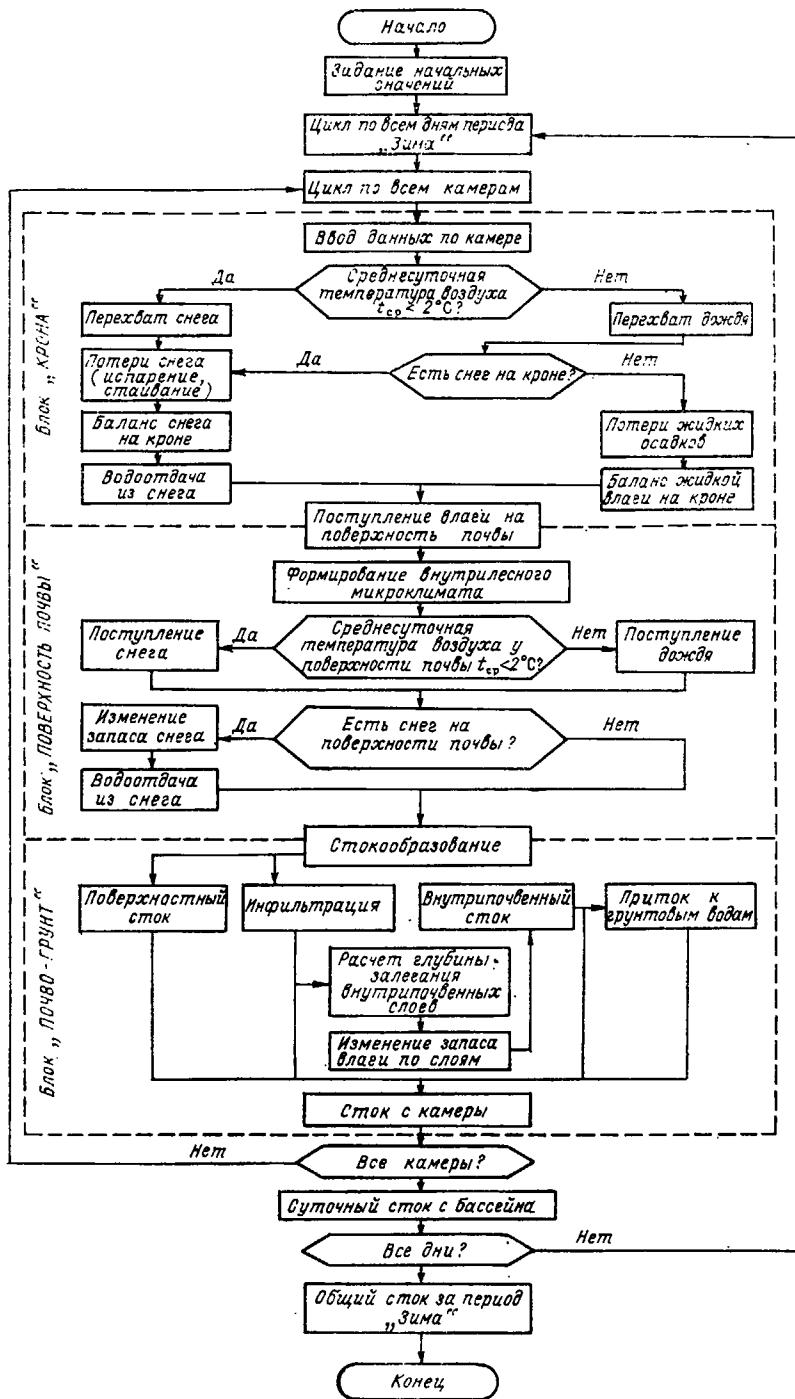
Идея такого подхода основана на имеющихся теоретических представлениях о процессах движения влаги и физических законах, его обуславливающих. Используя эмпирические данные наблюдений за основными факторами, определяющими протекание моделируемых процессов, строят полуэмпирические управление, позволяющие с той или иной степенью точности рассчитывать количественные характеристики этих процессов.

Одной из принципиальных проблем при этом является выбор временного шага модели, от величины которого зависит степень подробности отражения процессов. При достаточно большом шаге возникает опасность потери точности модели; стремление же к повышению точности результатов и, следовательно, к уменьшению шага моделирования сталкивается с проблемой информационного обеспечения подробных расчетов. В результате такого компромисса между желаемым и возможным в настоящей модели выбран шаг Δt , равный 1 сут.

Предложенная в данной работе модель имитирует поступление, перенос и трансформацию влаги под воздействием таких физических процессов, как 1) перехват осадков кронами древостоев; 2) испарение; 3) снеготаяние; 4) водоотдача из снега; 5) инфильтрация; 6) поверхностное стокообразование; 7) распределение влаги между внутрипочвенными слоями; 8) грунтовое стокообразование; 9) приток к русловой сети.

Для изучения механизмов формирования водного баланса удобнее в течение года рассматривать отдельные гидрологические сезоны, что связано с особенностями превращения осадков в сток в теплый и холодный периоды. Существуют различные принципы установления таких сезонов. Они могут определяться как в календарных, так и гидрометеорологических границах. Исходя из задачи анализа гидрологической роли леса и природно-географической особенности лесных территорий в данном исследовании принято подразделение на два условных сезона: «ЗИМА» и «ЛЕТО». В статье приводится модель периода «ЗИМА». Укрупненная блок-схема алгоритма модели изображена на рис. 1.

Рис. 1. Укрупненная блок-схема алгоритма модели периода «ЗИМА».



Наступление периода «ЗИМА» определяется установлением среднесуточной температуры воздуха ниже 0 °C и длится до окончания весеннего паводка. Этот период характеризуется практическим отсутствием транспирации (поэтому $TR = 0$), а также кронового перехвата для лиственных лесов, наличием фазовых переходов, промерзанием и оттаиванием почвы, соответственно процессами инфильтрации влаги в мерзлые и талые грунты и т. д.

Как правило, при моделировании принято разделение осадков на твердые (снег) и жидкые (дождь), причем диагноз их фазового состояния обычно производится по некоторой критической температуре воздуха — T_{kp} . Тогда, если фактическая температура воздуха $T < T_{kp}$, то полагают, что выпадает снег, а если $T \geq T_{kp}$ — дождь. В [4] предложено значение $T_{kp} = 2^{\circ}\text{C}$.

Процессы трансформации влаги рассматриваются на трех уровнях: кроны, поверхности почвы и выделенного внутрипочвенного слоя (мощностью Z).

I. БЛОК «КРОНА»

Перехват осадков кронами деревьев. При моделировании задержания осадков принята гипотеза, что до достижения полного насыщения кронового пространства перехватываются все осадки. Насыщение характеризуется величиной — максимальной удерживающей способностью, значения которой для насаждений различной породы, возраста и полноты, полученные экспериментальным путем по способу так называемого дождевания, приведены в [14]. Считая, кроме того, что доля перехваченных осадков убывает пропорционально интенсивности последних, получим расчетные соотношения вида:

$$Q_k = \begin{cases} Q \exp(-kQ), & \text{если } Q \leq Q_k^*, \\ Q_k^* \exp(-kQ), & \text{если } Q > Q_k^*, \end{cases} \quad (2)$$

где Q_k — удельный перехват осадков, k — коэффициент ($k > 0$). Тогда с учетом баланса

$$Q_3 = Q - Q_k \quad (3)$$

величина осадков, проникших под полог древостоя (Q_3), будут определяться из

$$Q_3 = \begin{cases} Q(1 - \exp(-kQ)), & \text{если } Q \leq Q_k^*, \\ Q - Q_k^* \exp(-kQ), & \text{если } Q > Q_k^*. \end{cases} \quad (4)$$

Испарение со снега. Существующие схемы расчета основываются на принципе, согласно которому испарение со снега (E) прямо пропорционально произведению величины функции $f(u)$, зависящей от скорости ветра (турбулентного обмена), на разность между максимальной упругостью водяного пара по температуре

испаряющей поверхности (e_n) и абсолютной влажностью воздуха (e), т. е.

$$E = f(u)(e_n - e), \quad (5)$$

где

$$f(u) = a + bu \text{ или } f(u) = bu^m. \quad (6)$$

Из известных в литературе нескольких эмпирических зависимостей для расчета испарения со снега наибольшей популярностью пользуется формула П.П. Кузьмина [11], коэффициенты которой установлены по данным 462 серий измерений в 7 пунктах:

$$E = (0,0075 + 0,0041u_{1000}) \times (e_n - e_{200}), \quad (7)$$

где e_{200} — абсолютная влажность воздуха на высоте 2 м (гПа); u_{1000} — скорость ветра на высоте 10 м над испаряющей поверхностью (м/с).

Проверка этой формулы, проведенная В. И. Кузнецовым [10], показала, что ошибка вычисления за отдельные сутки находится в пределах 0,1—0,2 мм в сутки, а ее применение в лесах равнинной части Украинской ССР, выполненное И. С. Шпаком [21], также дало величины испарения снега, весьма близкие к наблюденным.

Снеготаяние. Используя экспериментальные данные о коэффициентах турбулентности, Лайт [23] предложил следующее выражение для расчета снеготаяния при оттепелях (M_o):

$$M_o = u_{1500} [0,74T_{300} \cdot 10^{-0,051z} + 1,29(e - 6,11)], \quad (8)$$

где u_{1500} — скорость ветра на уровне 15 м над снежной поверхностью; T_{300} — температура воздуха на высоте 3 м над снежной поверхностью; z — высота станции над уровнем моря (м); e — упругость водяного пара (гПа).

Введение высоты станции необходимо для поправки на изменение атмосферного давления с высотой. Пренебрегая этим влиянием, т. е. полагая $z = 0$, получим расчетную формулу в виде

$$M_o = u_{1500} [0,74T_{300} + 1,29(e - 6,11)]. \quad (9)$$

Отметим, что в уравнениях (8), (9) не принят во внимание теплообмен с почвой, а также не учтено влияние радиации, поскольку Лайт рассматривал снеготаяние в периоды, когда влияние последнего фактора сравнительно невелико.

Наряду со снеготаянием в результате оттепелей необходимо учесть снеготаяние, вызванное зимними дождями. При этом следует отметить, что многие авторы считают вклад последнего процесса в общее значение таяния весьма значительным. Для расчета этого компонента баланса Линслей и др. [13] использовали эмпирическую формулу

$$M_d = 0,0125QT_w, \quad (10)$$

где Q — слой осадков; T_w — температура смоченного термометра (принимаемая за температуру осадков).

Общее снеготаяние (M_s), очевидно, определяется как сумма:

$$M_s = M_o + M_d. \quad (11)$$

Водоотдача из снега. При снеготаянии происходит постепенное водонасыщение снежной толщи, которое продолжается до достижения определенного критического значения, после чего начинается процесс водоотдачи. Оценить значение максимальной водоудерживающей способности снега (β_{kp}) несложно, так как экспериментальная информация по этому вопросу малочисленна и противоречива. Различные авторы приводят конкретные значения этой величины, например, Ю. Б. Виноградов [4] использовал в расчетах $\beta_{kp} = 0,25$.

Баланс твердой и жидкой составляющих в снежной толще определяется фазовыми превращениями. Интегральным показателем всех этих превращений в [4] предложен параметр β , определяемый как отношение количества жидкой фазы к количеству твердой. Имеют место такие балансовые соотношения:

$$a) Q_{ws}(t + \Delta t) = Q_{ws}(t) + Q_d(t) + M_s(t) - Q_m(t), \quad (12)$$

где $Q_{ws}(t + \Delta t)$, $Q_{ws}(t)$ — запас воды в снежном покрове на конец и начало расчетного интервала времени соответственно; $Q_d(t)$ — слой жидких осадков текущего периода; $M_s(t)$ — суммарное стаивание; $Q_m(t)$ — слой замерзшей воды в снеге;

$$b) A(t + \Delta t) = A(t) + Q_s(t) - M_s(t) + Q_m(t) - E(t), \quad (13)$$

где $A(t)$, $A(t + \Delta t)$ — слой твердой фазы в снеге соответственно на начало и конец расчетного периода; $Q_s(t)$ — слой твердых осадков рассматриваемого интервала; $E(t)$ — физическое испарение.

При этом

$$\beta = Q_{ws}(t + \Delta t)/A(t + \Delta t). \quad (14)$$

Водоотдача из снежного покрова имеет место лишь при значениях $\beta > \beta_{kp}$. В этом случае слой водоотдачи ($HK(t)$) определяется соотношением

$$HK(t) = \begin{cases} 0 & \text{если } \beta \leqslant \beta_{kp}, \\ [Q_{ws}(t + \Delta t) + A(t + \Delta t)](\beta - \beta_{kp}), & \text{если } \beta > \beta_{kp}. \end{cases} \quad (15)$$

II. БЛОК «ПОВЕРХНОСТЬ ПОЧВЫ»

Приходными элементами водного баланса на поверхности почвы являются:

- проникновение под полог, определяемое из (4), для запаса влаги в твердом состоянии;
- водоотдача из снега короны (HK), определяемая из (15), для запаса влаги в жидкой фазе.

Поскольку для поверхности почвы характерны те же процессы, что и для поверхности короны (испарение, снеготаяние, водоотдача из снега и т. д.), в модели они оцениваются теми же расчетными

соотношениями, что и соответствующие процессы на кроне, т. е. на основании уровней (6), (9)–(15). В результате получим значение водоотдачи на поверхности почвы (HP).

Однако при этом учитывалось, что в один и тот же период времени значения климатических параметров (скорость ветра, влажность, температура воздуха и т. д.), входящих в перечисленные уравнения, у поверхности лесной подстилки могут существенно отличаться от их значений на уровне верхних ярусов кроны. Так, в зимний период в лесу на 2–5 °C теплее, чем на вырубке; с увеличением лесистости территории на 50 % абсолютная влажность воздуха повышается в среднем на 0,6 г/Па, а скорость ветра понижается на 2,2 м/с, что составляет 45 % его скорости на открытых безлесных пространствах.

Поверхностный сток. Слой поверхностного стока ($Q_{скл}$) определяется как разность между водоотдачей на поверхности почвы (HP) и инфильтрацией в почву (IP) следующим образом:

$$Q_{скл} = \begin{cases} 0 & , \text{ если } HP = 0, \\ HP - IP, & \text{если } HP > 0. \end{cases} \quad (16)$$

III. БЛОК «ПОЧВО-ГРУНТ»

Трудности при описании инфильтрационных и внутрипочвенных процессов в зимний период связаны с применением водопоглотительных свойств почв в результате фазовых переходов промерзания и оттаивания. Существует большое число моделей инфильтрации в талую почву, использующих разнообразный математический аппарат. Однако, как представляется, при выборе уравнений модели следует прежде всего стремиться к тому, чтобы при введенных допущениях на механизмы протекания процессов можно было организовать надежную процедуру определения параметров по небольшому числу достоверно измеряемых гидрометеорологических элементов. Этому критерию, на наш взгляд, удовлетворяет расчетная схема, предложенная В. А. Бельчиковым и В. И. Корнем [2, 3].

Расчет границ слоев. На каждом шаге происходит динамический пересчет глубины залегания мерзлого и талых слоев, причем тот или иной вариант распределения фазовых сред полностью определяется положением нижней (Z_{n2}) и верхней (Z_{v2}) границ промерзшего слоя. Для расчета границы Z_{n2} использована зависимость типа [17], в которой не учитывается приток тепла снизу, а распределение температур в мерзлом слое и в снежном покрове полагается линейным:

$$Z_{n2}(t + \Delta t) = -S_m + \sqrt{[S_m + Z_{n2}(t)]^2 - \frac{2\lambda_m T_p \Delta t}{\rho_b L_{v3}}}, \quad (17)$$

где

$$S_m = \frac{\lambda_m}{\lambda_c} HS, \quad (18)$$

HS , T_n — соответственно высота снежного покрова и температура подстилающей поверхности за рассматриваемый интервал времени Δt ; λ_m , λ_c — коэффициенты теплопроводности мерзлой почвы и снега, (кал/(см·ч·°C)); ω_3 — объемная влажность на фронте промерзания; L — скрытая теплота плавления льда (кал/г); ρ_b — плотность воды (г/см³).

В соответствии с [20] приближенно полагаем $T_n = T$, где T — температура воздуха.

Коэффициент теплопроводности снега определяется в зависимости от его плотности по формуле из [7]:

$$\lambda_c = 0,328 \cdot 10^{2,25\rho_c}, \quad (19)$$

где ρ_c — плотность снега (г/см³).

Для расчета коэффициентов теплопроводности мерзлой (λ_m) и талой (λ_t) почвы использованы зависимости, полученные в [9] для почв с объемной массой (ρ_n) от 1,2 до 1,7 г/см³:

$$\lambda_t = (5,42\rho_n - 3,34) \left(\ln \frac{\omega}{\rho_n} + 4,6 \right) - (1,6\rho_n - 0,5); \quad (20)$$

$$\lambda_m = \lambda_t + 0,8 + 26,7 \left(\frac{\omega}{\rho_n} - 0,1 \right). \quad (21)$$

Положение верхней границы определяется из соотношения, аналогичного (17):

$$Z_{B2}(t + \Delta t) = S_t + \sqrt{[S_t + Z_{B2}(t)]^2 + \frac{2\lambda_t \Delta t}{\rho_b L \omega_{M2}}}, \quad (22)$$

где

$$S_t = \frac{\lambda_t}{\lambda_c} HS, \quad (23)$$

ω_{M2} — объемная льдистость мерзлого слоя.

Динамика влаги по слоям. Динамика талой и мерзлой влаги по слоям определяется из балансовых соображений

— для талой составляющей

$$\frac{dW_{ti}}{dt} = v_i + \Delta_{ti} \quad (i = 1 \div 3); \quad (24)$$

— для твердой составляющей

$$\frac{dW_{M2}}{dt} = \Delta_{M2}, \quad (25)$$

где W_{ti} , W_{M2} — запас талой влаги в i -м слое и льдистой в мерзлом соответственно; v_i — интенсивность изменения жидкой составляющей за счет водообмена с верхним и нижним слоями; Δ_{ti} , Δ_{M2} — интенсивность изменения талой и мерзлой составляющей за счет фазовых переходов на границах слоя. В работе [2] приведены формулы для расчета составляющих в правых частях уравнений (24) и (25).

Инфильтрация. Для расчета интенсивности инфильтрации (IP) использована зависимость типа [12]:

$$IP = k_1 \frac{\omega_{mp} - \bar{\omega}}{Z_1} + i \left(\frac{\omega_t}{\omega_{mp}} \right)^{3,5} (1 + 8\bar{\omega}_m)^{-2}, \quad (26)$$

где $k_1 = lD$ и $i = lk_0$ — параметры, по смыслу близкие к коэффициентам диффузии и фильтрации; ω_{mp} — максимально возможная продуктивная влажность; $\bar{\omega}_t$ — объемное содержание жидкой влаги; $\bar{\omega}_m$ — объемная льдистость; $\bar{\omega} = \bar{\omega}_t + \bar{\omega}_m$; Z_1 — мощность верхнего почвенного слоя от поверхности до Z_{n2} ; l — эмпирический коэффициент.

Поскольку для лесных почв характерно наличие очень рыхлого поверхностного слоя с большой влагопроводностью и влагоемкостью, ниже которого обычно расположен слой со значительно меньшей влагоемкостью и влагопроводностью, рассматривался верхний слой с некоторым коэффициентом фильтрации k_b , на нижней границе которого задавался значительно меньший коэффициент k_n . Таким образом, параметр i из (26) определяется как средневзвешенная величина:

$$i = i_1 \left(1 - \frac{\bar{\omega}_t}{\omega_{mp}} \right) + i_2 \left(\frac{\bar{\omega}_t}{\omega_{mp}} \right), \quad (27)$$

где $i_1 = lk_b$, $i_2 = lk_n$.

Внутрипочвенный сток и отток влаги в нижние слои. При расчете этих составляющих водного баланса в [2] предложены следующие зависимости, аналогичные формулам С. Ф. Аверьянова [1]:

а) для внутрипочвенного стока

$$Q_{bh} = \chi i_1 \left(\frac{\bar{\omega}_t}{\omega_{mp}} \right)^{3,5}, \quad (28)$$

где χ — параметр меньше единицы, учитывающий дренируемость водосбора; i_1 — коэффициент из (26);

б) для оттока влаги из верхнего слоя:

$$Q_{ot} = i_1 \left(\frac{\omega_{t2}}{\omega_{mp}} \right)^{3,5}; \quad (29)$$

в) для расчета притока к грунтовым водам:

$$\Delta W_{rp} = i_2 \left(\frac{\omega_{t3}}{\omega_{mp}} \right)^{3,5}, \quad (30)$$

где ω_{t3} — влажность почвенного слоя Z_2 ($Z_2 = Z - Z_1$); i_2 — коэффициент из (27).

Исходя из соображений баланса влаги, справедливы следующие уравнения:

$$\Delta V_{n1} = IP - Q_{bh} - Q_{ot}, \quad (31)$$

$$\Delta V_{n2} = Q_{ot} - \Delta W_{rp}, \quad (32)$$

$$\Delta V_n = \Delta V_{n1} + \Delta V_{n2}, \quad (33)$$

где ΔV_{n1} , ΔV_{n2} , ΔV_n — изменение влагозапаса за Δt по слоям Z_1 , Z_2 и Z соответственно.

Расчет стока с бассейна. Для учета в модели пространственной неоднородности бассейна его территория разбивается на однородные по физико-географическим свойствам камеры. Низшим рангом пространственной расчетной иерархии выступает представительная для каждой камеры точка (РТ), обладающая осредненными и типичными свойствами «гидрологического ландшафта» (термин Ю. Б. Виноградова [5]) данной камеры. Для каждой РТ предложенная модель является моделью с сосредоточенными параметрами. Далее принята следующая последовательность расчетов:

1) вычисляются суточные объемы стока по его элементам для каждой камеры

$$V_{tj}(\text{кам}_i) = S(\text{кам}_i) H_{tj}(\text{PT}) \forall_{tj}, \quad (34)$$

где $V_{tj}(\text{кам}_i)$ — объем j -го элемента баланса (1) по i -й камере за t -е расчетные сутки (м^3); $S(\text{кам}_i)$ — площадь i -й камеры (м^2); $H_{tj}(\text{PT})$ — слой j -го элемента стока по РТ i -й камеры за t -е сутки (м);

2) вычисляется объем стока с бассейна за текущие сутки:

$$V_{tj}(\text{бассейн}) = \sum_{i=1}^n V_{tj}(\text{кам}_i) \forall_{tj}, \quad (35)$$

где $V_{tj}(\text{бассейн})$ — объем суточного стока j -го элемента водного баланса с территории бассейна (м^3); n — число камер;

3) вычисляется объем стока с бассейна за расчетный период

$$V_i = \sum_{t=1}^{TN} V_{tj}(\text{бассейн}) \forall_i, \quad (36)$$

где V_i — объем j -го элемента стока с бассейна за расчетный период (м^3); TN — продолжительность расчетного периода.

В модели не учитывается скорость добегания и соответственно переток между камерами, поскольку считается неважным время, за которое конкретный суточный слой достигает русловой сети или замыкающего створа, так как это, очевидно, не влияет на результатирующие объемные показатели из (34) — (36).

Предложенная модель позволяет при малом количестве экзогенных переменных (атмосферные осадки, влажность и температура воздуха, скорость ветра) и небольшом количестве эндогенных параметров, отражающих неоднородность модулируемого водосборного бассейна (средняя экспозиция склона, характер типа почвы, ее плотность, порода насаждения, полнота и возраст древостоя, фильтрационные коэффициенты) рассчитывать значения основных элементов водного баланса и оценивать влияние на них лесистости территории водосбора.

Изложенная концептуальная модель программно реализована на алгоритмическом языке TURBO-PASCAL для ПЭВМ, совме-

стимых с IBM PC. Численные эксперименты с моделью проводились на некотором гипотетическом водосборном бассейне площадью 51 км², который по признаку пространственной однородности был разбит на три камеры с площадями 15, 12, 14 км² соответственно. При этом моделировались условия, характерные для центральной части европейской части страны. Входная гидроклиматическая информация получена с метеостанций в районе озера Плещеево, необходимые для функционирования модели параметры определялись из литературных источников.

Проведены две серии машинных имитационных экспериментов с моделью по следующему сценарию:

1) на первом этапе полагалось, что территория указанного водосбора полностью покрыта лесом (коэффициент лесистости равен единице, лесообразующая порода — сосна в возрасте 40—50 лет, полнота древостоя — 0,9);

2) на втором этапе рассматривался тот же водосбор, но трансформированный в безлесную территорию. В практике хозяйствования такой переход соответствует проведению сплошной рубки главного пользования и вызывает серьезные изменения компонент вектора состояний экосистемы. Исследованиями [19, 22] установлено, что влияние рубок отрицательно сказывается прежде всего на состоянии почвенного покрова. При лесосечных работах и наземных способах трелевки древесины значительно уплотняется почва, особенно ее верхние слои, что в свою очередь существенно уменьшает впитывающие способности почвы. Эти и ряд других изменений учитывались при проведении имитационных экспериментов.

Результаты расчетов основных элементов водного баланса (1) по альтернативным вариантам представлены в табл. 1.

Таблица 1

Структура водного баланса (%)

Вид территории	Элементы баланса				
	Испарение	Склоновый сток	Изменение запаса почвенной влаги	Внутрипочвенный сток	Приток к грунтовым водам
С лесом	23,01	27,59	48,04	1,13	0,23
Без леса	18,77	70,79	9,38	0,94	0,12

Отметим, что в балансе стокообразования на долю поверхностного (склонового) стока в случае лесного бассейна приходится 35 %, а в случае безлесной территории — около 85 % общего объема всех форм стока.

Расчеты по модели подтвердили несколько большее испарение с леса по сравнению с безлесным бассейном (ход испарения по месяцам периода «ЗИМА» представлен на рис. 2).

Различие водного режима полевых и лесных почв характеризует средняя влажность в слое 0—100 (см). На рис. 3 показана динамика рассчитанных значений средней влажности за ноябрь (начальное значение ϕ для лесных участков 0,25, для безлесных — 0,20). Подчеркнем, что влажность почвы за этот месяц имеет осо-

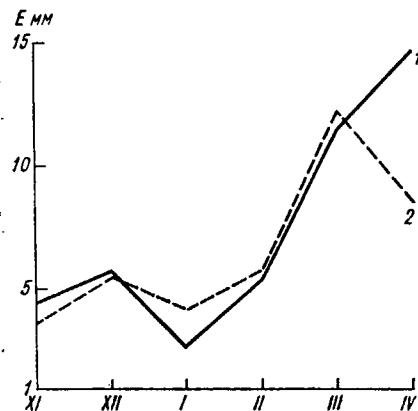


Рис. 2. Суммарное месячное испарение с лесом (1) и без леса (2).

бое гидрологическое значение, поскольку от степени увлажненности почвы накануне промерзания зависят ее фильтрационные способности и глубина промерзания. Положение нижней границы промерзшего слоя за зимние месяцы по пятидневкам представлено на рис. 4.

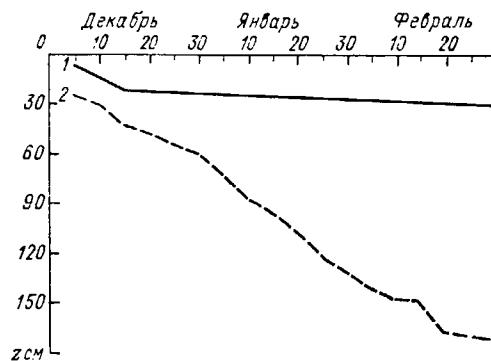


Рис. 4. Ход глубины промерзания почвы с лесом (1) и без леса (2).

сти модели. Приведенные результаты достаточно наглядно иллюстрируют положительное влияние лесистости водосборного бассейна на его гидрологический режим в течение периода «ЗИМА», что соответствует полугодию с ноября по апрель. (Отметим, что в лет-

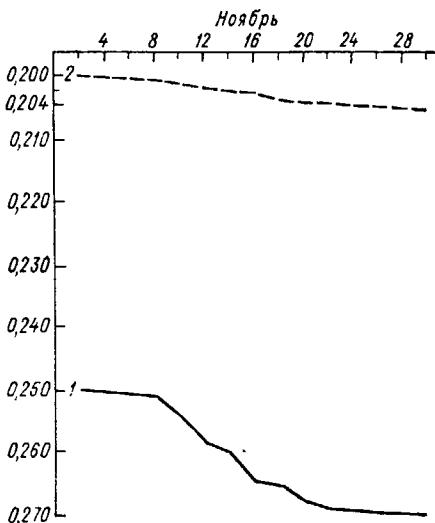


Рис. 3. Динамика средней внутрипочвенной влажности с лесом (1) и без леса (2).

Водорегулирующая функция леса отчетливо проявилась во время весеннего снеготаяния, что выразилось в смещении сроков и существенном смягчении паводка (рис. 5).

Полученные расчетным путем значения в целом хорошо согласуются с экспериментальными данными, приводимыми в литературе [6, 15], что может служить подтверждением адекватности модели. Приведенные результаты достаточно наглядно иллюстрируют положительное влияние лесистости водосборного бассейна на его гидрологический режим в течение периода «ЗИМА», что соответствует полугодию с ноября по апрель. (Отметим, что в лет-

ний период появится необходимость включения в модель транспирационных процессов, однако есть все основания полагать, что благоприятное воздействие леса на соотношение элементов стока сохранится и в этот период, поскольку по имеющимся литературным данным (см., например, [8]) доля этого процесса в общей структуре водного баланса сравнительно невелика.)

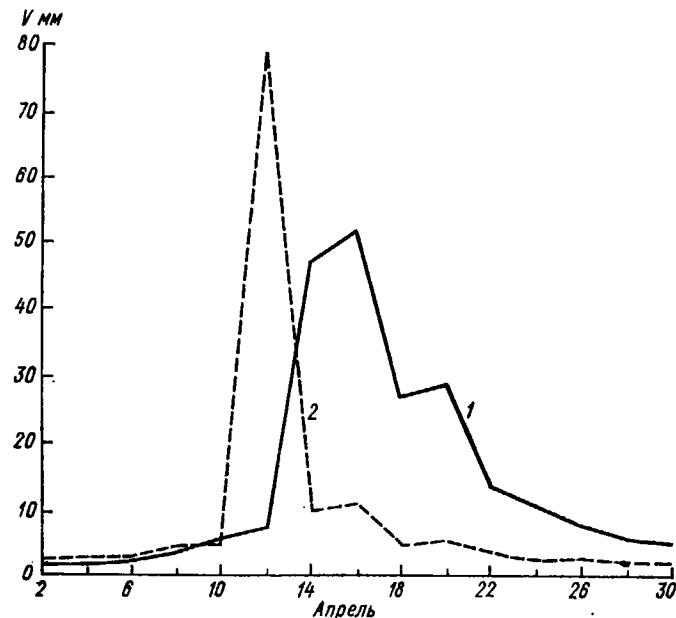


Рис. 5. Гидрограф весеннего стока с лесом (1) и без леса (2).

Таким образом, представленная в настоящей статье модель позволяет в дополнение к известным качественным оценкам количественно оценить изменение гидрологического режима лесной территории под влиянием различных антропогенных воздействий (рекреация, промышленные заготовки продуктов побочного лесопользования, рубки различного вида и интенсивности и т. д.). Такая информация может быть весьма полезна при решении задач управления лесным хозяйством.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аверьянов С. Ф. Зависимость водопроницаемости почвогрунтов от содержания в них воздуха.—ДАН СССР, 1949, т. 69, № 2, с. 141—144.
2. Бельчик В. А., Корень В. И. Модель формирования талого и дождевого стока для лесных водохранилищ.—Труды Гидрометцентра СССР, 1979, вып. 218, с. 3—21.
3. Бельчик В. А., Корень В. И. Опыт использования модели формирования талого и дождевого стока рек лесной зоны Европейской территории СССР.—Труды Гидрометцентра СССР, 1983, вып. 246, с. 3—20.
4. Виноградов Ю. Б. Модель «Объем половодья 82». I.—Труды ГГИ, 1985, вып. 304, с. 3—42.

5. Виноградов Ю. Б. Математическое моделирование процессов формирования стока.—Л.: Гидрометеоиздат, 1988. 312 с.
6. Влияние леса на водные ресурсы.—М.: Наука, 1986. 168 с.
7. Дьячкова Г. В., Серова Н. В. Термофизические свойства снега.—Труды ГГО, 1960, вып. 94, с. 76—79.
8. Коваль И. П. Расход влаги на транспирацию и испарение с почвы в буковых насаждениях.—Лесное хозяйство, 1973, № 10, с. 24—27.
9. Комаров В. Д. Лабораторное исследование водопроницаемости мерзлой почвы.—Труды ЦИП, 1957, вып. 54, с. 3—42.
10. Кузнецова В. И. Испарение со снежного покрова.—Труды ГГИ, 1964, вып. 109, с. 3—56.
11. Кузьмин П. П. К методике исследования и расчета испарения с поверхности снежного покрова.—Труды ГГИ, 1953, вып. 41(95), с. 34—52.
12. Кулик В. Я. Приближенный теоретический анализ некоторых случаев впитывания воды в мерзлый грунт.—Метеорология и гидрология, 1972, № 3, с. 89—95.
13. Линслей Р. К., Колер М. А., Паулюс Д. Л. Х. Прикладная гидрология.—Л.: Гидрометеоиздат, 1962. 760 с.
14. Лохов В. И. Учет осадков, задерживаемых лесом, методом дождевания.—Метеорология и гидрология, 1936. № 6.
15. Молчанов А. А. Гидрологическая роль леса.—М.: Изд-во АН СССР, 1960. 487 с.
16. Назаров Н. А. Модель формирования гидрографа половодья северных равнинных рек.—Водные ресурсы, 1988, № 4, с. 5—16.
17. Павлов А. В. Теплообмен промерзающих и протаивающих грунтов с атмосферой.—М.: Наука, 1965. 254 с.
18. Чеботарев Ю. А. К моделированию процессов влагопереноса в лесу и в поле.—Труды Гидрометцентра СССР, 1983, вып. 246, с. 60—66.
19. Чубатый О. В. Влияние леса и его вырубки на водный баланс водохранилищ (на примере Карпат).—Лесоведение, 1980, № 2, с. 59—67.
20. Шехтер Ф. Н., Цейтлин Г. Х. Глубина промерзания и температура почвы в зимнее время.—Труды ГГО, 1955, вып. 53 (115), с. 44—65.
21. Шпак И. С. Влияние леса на водный баланс водохранилищ.—Киев: Наукова думка, 1968. 283 с.
22. Шинников Р. Д. Экспериментальные рубки в буковых насаждениях и их влияние на возобновление и эрозионные процессы.—В кн.: Охрана и рациональное использование лесов Черноморского побережья Кавказа. Сб. научн. трудов. М.: ВНИИЛМ, вып. 11, 1976, с. 32—40.
23. Light R. Analysis of high rates of melting.—Trans. Amer. Union, 1941, vol. 22.
24. Swank Wayne T., Crossley P. A. Forest hydrology and ecology at Coweeta.—New York: Springer, 1988, vol. XVII.—469 p.

SIMULATION THE HYDROLOGICAL FOREST ROLE

A. B. Gorstko, P. A. Khaiter

Rostov State University

The simulation model of moisture-carrying on forest territories is presented that includes the following processes: interception of the precipitation by tree crowns, evaporation from crown and soil surface, melting of snow and water release from snow melting, infiltration, forming of all run off types, outflow of moisture in the lower ground water-level.

The model results of hydrological rate changes in "FOREST-WATERSHED" system are analyzed.

ПРИМЕР МОДЕЛИРОВАНИЯ ВСПЫШЕК МАССОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ НАСЕКОМЫХ-КСИЛОФАГОВ

B. B. Киселев, T. M. Овчинникова

Институт леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР

Наибольшие трудности в решении проблем лесной энтомологии, в частности при решении вопросов лесозащиты, возникают при разработке прогнозов массовых размножений насекомых. В настоящее время большинство исследователей придерживается концепции динамики численности насекомых, предложенной Г. А. Викторовым [3], которая получила формализованную интерпретацию в свете новых знаний и современных методов системного анализа в феноменологической теории динамики численности лесных насекомых [10].

Принципы и методы прогнозирования наиболее детально разработаны применительно к хвое- и листвогрызущим насекомым. Основной прогноз служит информация о погодной ситуации и эмпирические показатели о состоянии популяций насекомых и отдельных их особей [10, 15, 19]. Основанием для такого подхода служит чрезвычайно высокая плодовитость насекомых этой группы и связь выживаемости особей с погодой.

Прогнозирование численности насекомых-ксилофагов основано преимущественно на оценке их кормовой базы [5, 7, 9, 10, 17, 18]. Взаимодействие ксилофагов с древесным растением осуществляется на фоне ослабления дерева и последовательном формировании экологических группировок насекомых, приуроченных к определенному уровню его состояния. Это положение нашло детальное обоснование в разработанном представлении о «скользящей» устойчивости в системе дерево—ксилофаг [7].

Массовые размножения насекомых-ксилофагов распространяются на громадные территории, их очаги функционируют длительное время. Изучение природы очагов в различных ландшафтно-экологических условиях позволило построить схему их формирования и развития [7, 10, 11]. Главная причина возникновения очагов одна — снижение устойчивости деревьев или ее полная утрата.

Традиционный путь определения устойчивости кормовых растений — это анализ физиологических или биохимических процессов в отдельных деревьях. По отклонениям от нормы судят о глубине ослабления жизненных процессов. Такие методы оценки устойчивости растений весьма полезны и информативны при изучении роли насекомых, у которых весь цикл развития — от яйца до имаго, включая питание, — происходит на отдельно взятом дереве. Биология же ряда видов насекомых такова, что их премагинальные стадии развиваются на отдельных деревьях, а образ жизни имаго связан с деревостоем. В этой ситуации необходимо решать вопрос устойчивости насаждения, рассматривая его как определен-

ную совокупность деревьев, в том числе и здоровых. Поэтому методов, направленных на оценку состояния отдельных деревьев, в данном случае недостаточно.

Как показали наши исследования, частично ответ на вопрос об устойчивости насаждения можно получить, построив и исследовав имитационную модель системы ресурс—потребитель. Насаждения включаются в модель отдельным блоком. Учитываются существующие различия в отношениях насекомых с деревьями различных размеров и патологического состояния, избирательность освоения местообитаний [8, 10, 12, 14]. Результаты имитационных экспериментов свидетельствуют о принципиальном значении строения древостоя и морфологических характеристик деревьев в устойчивости насаждения к повреждению насекомыми.

Реализация вспышек массового размножения ксилофагов в конкретной экологической ситуации приводит к формированию сложной пространственной структуры популяций кормовой породы и потребителя. Именно это обстоятельство в некоторых случаях может быть определяющим в расширении очагов и характере возможных последующих повреждений древостоя насекомыми. Имитационная модель является удобным инструментом исследования роли пространственной структуры сообществ как на этапе формирования очагов, так и в процессе их распространения. Кроме того, модель позволяет выделить такие параметры и компоненты системы, к изменению которых она наиболее чувствительна и слежение за которыми приобретает первостепенное значение.

Основная схема трофических связей насекомых с деревом [7], которая объясняет механизм его ослабления и гибели в системе лесного биогеоценоза, наглядно прослеживается на примере взаимодействия черного пихтового усача (*Monochamus urussovi* Fisch.) с его кормовой породой — пихтой сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) [9]. При определенном сочетании факторов внешней среды, характеристик фитоценоза и состояния популяции усача наблюдается массовая гибель деревьев. Характер взаимодействия усача с деревьями четко связан с их состоянием. В процессе снижения устойчивости отдельных деревьев выделяются интервалы, когда усач питается только в кроне, заселяет ствол, отрождается. На первом этапе деятельность усача сходна с деятельностью хвоегрызущих насекомых. При дополнительном питании имаго усыхает хвоя, нарушаются ассимилирующие свойства кроны. На последующих этапах усач выполняет функции представителей группы ксилофагов с присущими им закономерностями при размножении и освоении кормовой базы.

Таким образом, на разных этапах развития особей в качестве кормового ресурса выступает то корона дерева, то ствол. Усач заселяет стволы только ослабленных и отмирающих деревьев. Взрослые жуки проводят дополнительное питание в кроне дерева, обгрызая кору ветвей, что приводит к их усыханию. При большой численности ксилофага повреждение ассимиляционного аппарата становится значительным, дерево ослабевает и становится пригод-

ным для заселения и развития усача. При малой численности популяции (стабильное состояние) ее уровень определяется естественным отпадом стволов в древостое. При высокой численности насекомые подготавливают для себя кормовую базу изреживанием крон деревьев. Достигается качественно новое состояние популяции — она приобретает относительную независимость от естественного притока кормовых объектов (метастабильное состояние).

Переход от стабильного состояния к метастабильному означает вспышку массового размножения. С этого момента динамика численности усача и темпы гибели деревьев определяются параметрами взаимодействия в системе ресурс — потребитель.

Для исследования деструкции различных древостоев под воздействием усача предлагается имитационная модель системы ресурс — потребитель в гетерогенной среде. В ее основу заложены знания о взаимодействии ксилофага с кормовой породой. Учтены они в виде следующих предположений.

1. Динамика численности черного пихтового усача определяется запасом пригодных для заселения кормовых объектов и погодными условиями. Паразитизм и хищничество являются второстепенными факторами регуляции численности, их влияние можно учитывать через варьирование коэффициентов выживаемости для отдельных стадий развития усача. Конкурентные виды отсутствуют. На пихте он — абсолютный доминант в составе комплексов ксилофагов.

2. Две жизненные формы насекомого — имаго и преимагинальные стадии и соответственно две формы кормового ресурса — крона и стволовая часть дерева — определяют состояние системы древостой — усач и могут быть взяты в качестве основных переменных при ее моделировании.

3. Жуки обладают ярко выраженными поведенческими реакциями. Результатом этого является избирательное дополнительное питание и заселение на деревьях определенного уровня ослабления.

4. Степень ослабления дерева определяется процентом пожелтевшей хвои в кроне. Корреляция между ослаблением и уровнем пожелтения кроны используется при сочетании дистанционных методов (анализ аэро- и космоснимков) и математического моделирования.

5. При анализе развития вспышки массового размножения усача медленными процессами перестройки структуры фитоценоза в ходе естественной дифференциации древостоя можно пренебречь.

Участок леса моделируется как множество $A = \{a_i\}$, $i = 1, 2, \dots$ носителей кормового ресурса двух форм. Под элементами понимаются отдельные деревья пихты диаметром более 8 см; r_{ij} имеет смысл расстояния между деревьями a_i и a_j . Каждое дерево a_i для любого момента времени t (шаг изменения равен одному году) характеризуется следующими функциями: $F(a_i, t)$ — текущий запас кормового ресурса для питания имаго на дереве a_i ; $F(a_i, t) > 0$; $F'(a_i, t)$ — запас корма в отсутствии потребителя;

$D(a_i, t)$ — текущее количество кормового ресурса для преимагинальных стадий; $D(a_i, t) \geq 0$, $D^0(a_i, t)$ — максимальное его количество; $S(a_i, t)$ — функция состояния дерева; $S(a_i, t) = F(a_i, t)/F^0(a_i, t)$; $N(a_i, t)$ — численность жуков, отрождающихся с дерева a_i в год t ; $N(a_i, t) > 0$ для любого t , $N(a_i, 0) = N^0(a_i, t)$.

Величины $Y(a_i, t)$ и $X(a_i, t)$ — численности питающихся и откладывающих яйца на дереве a_i особей. Модель взаимодействия усача с пихтой представляет собой систему уравнений (1) — (3), связывающих переменные $F(a_i, t)$, $D(a_i, t)$, $N(a_i, t)$, $Y(a_i, t)$, $X(a_i, t)$ и законы распределения насекомых в пространстве (4) и (5):

$$F(a_i, t+1) = F(a_i, t) + a(a_i, t)H[S_i(t)] + a(a_i, t - \tau_F) - \max\{0, Y(a_i, t)R_0 - a(a_i, t - \tau_F)\}, \quad (1)$$

где $a(a_i, t)$ — естественный прирост кроны, τ_F — длительность «пригодности» ветвей в кроне для питания усача, R_0 — количество потребляемого одним жуком корма в течение сезона. Функция H учитывает зависимость естественного прироста в кроне от уровня ее поврежденности S_i :

$$H[S_i(t)] = \begin{cases} 1, & S_i(t) > 0,5, \\ 0, & S_i(t) \leq 0,5, \end{cases}$$

$$D(a_i, t) = c[S_i(t)]D^0(a_i, t)H(S_i(t - \tau_D)), \quad (2)$$

где

$$H[S_i(t - \tau_D)] = \begin{cases} 1, & S_i(t - \tau_D) > 0,75, \\ 0, & S_i(t - \tau_D) \leq 0,75, \end{cases}$$

τ_D — продолжительность пригодности ствола как кормового ресурса для откладки яиц, $c(S)$ — эмпирическая функция относительной заселенности ствола;

$$N(a_i, t) = \sum_{j=1}^{\tau_D} n_j(a_i, t) d_j(a_i, t), \quad (3)$$

где d_j — площадь заселенной боковой поверхности ствола, n_j — плотность отрождающихся особей усача с участка ствола j -кратно заселенного;

$$d_j(a_i, t) = D(a_i, t - j - 1) - D(a_i, t - j - 2), \quad j = 1, 2, \dots, \tau_D - 1, \\ d_{\tau_D} = D(a_i, t - \tau_D - 1),$$

$$n_j(a_i, t) = \min \left\{ \frac{X(a_i, t - 2) WJP}{D(a_i, t - 2)}, u_{d_i} - n_{j-1}(a_i, t - 1) - n_{j-2} \times \right. \\ \left. \times (a_i, t - 2) - \dots - n_{j-\tau_D}(a_i, t - \tau_D) \right\}; \quad n_k = 0 \text{ при } k \leq 0,$$

где $j = 1, 2, \dots, \tau_D$; u_{d_i} — максимальная плотность летних отверстий жуков на дереве диаметром d ; W — доля самок в популяции; J — число откладываемых одной самкой яиц; P — выживаемость преимагинальных стадий.

Не вдаваясь в механизмы поведения имаго, примем предположение о том, что отродившиеся жуки сосредотачиваются на наи-

более пригодных для питания и размножения деревьях. Модель пространственного размещения особей выглядит следующим образом:

$$X(a_m, t) = \sum_{r_{jm} \leq k_D} N(a_j, t) \frac{D(a_m, t) q[S_m(t)]}{\sum_{r_{ij} \leq k_D} D(a_i, t) q[S_i(t)]}, \quad (4)$$

где k_D — радиус поиска жуками деревьев для заселения в окрестности отрождения, $q(S)$ — эмпирическая функция, описывающая привлекательность жуков деревьями различного состояния в период размножения;

$$Y(a_m, t) = \sum_{r_{jm} \leq k_F} X(a_j, t) \frac{F(a_m, t) g[S_m(t)]}{\sum_{r_{ij} \leq k_F} F(a_i, t) g[S_i(t)]}, \quad (5)$$

где k_F — радиус поиска деревьев жуками для дополнительного питания, $g(S)$ — эмпирическая функция, описывающая привлекательность жуков деревьями для дополнительного питания.

«Емкость» кроны $Y_c(a_i, t)$ определим отношением $F(a_i, t)/\gamma R_0$, где γ характеризует напряженность конкурентных отношений. В случае $Y(a_i, t) > Y_c(a_i, t)$ размещение «излишка» жуков $\bar{Y} = \max\{0, Y - Y_c\}$ сопряжено с освоением новых кормовых объектов по закону (5). Численность распределенных для питания на дереве a_i жуков обозначим $Y^*(a_i, t)$. Фактическая численность $Y(a_i, t) = \beta Y^*(a_i, t)$, где β — управляющий параметр, характеризующий смертность имаго при истребительных мероприятиях.

Модель реализована в виде комплекса программ для ЭВМ. Организован расширенный диалог с пользователем, позволяющий в процессе имитации оценивать ситуацию, анализировать влияние модифицирующих факторов среды и результаты хозяйственных мероприятий, изменения соответствующие параметры модели.

Идентификация параметров модели проведена на фактическом материале, полученном при полевых исследованиях в пихтовых лесах Средней Сибири, в бассейне озера Байкал. Дополнительно использованы сведения, полученные другими исследователями [1—2, 20].

Результаты идентификации параметров модели:

Параметр	Обозначение	Численное значение				
Кормовая потребность имаго	R_0	0,4—1,8 пог. м				
Радиус разлета жуков при поиске стволов для заселения	k_D	60—120 м				
Радиус разлета жуков для дополнительного питания имаго	k_F	7—14 м				
Плодовитость самок усача	j	25—28 яиц				
Доля самок в популяции	W	0,5				
Выживаемость преимагинальных стадий	P	0,08—0,18				
Коэффициент конкурентных отношений имаго	γ	1—2				
Прирост кроны	α	1—3 пог. м/год				
Максимальная плотность летних отверстий жуков на дереве (шт дм^2) в зависимости от его диаметра (см)	u_d	0,07	0,148	0,148	0,16	0,18
	d	8	12	16	20	24

Модель была проверена на экспериментальных данных, полученных сотрудниками Института леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР при полевых исследованиях в местообитаниях усача в горно-таежных лесах Западного Саяна и Енисейского кряжа. Модель считалась пригодной для реального прогнозирования

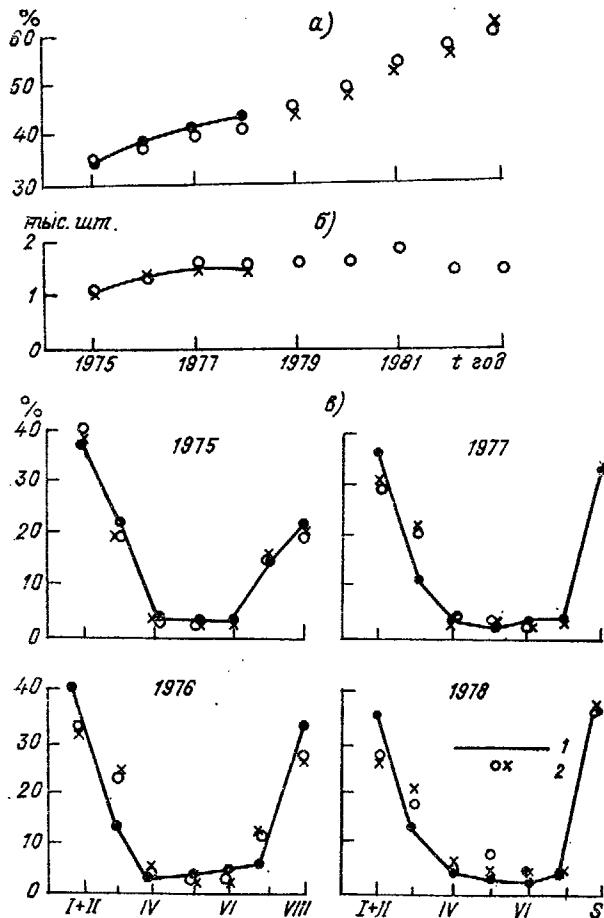


Рис. 1. Сопоставление модельного результата с реальными данными.

— число погибших деревьев (%); б — численность усача (тыс. шт.); в — распределение деревьев по категориям состояния во времени (%); 1 — данные натурных наблюдений; 2 — модельный результат для различных реализаций.

ния, если динамика численности модельной популяции и древесный отпад, связанный с воздействием усача, предсказанный моделью, совпадали с реально наблюдаемыми. Наиболее точно модель воспроизводит стационарную динамику метастабильного состояния системы, соответствующую вспышке массового размножения (рис. 1).

Интенсивность древесного отпада, рассчитанная за шесть лет с 1975 по 1980 г. в очаге усача на Енисейском кряже, составляла 15 деревьев в год на 1 га. Численность имаго изменялась в пределах 1,6—2,5 тыс. шт/га [2]. Модельный эксперимент дает усредненный за десять лет ежегодный отпад в 15,2 дерева в год на 1 га, а колебание численности в пределах от 1,6 до 3 тыс. жуков на 1 га при среднем значении 2,3 тыс.

На фазе разреживания точность прогноза зависит от параметров модели, отражающих влияние модифицирующих факторов среды. При затухании вспышки в древостое с изменением структуры древостоя модель дает завышенный прогноз процента отпавших деревьев на 5—8 %.

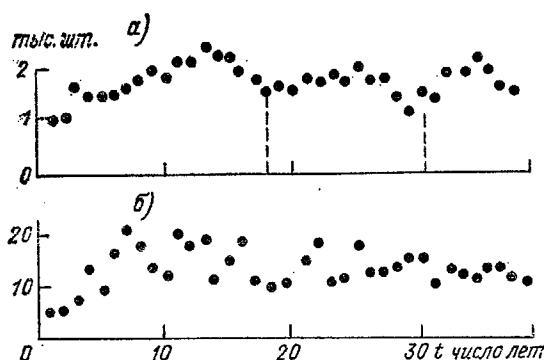


Рис. 2. Метастабильное состояние системы «древостой—усач».

a — динамики численности усача (тыс. шт.); *b* — отпад деревьев.
Параметры модели: размер участка 1,5 га, $R_0 = 1$, $P = 0,127$, $\alpha = 2$; $\gamma = 1,5$; $k_F = 7$; $k_D = 50$; $W = 0,5$; $J = 28$. Начальная численность жуков 1000 штук. Естественный отпад составляет 0,6 % стволов в год. Распределение деревьев по размерам соответствует стадии спелости со средним диаметром 24 см.

Результаты имитационных экспериментов с моделью показали, что она обладает основными динамическими свойствами реальных систем. В зависимости от значений параметров системы и начальных данных популяция усача может находиться в стабильном или метастабильном состоянии. Метастабильное состояние системы реализуется в виде бегущих волн численности насекомых и запасов корма. Это состояние соответствует фиксированной вспышке массового размножения [10]. Очаг расширяется, древостой гибнет (рис. 2).

Стабильное состояние, соответствующее разреженным популяциям усача, получено при введении в модель случайного естественного отпада деревьев. Его уровнем в целом определяется уровень численности стабильного состояния популяции.

Вопрос перехода к вспышкам массового размножения является центральным в исследовании динамики численности «вспышечных» видов насекомых. Необходимым условием для возникновения вспышки массового размножения является наличие поврежденных

участков с соответствующими начальными численностями усача и количеством деревьев, пригодных для заселения.

На основе данных, соответствующих метастабильному состоянию, анализировалась динамика системы при изменении одного из параметров и фиксации остальных. Модель менес всего чувствительна к изменению параметров u и a . По остальным найдены пороги для переходов к стабильному состоянию.

Радиусы разлета k_F и k_D определяют ширину «кромки» очага. Увеличение их значений приводит к рассредоточению жуков в насаждении и снижению их воздействия на состояние деревьев. Идея «рассеивания» популяции по лесному массиву представляет большой интерес при разработке системы защиты таежных лесов от насекомых. Она высказывалась ранее [6], и в настоящей работе находит подтверждение.

Уровень и скорость освоения дерева усачом зависят от пищевой потребности усача R_0 . В природных условиях эта величина варьирует в широких пределах. Например, по сравнению с сухим и жарким сезоном, в дождливое и холодное лето норма потребления может снизиться почти в два раза. Исследование этого параметра в модели указало на существование порогового значения, ниже которого вспышка массового размножения усача не реализуется.

Важными оказались результаты, связанные с исследованием морфологических характеристик деревьев и их влиянием на развитие очагов. Показано, что метастабильное состояние популяции усача может существовать только в древостоях определенного строения. Дерево становится пригодным для заселения при изъятии кроны жуками в период дополнительного питания больше определенного процента. Уровень поврежденности зависит от численности насекомых, емкости кроны и пищевой нормы одного жука. Чем больше соотношение между численностью имаго и запасом корма в кронах, тем более вероятна положительная обратная связь в системе, а следовательно, и вспышка массового размножения.

В метастабильном состоянии численность отрождающихся на некотором участке леса жуков определяется общим запасом кормового ресурса в стволах для личинок. Она рассчитывается по экспериментальным данным о количестве отрождающихся жуков с дерева и равна $\sum_{i=1}^n k_i(d)$, где $k_i(d)$ — численность отрождающихся имаго с дерева диаметром d , а n — число деревьев на участке. Запас корма для имаго на том же участке равен $\sum_{i=1}^n F_i(d, p)$, где $F(d, p)$ запас корма в кроне на дереве диаметром d при плотности насаждения p . Параметр $\eta = \sum k_i / \sum F_i$ характеризует трофическую способность ресурса поддерживать фиксированную вспышку массового размножения усача и может использоваться для классификации пихтовых насаждений по устойчивости

к усачу. В древостоях, где $\eta < \eta_{kp}$ (η_{kp} — критическое значение), метастабильное состояние невозможno. Превышение значения η над η_{kp} , при котором в древостое возникает «самоподготовка» корма, означает наличие определенного «запаса прочности», удерживающего систему от перехода в стабильное состояние. Вероятность реализации вспышки возрастает с увеличением значения η . Сравнивая η с η_{kp} , характерным для данного экологического района, можно говорить о степени устойчивости древостоя к вспышке-усача.

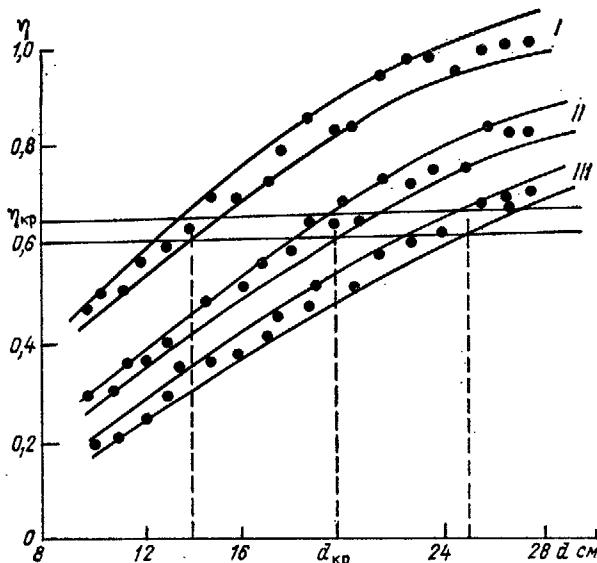


Рис. 3. Зависимость расчетного параметра η от среднего диаметра и полноты насаждения. Расчеты по данным Э. Н. Фалалеева [21], В. В. Голикова [4], В. В. Киселева, Т. М. Овчинниковой [13].

Полосы I, II, III соответствуют высокополнотным, среднеполнотным и низкополнотным насаждениям.

Критическое значение показателя устойчивости η_{kp} можно находить либо с помощью имитационной модели, либо непосредственно по экспериментальному материалу. Так, для древостоев Енисейского кряжа при моделировании было найдено $\eta_{kp} = 0,6\dots 0,65$, а вспышки наблюдались в древостоях, в которых $\eta = 0,68\dots 0,74$. Показатель η можно рассчитать, зная таксационные характеристики насаждения: средний диаметр и полноту, а также распределение деревьев по диаметру. Разновозрастные пихтовые леса Сибири, согласно концепции Э. Н. Фалалеева [21], в своем развитии проходят четыре стадии, имеющие характерные распределения деревьев по диаметру. Исследование зависимости η от возрастной стадии насаждения показало, что для массового размножения усача пригодны насаждения в стадии спелости и молодняка-перестойности. Зависимость η от среднего диаметра и полноты древостоя показана на графике (рис. 3). В рамках каждой

полноты существует критический средний диаметр древостоя d_{kp} , соответствующий η_{kp} . В древостоях, где $d < d_{kp}$, вспышки возникать не могут. С увеличением полноты древостоя с трофической точки зрения становится более пригодным для реализации метастабильного состояния популяции усача.

Полученный показатель устойчивости насаждений к повреждению насекомых (η) предлагается использовать в лесоэнтомологическом мониторинге пихтовых лесов, что позволит заблаговременно выработать решения в отношении лесных видов, над которыми нависает угроза естественного снижения или утраты природной устойчивости, строить оптимальную систему надзора, интегрированной защиты и лесопользования.

При прогнозировании динамики численности усача необходимо учитывать пространственное расположение древостоев. От конфигурации лесных массивов и мест локализации первоначального ослабления деревьев зависит вероятность возникновения вспышки массового размножения и тип динамики численности — продромальный или эруптивный, — а также пространственно-временные характеристики очагов.

С помощью модели могут быть найдены минимальные критические уровни численности имаго усача, а также размеры первичных очагов, необходимые для реализации вспышки в конкретных экологических ситуациях; восстановлены картины распространения очагов усача.

Предложенный подход, основанный на анализе взаимодействия насекомых с отдельным деревом и учете пространственных корреляций в системе, позволяет выяснить, как предположения о взаимодействии отдельных особей между собой сказываются на уровне популяций и сообществ. Модель позволяет не только получить качественные данные о динамике системы, но и количественно исследовать влияние различных экологических факторов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бородин А. И. К биологии большого черного усача в пихтовых лесах Восточного Казахстана.—Тр. ин-та Каз. НИИлесн. хоз-ва, 1963, т. 4, с. 259—282.
2. Ветрова В. П. Консортивные связи большого черного хвойного усача с пихтой сибирской в таежных биогеоценозах: Автореф. дис. на соискание уч. ст. канд. биол. наук.—Красноярск: ИЛиД СО АН СССР, 1987.—21 с.
3. Викторов Г. А. Проблемы динамики численности насекомых на примере вредной черепашки.—М.: Наука, 1967.—270 с.
4. Голиков В. В. Биологическая продуктивность сибирских хвойных пород.—Красноярск: Изд-во Сибирск. технологического ин-та, 1976.—102 с.
5. Ильинский А. И. Вторичные вредители сосны и ели и меры борьбы с ними.—Сб. работ по лесн. хоз-ву Всесоюз. НИИ лесн. хоз-ва, 1958, № 36, с. 178—228.
6. Исаев А. С. Динамика численности большого черного усача и меры борьбы с ним в пихтовых лесах Красноярского края.—Материалы совещц. по теорет. основам защиты лесов таежных регионов СССР от вредных насекомых. Красноярск: ИЛиД СО АН СССР, 1971, с. 61—64.
7. Исаев А. С., Гирс Г. И. Взаимодействие дерева и насекомых-ксилофагов.—Новосибирск: Наука, 1975.—346 с.
8. Исаев А. С., Киселев В. В., Овчинникова Т. М., Хлебо-

- прос Р. Г. Модель распространения вспышки массового размножения большого черного хвойного усача. Математическая биофизика.—Красноярск: Изд-во Краснояр. ун-та, 1985, с. 135—144.
9. Исаев А. С., Рожков А. С., Киселев В. В. Черный пихтовый усач.—Новосибирск: Наука, 1988.—271 с.
 10. Исаев А. С. и др. Динамика численности лесных насекомых.—Новосибирск: Наука, 1984.—224 с.
 11. Катаев О. А., Мозолевская Е. Г. Экология стволовых вредителей (очаги, их развитие, обоснование мер борьбы).—Л.: ЛТА, 1981.—88 с.
 12. Киселев В. В., Исаев А. С., Овчинникова Т. М., Хлебопрос Р. Г. Имитационная модель взаимодействия черного пихтового усача с пихтой сибирской.—Красноярск, 1986.—65 с. (Препринт/СО АН СССР, ИЛиД.)
 13. Киселев В. В., Овчинникова Т. М. Оценка численности большого черного хвойного усача в разновозрастном пихтовом древостое.—Лесоведение, 1986, № 4, с. 31—38.
 14. Киселев В. В., Овчинникова Т. М., Исаев А. С., Хлебопрос Р. Г. Анализ фиксированной вспышки массового размножения усача *Monochamus urussovi* (Fisch.).—Красноярск, 1986.—31 с. (Препринт/СО АН СССР, ИЛиД.)
 15. Кондаков Ю. П. Закономерности массовых размножений сибирского шелкопряда. Экология популяций лесных животных Сибири.—Новосибирск: Наука, 1974, с. 206—265.
 16. Моделирование элементов лесных биогеоценозов.—Красноярск: ИЛиД СО АН СССР, 1985. 166 с.
 17. Мозолевская Е. Г., Катаев О. А., Соколова Э. С. Методы лесопатологического обследования очагов стволовых вредителей и болезней леса.—М.: Лесн. пром., 1986.—152 с.
 18. Мозолевская Е. Г., Яновский В. М., Киселев В. В. Методы прогнозирования повреждения насаждений короедами. Организация лесохозяйственного производства, охрана и защита леса. Экспресс-информация.—М.: ЦБНТИ Гослесхоза СССР, 1984, вып. 8, с. 1—15.
 19. Надзор, учет и прогноз массовых размножений хвое- и листогрызуших насекомых/Под ред. А. И. Ильинского и И. В. Тропина.—М.: Лесн. пром., 1965.—525 с.
 20. Прозоров С. С. Большой черный усач *Monochamus urussovi* (Fisch.) на пихте сибирской.—Труды ин-та Сиб. лесотехн. ин-та, 1958, т. 21, вып. 2, с. 15—121.
 21. Фалалеев Э. Н. Пихтовые леса Сибири и их комплексное использование.—М.: Лесная пром., 1964.—165 с.

AN EXAMPLE OF MODELLING THE OUTBREAKS OF MASS REPRODUCTION OF INSECTS-XYLOPHAGES

V. V. Kiselev, T. M. Ovchinnikova

Institute of Forest and Timber USSR Academy of Sciences, Siberian Branch

Within the system of mechanisms regulating the population of fir tree black longhorn beetle is found and described the mechanism based on the principle of positive feedback. Under certain conditions there could be preparation of feeding by the insects themselves. The simulation model of interrelation of xylophage and feeding resource is built up with the account for imago behaviour and the structure of stock of trees. It is shown that simulation on the model of stock destruction and dynamics of longhorn beetle population enlarges the knowledge on the causes of reproduction outbreaks.

МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ КОНКУРИРУЮЩИХ РАСТЕНИЙ

M. D. Корзухин

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

1. Со времени появления вычислительных машин очевидная идея «проиграть» динамику популяции конкурирующих растений на уровне отдельных особей реализовывалась неоднократно. Большинство моделей применялось к деревьям. Пионерной была, по-видимому, работа [19], в которой особи располагались в узлах правильной решетки, росли согласно некоторому эмпирическому уравнению для диаметра дерева D , конкурировали в зависимости от величины суммы углов, образованных вершинами крон соседей и центрального дерева, и умирали при $\dot{D}/D < \text{const}$. Уже эта модель использовалась для анализа динамики популяций сосны и ду-глассии. В дальнейшем эта конструкция менялась путем изменения механизма конкуренции (новые формально введенные «индексы конкуренции» [1, 8, 10, 14] или реалистический расчет доступного особи количества ресурса [2, 9, 11, 16]), использования квазифизиологического уравнения роста особи [2, 7, 16]. Критерий смертности практически не менялся. Наиболее детально, хотя и совершенно эмпирически, конкуренция за свет описана Митчеллом [17] путем задания объемного проникновения и взаимного угнетения крон.

К указанным работам примыкают теоретические результаты, оценивающие перекрытие случайно разбросанных фигур как меру конкуренции. Это сделано для крон в пространстве [5] и для корневых систем на плоскости с различными законами взаимодействия (в одном случае от круга отрезается часть, перекрытая соседним кругом, по общей хорде [13], в другом — ресурс единицы поверхности делится поровну между покрывающими ее кругами [3]). По-видимому, единственный аналитический результат, касающийся динамики популяции, заданной «в особях», получен в [22], где выведено уравнение динамики числа жестких кругов, отмирающих при касании с вероятностью $1/2$:

$$N(t) = \frac{N(0)}{1 + 2\pi R(t)^2 N(0)/S}. \quad (1)$$

Здесь N , R — соответственно число особей и радиус каждой из них; S — площадь, занятая популяцией; $N(0)$ — начальная численность. Машинными экспериментами установлено, что соотношение (1), полученное в предположении пуассоновского распределения центров кругов, хорошо соблюдается во времени. Как видно, закон роста радиуса не влияет на связь между N и R , т. е. вы-

стуپает как естественная координата для динамики численности; фактически (1) — это интеграл движения системы.

Ряд работ по лесной динамике использует промежуточный тип описания — машинная популяция по-прежнему задается «в особых», но для упрощения координаты деревьев не рассматриваются; они считаются равномерно «размазанными». К этому классу относится широко распространенная технология так называемых гар-моделей [9, 12, 21], в которой деревья рассматриваются на небольшом участке, а также модели [7, 16], в которых размер участка произволен. Во всех случаях на каждое дерево влияет вся популяция.

Большинство упомянутых работ носят прикладной характер, и только немногие занимаются изучением заведомо упрощенных систем в попытке уловить связь их устройства с динамикой. Предлагаемая работа принадлежит к этой второй группе и оперирует популяцией из плоских кругов с законом конкуренции и смертности, более реалистическим, чем в случае жестких кругов. Рассматривалась одновозрастная популяция, без притока семян. Автора интересовали типы поведения популяционных характеристик системы в зависимости от вида уравнения роста и от критерия смертности.

2. Рассматривалась следующая система. В начальный момент дискретного времени $t = 0$ в квадрат со стороной d бросалось $N(0)$ точек с использованием машинного датчика равномерно распределенных псевдослучайных чисел. Все координаты x_i, y_i выбирались независимо. Для уменьшения граничного эффекта противоположные стороны квадрата отождествлялись, т. е. система рассматривалась на торе. Затем особи начинали расти с законом изменения радиуса

$$R_i(t+1) = R_i(t) + r R_i(t)^\alpha [E_i - \frac{1}{\alpha} R_i(t)^\beta] \quad (2)$$

(в дальнейшем для краткости используется дифференциальный аналог этого уравнения); начальное распределение по размеру отсутствовало, т. е. бралось $R_i(0) = R_0$. В уравнении (2) r, a, β, a — параметры, а $E_i \leqslant 1$ — величина ресурса (или энергии) особи i , зависящая от степени перекрытия ее соседями. Я использовал модель корневой конкуренции [3], согласно которой

$$E_i = \sum_{k=0}^{k_i^{\max}} \frac{\delta_{k+1}^i}{k+1}; \quad \sum_k \delta_{k+1}^i = 1, \quad (3)$$

где k_i^{\max} — текущее число соседей особи i (пересекающихся с ней кругов); δ_{k+1}^i — доля площади особи i , перекрытая k соседями; в частности, δ_1^i — доля, не перекрытая вовсе. Таким образом, с доли площади, перекрытой k соседями, данной особи достается $1/k+1$ часть корневого ресурса, т. е. все особи считаются «равно-мощными».

Использовались два критерия смертности. Согласно первому, особь i погибает, если

$$R_i(t+1) < R_i(t) \quad (4)$$

— наиболее популярный в лесных моделях «критерий прироста» (обычно — по диаметру дерева). Согласно второму, который можно назвать энергетическим критерием, особь умирает с вероятностью

$$P(E_i) \quad (5)$$

(на каждом шаге), где $P(E)$ — задаваемая функция смертности; для реализации этого критерия на каждом шаге для каждой особи проводится обращение к датчику случайных чисел.

На выходе модели рассматривалась динамика следующих переменных:

$$N, R, E, L = \frac{1}{d^2} \sum 2\pi R_i^2, \mathcal{E} = LE, n(R), n(E), \quad (6)$$

т. е. соответственно общей численности, среднего радиуса, средней энергии на единицу площади особи, нормированного покрытия («листового индекса»), средней энергии, получаемой с единицы поверхности ареала, плотности распределений по радиусу и по энергии. Согласно полученному ранее результату [3], для независимо распределенных на плоскости фигур с площадями s_i , конкурирующих описанным выше образом, среднее количество ресурса, доступного единице поверхности особи, дается формулой¹

$$E^0 = \frac{1}{L} (1 - e^{-L}), \quad L = \frac{1}{d^2} \sum s_i. \quad (7)$$

Приращение

$$\Delta = E - E^0 \quad (8)$$

можно использовать в качестве меры отклонения расположения «реальной популяции кругов» от идеальной с независимым расположением.

3. Переходим к изложению результатов. Во всех прогнозах бралось $d^2 = 1000$, $R(0) = 0,19$.

3.1. Была исследована связь между N и R при разных критериях смертности (4) и (5) и разных видах уравнения роста, отличающихся параметрами α , β , γ , причем брались значения $\alpha = 0,1$ и $\beta = 0,1$; параметр r задает масштаб времени и его влияние второстепенно. Результаты показывают, что при отказе от модели жестких кругов соотношение типа (1) начинает зависеть от параметров уравнения роста.

Если применяется критерий смертности (4), то связь N и R зависит от α , β и не зависит от γ , т. е.

$$N = N(R, \alpha, \beta). \quad (9)$$

¹ Я хочу выразить благодарность М. Т. Тер-Микаэлян за содействие в ее выводе.

Другими словами, изменение α меняет только масштаб времени, а изменение α , β влияет на тип взаимодействия. Объяснение довольно просто: в зависимости от α , β растущие круги требуют разных значений радиуса для достижения $R < 0$.

Если применяется критерий смертности (5), то вид закона роста несильно влияет на связь N и R , т. е.

$$N \simeq N(R, \text{параметры смертности}). \quad (10)$$

3.2. Рассмотрим динамику системы при критерии смертности (4). Остановимся на случае $N(0) = 500$ при разных α и уравнении роста

$$\dot{R}_i = r R_i \left(E_i - \frac{1}{\alpha} \right). \quad (11)$$

После короткого периода смыкания ($t \sim 30-50$) система выходит на приблизительно постоянное значение энергии и листового индекса

$$E(t, \alpha) \simeq E(\alpha); L(t, \alpha) \simeq L(\alpha). \quad (12)$$

Последнее равенство является аналогом «закона $3/2$ », суть которого заключается в постоянстве поглощающей поверхности, отнесенной к единице площади ареала. Кроме того, выполняется соотношение

$$\mathcal{E} = E(\alpha) L(\alpha) \simeq 1, \quad (13)$$

что говорит о полном использовании популяцией ресурса среды.

Динамика N и R с хорошей точностью экспоненциальна, т. е. верны макроуравнения (рис. 1).

$$\dot{N} \simeq -\lambda_N(\alpha) N; \dot{R} \simeq \lambda_R(\alpha) R, \quad (14)$$

откуда в силу $L \sim NR^2$ имеем $\lambda_N(\alpha) \simeq 2\lambda_R(\alpha)$. Для рассматриваемых начальных условий показано, что при $\alpha \geq 2$

$$E(\alpha) \simeq 1,3/\alpha; L(\alpha) \simeq 0,8\alpha; \lambda_N(\alpha) \simeq 0,08/\alpha. \quad (15)$$

Полная картина зависимостей от α приведена на рис. 2.

При $N(0) = 250$ результаты близки к приведенным выше, в частности наблюдаются примерно такие же темпы падения $\lambda_N(\alpha)$. Это означает, что модель не воспроизводит наблюдаемого в реальных посадках эффекта «стягивания» численности (забывания начальных условий)

$$N[t, N(0)] \rightarrow N^*(t). \quad (16)$$

Распределение $n(R)$ постепенно расширяется и обычно близко к нормальному. Напротив, распределение $n(E)$ после быстрого расширения вырождается в дельтаобразное, т. е. все особи приобретают одинаковый удельный ресурс, несколько больший, чем $1/\alpha$. Таким образом, система приходит к равнораспределению по E .

3.3. Интересно отметить, что рассматриваемая система из сильно взаимодействующих особей (например, согласно (15), при $\alpha = 12$ $L \simeq 10$) реализует пропорциональный численности отпад,

что, как принято считать, соответствует действию плотностно независимых факторов смертности. Другими словами, обнаружив экспоненциальную динамику падения N в некоторой популяции растений, исследователь скорее всего придет к заключению, что взаимодействие в популяции слабое, а вероятность гибели особи определяется внешними факторами, действующими независимо от раз-

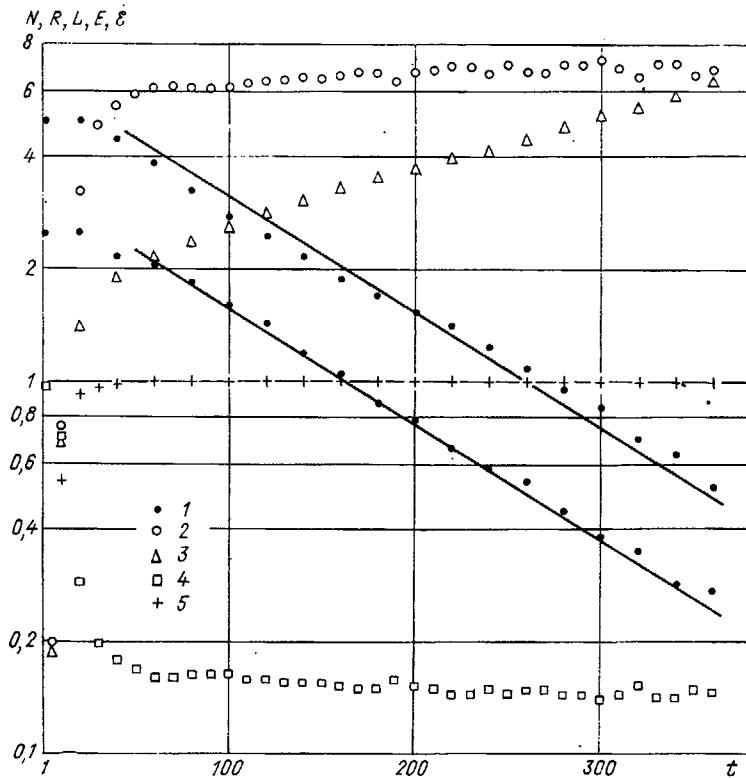


Рис. 1. Динамика среднепопуляционных величин при уравнении роста особи (11)¹ и критерии смертности (4), $r=0,2$, $a=8$.

Для $N(0)=500$: 1 — $N(t)/100$, 2 — $L(t)$, 3 — $R(t)$, 4 — $E(t)$; 5 — $Z(t)$; приведена также динамика численности для $N(0)=250$; с разумной точностью $N_{500}(t) \approx N_{250}(t) \approx \exp(-0,007t)$.

мера и положения особи в сообществе. Приведенный пример показывает, что это утверждение, вообще говоря, ошибочно.

3.4. Поведение системы при критерии смертности (4) и законе роста особи

$$\dot{R}_i = rR_i \left(E_i - \frac{1}{a} R_i \right) \quad (17)$$

в некоторых отношениях сильно отличается от описанного выше. Главная причина различий состоит в ограничении размера особи величиной $R^{\max} = a$. Во-первых, ясно, что после периода взаимодей-

ствия и отпада популяция должна прийти к набору неперекрывающихся кругов радиуса a , в количестве, зависящем от a и слабо — от $N(0)$. Таким образом, должен наблюдаться эффект стягивания численности (16). Далее можно ожидать перехода величины $L(t)$ через максимум в период сильного перекрытия и отпада. И, наконец, ясно, что система должна приходить к узким распределениям

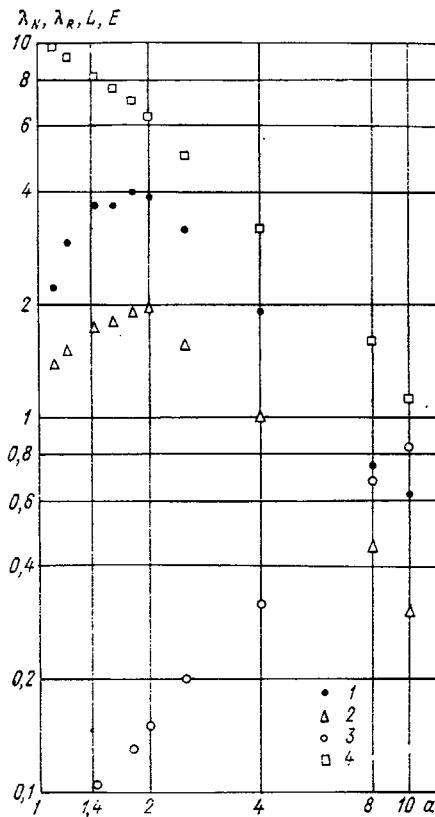


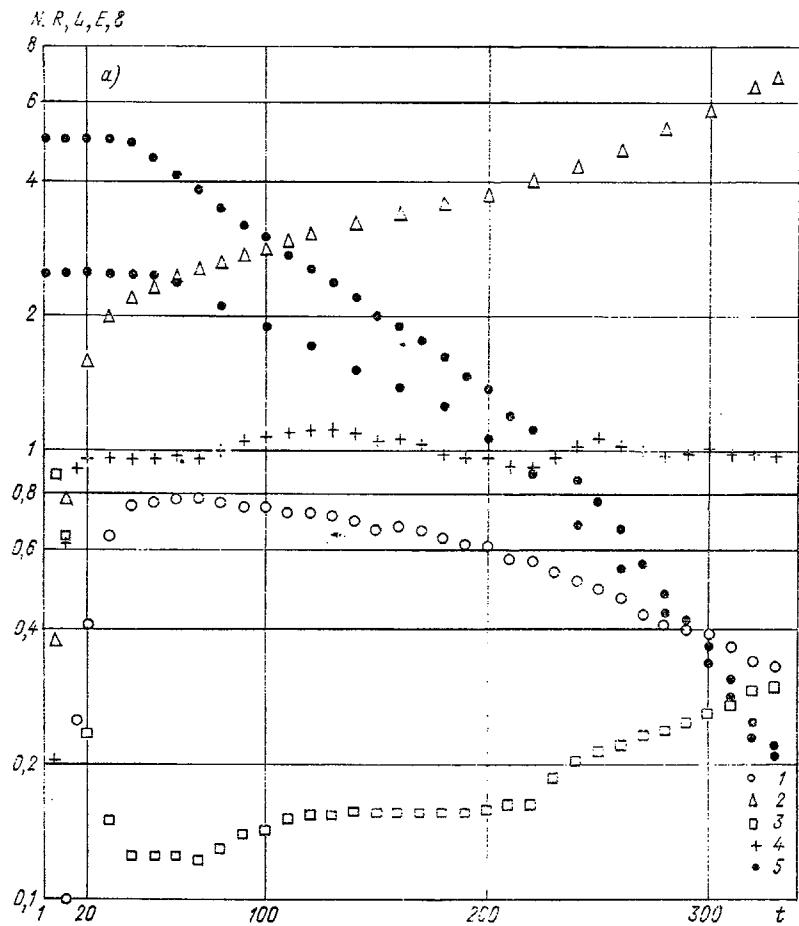
Рис. 2. Зависимость от a как от параметра основных характеристик системы (11), (4) после выхода на $\mathcal{E} \approx 1$ при $N(0) = 500$; при $N(0) = 250$ результаты близки к приведенным.

$$1 - \lambda_N(a) \cdot 100, 2 - \lambda_R(a) \cdot 100, 3 - L(a)/10, 4 - E(a) \cdot 10.$$

$n(R)$ и $n(E)$, причем заселенными будут только классы с $R = R^{\max}$ и $E = E^{\max} = 1$. Все эти ожидания подтверждаются расчетами по модели (см. пример на рис. 3).

Отметим свойства этой модели, которые выгодно, с точки зрения описания динамики одновозрастных посадок, отличают ее от модели (11): эффект стягивания численности; переход L через максимум и падение его ниже единицы; приход системы к совокупно-

сти свободно растущих, а не равномерно подавленных особей; лишь приближенное выполнение «закона 3/2» на центральном участке траектории. Явление непостоянства темпа уменьшения численности, $\lambda_N = \lambda_N(t)$, говорит о сдвигах в типе взаимодействия, происходящих в ходе динамики; этот вопрос обсуждается в п. 3.6.



3.5. Энергетический отбор изучался при ступенчатой и гладкой функциях (5). При ступеньке вида

$$P(E) = \begin{cases} c \leqslant 1 & \text{при } E \leqslant E_*, \\ 0 & \text{при } E > E_* \end{cases} \quad (18)$$

и законе роста (17) популяция приходит к некоторым стационарным распределениям $n(R)^{\text{fin}}$, $n(E)^{\text{fin}}$, ширина которых растет с увеличением a , и к некоторой стационарной численности N^{fin} .

Величина $L(t)$ монотонно растет и тоже выходит на стационар. Существенно, что стационарное состояние не представляет собой

набор непересекающихся кругов радиуса $R^{\max} = a$. Иногда круги собираются в энергетический класс, ближайший к E_* , т. е. возникает равнораспределение по ресурсу (значит, и по размеру). Только в частном случае $E_* = 1$, $c < 1$ динамика системы меняется качественно: $N(t) \rightarrow 0$, а $L(t)$ проходит через максимум; этот тип отбора соответствует, очевидно, плотностно-независимой смертности.

Ситуация меняется при гладкой функции $P(E)$; были проведены расчеты с

$$P(E) = (1 - E)^m \quad (19)$$

при $m = 2,4$. Так как в этом случае смертность не равна нулю при любой E , $N(t) \rightarrow 0$, а $L(t)$ проходит через максимум, который, очевидно, растет с ростом m .

Во всех случаях энергетического отбора наблюдается эффект стягивания численности (11).

По-прежнему начиная с момента смыкания ресурс единицы площади используется полностью,

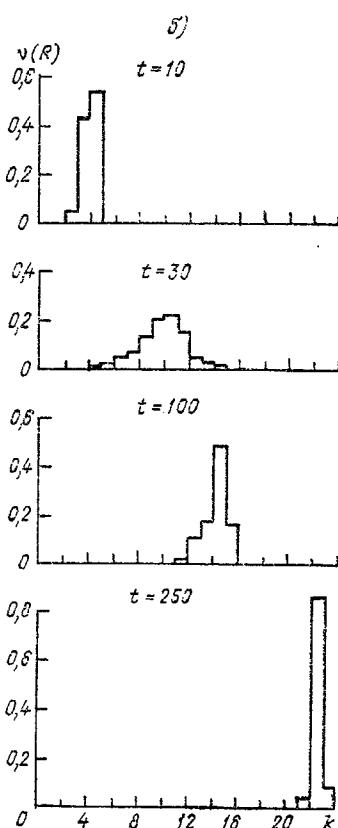


Рис. 3. Динамика системы (17), (4), $r=0,2$, $a=25$, $N(0)=500$.

a — среднепопуляционные величины, $l = L(t)/10$, $2 - R(t)$, $3 - E(t)$, $4 - \mathcal{E}(t)$, 5 — динамика численности для двух вариантов начальных условий, $N(0)=500, 250$ (иллюстрация эффекта стягивания); δ — динамика нормированных распределений по размеру, $v(R)=n(R)/N$, для той же системы при $N(0)=500$; k — номер размерного класса с $\Delta R=0,2$; система стремится к набору неперекрывающихся кругов одинакового размера.

$\mathcal{E} = LE \simeq 1$ (обычно на несколько сотых меньше единицы).

При использовании энергетического критерия смертности легко продемонстрировать разницу в динамике популяций «ресурсолюбивых» и «ресурсовоносливых» типов особей; первым соответствует большее E_* в (18) или меньшее m в (19). Пример приведен на рис. 4. Как видно, популяция ресурсолюбивых особей развивает меньшую листовую поверхность, имеет меньшую численность при более крупных особях; все это соответствует полевым данным, относящимся к одновозрастным посадкам [20, 24].

3.6. Более тщательное рассмотрение динамики численности обнаруживает интересное и труднообъяснимое явление — резкие изломы на кривых $N(t)$, т. е. ступенчатое поведение $\lambda_N(t)$.

Возьмем, например, популяцию почти жестких кругов, т. е. функцию смертности

$$P(E) = \begin{cases} 0,5 & \text{при } E \leq 15/16, \\ 0 & \text{при } E > 15/16 \end{cases} \quad (20)$$

и уравнение роста особи

$$\dot{R}_i = 0,01 R_i^\alpha E_i. \quad (21)$$

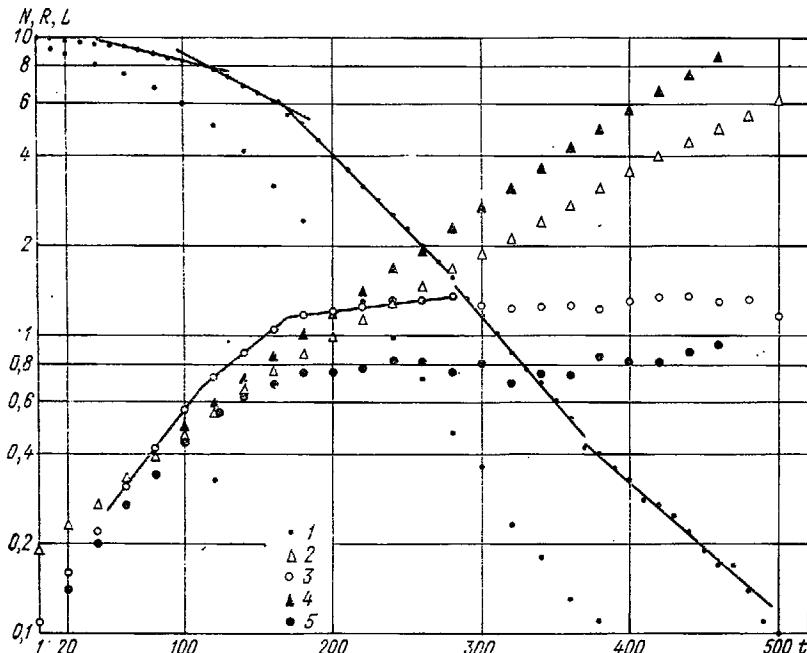


Рис. 4. Динамика двух популяций (17), (19), отличающихся параметром m ; $r=0,01$, $a=32$, $N(0)=1000$.

Ресурсонысльные особи, $m=4$: 1 — $N(t)/100$ (верхняя кривая численности с интерполяцией прямым), 2 — $R(t)$, 3 — $L(t)$. Ресурсолюбивые особи, $m=2$: 1 — $N(t)/100$ (нижняя кривая численности), 4 — $R(t)$, 5 — $L(t)$.

Рассмотрение динамики $N(t)$ при $\alpha = 1$ (рис. 5) показывает, что темпы падения λ_N с высокой точностью постоянны в интервалах $t_1 = 10-50$ ($\lambda_{N1} = 0,0036$), $t_2 = 80-140$ ($\lambda_{N2} = 0,0089$) и $t_3 = 140-250$ ($\lambda_{N3} = 0,015$). Это система со слабым взаимодействием и далека от насыщения ареала, что видно из малости L и близости E к единице (минимальное по всей траектории значение E равно 0,97). Средний радиус растет строго экспоненциально.

Пытаясь связать наблюдаемые изломы с изменениями в типе взаимодействия, автор предпринял подсчет доли числа кругов, имеющих данное число соседей, $n_k(t)$, $k = 0,1, \dots$. Для нашего примера максимальное число соседей $k^{\max} = 3$. Возможное объяснение изломов на кривой $N(t)$ при $t \sim 65$ и $t \sim 140$ таково

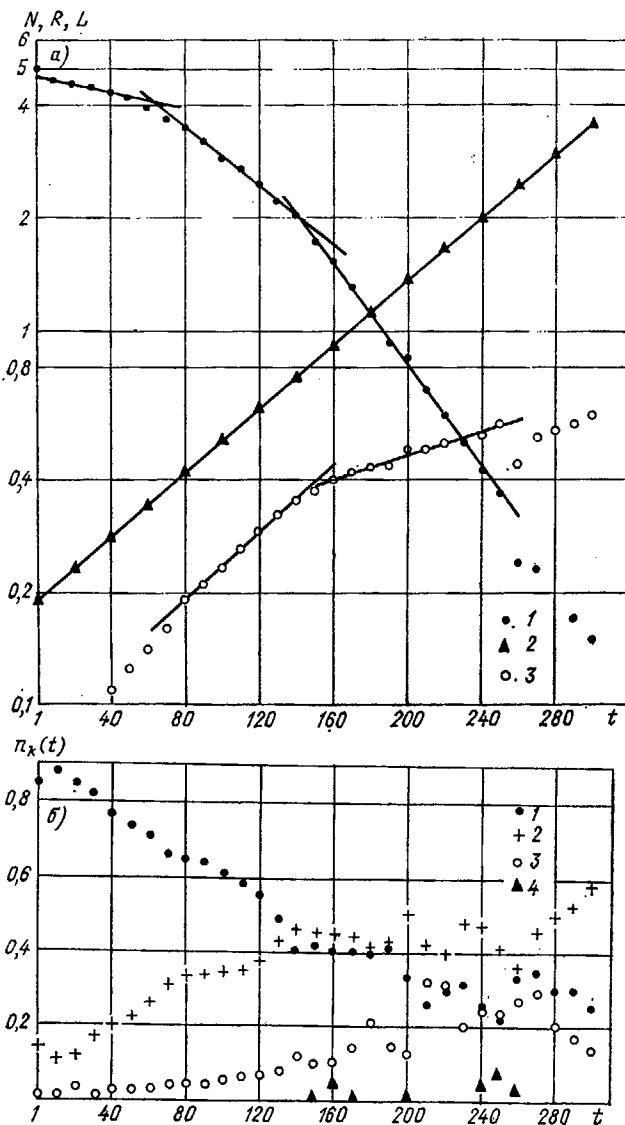


Рис. 5. Динамика системы (21), (20).

а) 1 — $N(t)/100$, 2 — $R(t)$, 3 — $L(t)$; б) доли числа особей с $k=0$; 1; 2; 3; 1 — $n_0(t)$, 2 — $n_1(t)$, 3 — $n_2(t)$, 4 — $n_3(t)$.

(рис. 5.б): при $t \sim 60$ — 80 возникает заметное число тройных перекрытий, т. е. начинает расти $n_2(t)$, а начиная с $t \sim 140$ стабилизируется доля однократно перекрытых кругов, $n_1(t) \simeq \text{const}$.

Помимо этого, на среднем интервале τ_2 с хорошей точностью экспоненциально $L(t)$ (рис. 5 а).

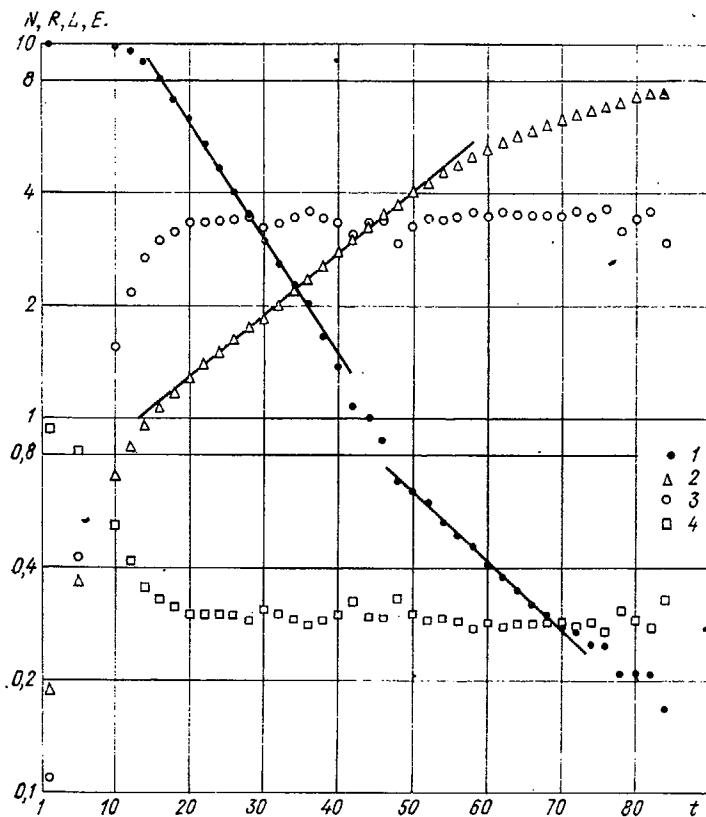


Рис. 6. Динамика системы (23), (22).

1 — $N(t)/100$, 2 — $R(t)$, 3 — $L(t)$, 4 — $E(t)$.

Следующий пример — популяция с довольно сильным взаимодействием ($L^{\max} \simeq 4$), которое возникает из-за малого значения E_* в критерии отбора:

$$P(E) = \begin{cases} 0,5 & \text{при } E \leqslant 0,25, \\ 0 & \text{при } E > 0,25 \end{cases} \quad (22)$$

и с уравнением роста

$$\dot{R}_i = rR_i \left(E_i - \frac{1}{32} R_i \right). \quad (23)$$

При $r = 0,2$ (рис. 6) наблюдаются два отчетливых интервала с экспоненциальной динамикой $N(t)$ — $\tau_1 = 15$ — 35 ($\lambda_{N1} = 0,073$)

и $\tau_3 = 48-70$ ($\lambda_{N3} = 0,040$). В среднем интервале $\tau_2 = 35-48$ динамика численности явно нестабильна; по-видимому, система перестраивается с одного типа взаимодействия на другой. Большое число ненулевых частот в статистике соседей ($k^{\max} = 12$) не дает возможности соотнести моменты изломов с динамикой $n_k t$).

Из рис. 6 видно, что выход N, R на экспоненциальную динамику происходит одновременно с выходом L на стационар при $t \sim 16$. Конец экспоненциального роста R при $t \sim 50$ совпадает с началом второго участка экспоненциального падения N .

Следующий пример интересен смесью экспоненциальной асимптотики на степенной (рис. 7). Для критерия смертности

$$P(E) = \begin{cases} 0,1 & \text{при } E \leqslant 0,5, \\ 0 & \text{при } E > 0,5 \end{cases} \quad (24)$$

и уравнении роста особи

$$\dot{R}_i = 0,2 \left(E_i - \frac{1}{32} R_i \right) \quad (25)$$

в интервале $\tau_1 \sim 7-20$ выполняется (рис. 7 а, б)

$$N(t) \sim e^{-0,096t}; R(t) \sim t^{0,58},$$

а в интервале $\tau_2 \approx 22-100$ (рис. 7 б) —

$$N(t) \sim 1/t^2; R(t) \sim t.$$

Максимальная степень перекрытия $k^{\max} = 15$, $\mathcal{E}(t)$ выходит на единицу при $t \sim 8$.

Последний пример (случай динамики с $m = 4$, см. рис. 4) говорит о том, что возникновение изломов на кривых $N(t)$ не связано непременно со ступенчатостью функций смертности — рассматриваемая система использует $P(E)$ вида (19). Отметим, что первым трем участкам экспоненциальной динамики $N(t)$ хорошо соответствуют участки экспоненциального роста $L(t)$.

3.7. Поведение от времени величин $L(t), E(t), \mathcal{E}(t)$ во всех рассматриваемых случаях показывает, что изменчивость L, E заметно больше, чем изменчивость \mathcal{E} , т. е. что именно полная энергия, получаемая популяцией с единицы поверхности ареала, является истинным динамическим инвариантом системы. В экологической литературе таким инвариантом принято считать листовую поверхность L или производные от нее инварианты, объединяемые под названием «закон $3/2$ » [15, 18, 23, 25]. Более того, поскольку выражение (13) не зависит от начальной плотности и параметров системы (конечно, начиная с некоторой плотности), величина \mathcal{E} является также и параметрическим инвариантом; значение 1 возникает, очевидно, из нормирования на единицу количества ресурса, принадлежащего единичной площади. Возникновение параметрического инварианта — количества поглощаемого света — обнаружено нами в предыдущей работе [4] на примере возрастно-распределенной модели популяции деревьев, конкурирующих за свет, гораздо более реалистичной, чем рассматриваемая здесь модель.

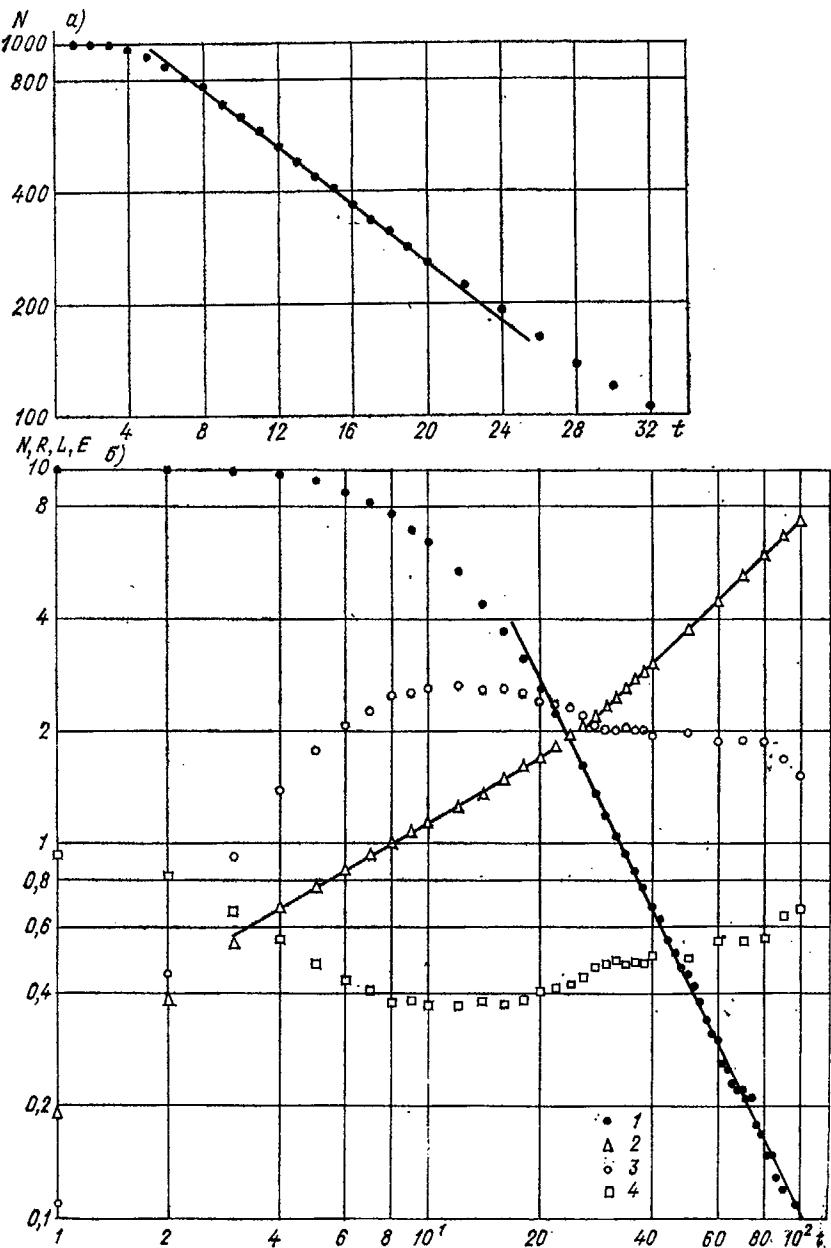


Рис. 7. Динамика системы (24), (25).

а — полулогарифмические координаты: 1 — $N(t)$; б — логарифмические координаты: 1 — $N(t)/100$, 2 — $R(t)$, 3 — $L(t)$, 4 — $E(t)$; прямой соответствует асимптотике $1/t^2$.

3.8. Предложенная работа является, по существу, экспериментальной. Ввиду разнообразия полученных динамических эффектов изложение результатов следует считать предварительным. С точки зрения развития этой тематики автору наиболее интересными представляются попытки вывода макроуравнений динамики (типа (14)) и детальное исследование динамики частот соседей одновременно с распределением особей по энергии $n(t, E)$.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Галицкий В. В. О моделировании производственного процесса в растительном сообществе.—В кн.: Моделирование биогеоценотических процессов. М.: Наука, 1981, с. 204—118.
2. Гурцев А. И., Корзухин М. Д. Кроновая и корневая конкуренция в линейной посадке сосны.—В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1988, т. 11, с. 206—223.
3. 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.
4. Корзухин М. Д., Мацкевич В. К., Антоновский М. Я. Периодическое поведение возрастно-распределенной популяции деревьев.—В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1989, т. 12.
5. Корзухин М. Д., Тер-Микаэlian M. T. Конкуренция на свет и динамика модельных особей, независимо распределенных на плоскости.—В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1982, т. 5, с. 242—248.
6. Моделирование производственных процессов в чистых древостоях.—Журн. общ. биол., 1982, т. 43, с. 480—488.
7. 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.
8. Agnew J. D. An individual tree model for stand simulation in Douglas-fir.—In: Growth models for tree and stand simulation. Stockholm, 1974, p. 38—46.
9. Botkin D. B., Janak J. P., Wallis J. R. Some ecological consequences of a computer model of forest growth.—J. of Ecol., 1972, v. 60, p. 849—872.
10. Ek A. R., Monserud R. A. Performance and comparison of stand growth models based on individual tree and diameter-class growth.—Can. J. Forest Res., 1979, v. 9, p. 231—244.
11. Ford E. D., Diggle P. D. Competition for light in a plantation monoculture modelled as a spatial stochastic process.—Ann. of Bot., 1981, v. 48, p. 481—500.
12. Forest succession: Concepts and application. Springer-Verlag, New York. 567 pp.
13. Gates D. J., Westcott M. Zone of influence models for competition in plantations.—Adv. Appl. Prob., 1978, v. 10, p. 499—537.
14. Heggy F. A simulation model for managing jack-pine stand.—In: Growth models for tree and stand simulation. Stockholm, 1974, p. 74—87.
15. Long J. N., Smith F. W. Relation between size and density in developing stands: a description and possible mechanisms.—Forest Ecol. Manage., 1984, v. 7, p. 191—206.
16. Mäkelä A., Hari P. Stand growth model based on carbon uptake and allocation in individual trees.—Ecol. Model., 1986, v. 33, p. 205—229.
17. Mitchell K. J. Dynamics and simulated yield of Douglas-fir.—Forest Sci. Monogr., 1975, v. 17, p. 1—39.
18. Mohler C. L., Marks P. L., Sprugel D. G. Stand structure and allometry of trees during self-thinning of pure stands.—J. of Ecol., 1978, v. 66, p. 599—614.

19. 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. 494—502.
20. Satoo T. Forest biomass.—M. Hijhofi/Dr. W. Junk Publishers, The Hague. 152 p.
21. Shugart H. H. A theory of forest dynamics. Springer-Verlag, 1984. 287 p.
22. Slatkin M., Anderson D. Y. A model of competition for space.—Ecol., 1984, v. 65, p. 1840—1845.
23. Westoby M. Self-thinning driven by leaf area not by weight.—Nature, 1977, v. 265, p. 330—331.
24. Zeide B. Tolerance and self-tolerance of trees.—Forest Ecol. Manage. 1985, v. 13, p. 149—166.
25. Zeide B. Analysis of the 3/2 power law of self-thinning.—Forest Sci., 1987, v. 33, p. 517—537.

THE MODEL OF POPULATION DYNAMICS OF COMPETING PLANTS

M. D. Korzukhin

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

Presented is the empirical material received by computer calculations of population dynamics of circles randomly thrown on the plane under $t=0$. The circles increase according to Bartalanfi equation; while overlapping the circles eliminate the growing resource E and die depending on E value. The most interesting effect found is the gradual change in the rate of population decrease.

СИТУАЦИОННАЯ МОДЕЛЬ УПРАВЛЕНИЯ КАЧЕСТВОМ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

B. A. Литвин

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

Ю. Н. Перельмутер

*Всесоюзный научно-исследовательский и информационный центр «Экология»
Госкомприроды СССР*

ПОСТАНОВКА ПРОБЛЕМЫ

Принятие управленческих решений, связанных с природоохранной деятельностью, осуществляется обычно для определенного региона — города, промареала, ТПК, республики и т. п. При этом возникает ряд серьезных проблем.

На территории региона, как правило, находится (функционирует или размещается) несколько тысяч сосредоточенных или распределенных источников эмиссии различных поллютантов.

Для каждого из этих эмитентов может быть реализовано около 10—15 природоохранных мероприятий, различающихся между собой как необходимыми ресурсными затратами, так и достигаемым по каждому из поллютантов эффекту. Таким образом, количество наборов проводимых в регионе мероприятий (природоохранных стратегий) весьма значительно.

Следующая проблема связана с существенной многокритериальностью управления природоохранной деятельностью: для нее невозможно сформулировать единственный количественный критерий, и любые оценки состояния окружающей среды носят комплексный характер. Поэтому в процессе атмосфераохрannого проектирования выбор наиболее эффективных стратегий должен осуществляться из значительного числа конкурирующих наборов мероприятий, сопоставляемых с помощью некоторой системы критерiev в условиях заданных лимитов ресурсов.

Адекватные оценки состояния окружающей среды в регионе требуют учета распространения и трансформации поллютантов в различных природных средах, что связано с необходимостью проведения математического моделирования этих процессов в каждой из сред на примерно одинаковом уровне детализации и синтезе этих моделей в единую региональную экологическую модель.

И, наконец, очевидно, что при составлении плана природоохранной деятельности на некоторую перспективу необходим учет динамики оценок как для вложенных в эту деятельность ресурсов, так и для значений критерiev степени загрязнения окружающей среды в регионе.

СИТУАЦИОННАЯ МОДЕЛЬ

Пусть на модельной территории рассматривается множество Φ всех возможных источников загрязнения окружающей среды региона (первичного или вторичного); каждый источник $\bar{\Phi} \in \Phi$ характеризуется вектором параметров

$$\bar{\Phi} = \{\varphi^i\}_{i=1}^N, \quad (1)$$

позволяющих с необходимой степенью детализации провести моделирование воздействия этого источника на окружающую среду. Заметим, что к таким источникам мы относим и экзогенные для данного региона эмитенты: так, например, загрязнения, проникающие на территорию региона с водами реки, можно ассоциировать с фиктивным сосредоточенным источником, расположенным в створе реки на границе региона. Предположим, что на Φ задано множество Λ исходных мероприятий, трансформирующих эти источники (очистка, реконструкция, закрытие и т. д.); каждое исходное мероприятие $\lambda \in \Lambda$ отображает множество Φ на самого себя — λ : $\Phi \rightarrow \Phi$; каждому исходному мероприятию поставлен в соответствие вектор

$$\bar{\Gamma}(\lambda) = \{\Gamma_p(\lambda)\}_{p=1}^P, \quad (2)$$

где $\Gamma_p(\lambda)$ — p -й вид ресурсов, необходимый для осуществления данного мероприятия.

Пусть Φ_0 — подмножество Φ ($\Phi_0 \subset \Phi$) — совокупность функционирующих на рассматриваемой территории источников. На Φ вводим векторную аддитивную критериальную функцию \bar{E} , так что

$$\bar{E}(\tilde{\Phi}) = \sum_{\bar{\Phi} \in \tilde{\Phi}} \bar{E}(\bar{\Phi}), \quad (3)$$

где $\tilde{\Phi} \subset \Phi$; $\bar{E}(\bar{\Phi}) = \{E_q(\bar{\Phi})\}_{q=1}^Q$; $E_q(\bar{\Phi})$ — значение q -й критериальной оценки для источника $\bar{\Phi}$.

Критериальные оценки $E_q(\bar{\Phi})$ показывают уровень загрязнения окружающей среды в регионе или описывают последствия этого загрязнения; целью проведения природоохранных мероприятий является минимизация этих оценок на всем множестве Φ .

Модельная территория представляется регулярной сеткой с определенным размером ячейки; расчет критериальных оценок может быть осуществлен как

$$E_q(\bar{\Phi}) = \sum_{\rho \in \mathcal{P}_q(\bar{\Phi})} e_q(\bar{\Phi}, \rho), \quad (4)$$

где ρ — ячейка регулярной сетки; $\mathcal{P}_q(\bar{\Phi})$ — подмножество ячеек, на каждую из которых в смысле критерия q влияет источник $\bar{\Phi}$; $e_q(\bar{\Phi}, \rho)$ — вклад источника $\bar{\Phi}$ в загрязнение ячейки ρ по критерию q .

Таким образом, можно рассматривать совокупность критериальных оценок любого подмножества $\tilde{\Phi} \subset \Phi$ как комплекс карт модельной территории, где каждая карта соответствует определенной критериальной оценке

$$E_q(\tilde{\Phi}) = \sum_{\bar{\Phi} \in \tilde{\Phi}} \sum_{\rho \in \mathcal{P}_q(\bar{\Phi})} e_q(\bar{\Phi}, \rho). \quad (5)$$

Существующая на территории ситуация Φ_0 может быть оценена с помощью векторного критерия как

$$\bar{E}(\Phi_0) = \sum_{\bar{\Phi} \in \Phi_0} \bar{E}(\bar{\Phi}). \quad (6)$$

Определение каждой компоненты $e_q(\bar{\Phi}, \rho)$ базируется, как правило, на реализации специального комплекса моделей, включающих расчеты распространения загрязнителей с учетом их межсредового баланса и реакций элементов эколого-экономической системы на эти воздействия.

В процессе анализа на базе множества исходных мероприятий Λ и исходной ситуации Φ_0 формируется набор мероприятий, отображающий Φ_0 в некоторый интерпретируемый набор конечных ситуаций $\{\Phi_*\}$. Ясно, что формирование и оценка наборов исходных мероприятий, отображающих Φ_0 в $\{\Phi_*\}$, в общем случае связано с перебором и модельными расчетами для $2^{\mu(\Lambda)}$ вариантов, где $\mu(\cdot)$ — мощность множества. Проблема состоит в определении такой вычислительной схемы, которая позволила бы находить эффективные конечные ситуации (и соответствующие им наборы природоохранных мероприятий) за приемлемое для принятия управлений время при больших значениях $\mu(\Lambda)$ и $\mu(\Phi_0)$.

ВЫЧИСЛИТЕЛЬНАЯ СХЕМА

Выберем из Λ эффективные исходные мероприятия, т. е. такие мероприятия λ , для которых существует хотя бы одна критериальная оценка (с номером q), такая, что

$$E_q(\lambda(\Phi_0)) < E_q(\Phi_0). \quad (7)$$

Отобранные таким образом мероприятия образуют множество элементарных мероприятий Λ' , которое обычно может быть разбито на непересекающиеся подмножества

$$\Lambda' = \bigcup_{l=1}^L \Lambda_l. \quad (8)$$

Это разбиение основывается на неформализуемых соображениях и проводится таким образом, что мероприятия, включенные в одно из подмножеств Λ_l , оставляют неизменными источники, трансформируемые мероприятиями из других подмножеств. Для

каждого из подмножеств Λ_l определяются так называемые комбинированные мероприятия

$$x = \sum_{i \in I_l} \lambda_i, \quad (9)$$

где

$$x(\tilde{\Phi}) = \bigcup_{i \in I_l} \lambda_i(\tilde{\Phi}); \quad \Gamma_p(x) = \sum_{i \in I_l} \Gamma_p(\lambda_i) \quad (p = \overline{1, P});$$

I_l — некоторое допустимое подмножество индексов мероприятий, входящих в Λ_l .

Следует подчеркнуть, что формирование комбинированных мероприятий для каждой группы Λ_l осуществляется не простым поиском всех возможных сочетаний элементарных мероприятий этой группы, а с учетом допустимости их совместной реализации.

Дальнейшее сужение множества исследуемых комбинаций исходных мероприятий осуществляется путем решения PQ задач следующего вида. Для каждой пары (p, q) , где q — номер критериальной оценки; p — номер вида затрат, отберем на каждом подмножестве Λ_l только такие комбинированные мероприятия, которые сохраняются после процедуры сравнения и отсева: мероприятие x' отсеивается, если для него найдется такое мероприятие x'' , что

$$\Gamma_p(x') \geq \Gamma_p(x'') \text{ и } E_q(x'(\Phi_0)) \geq E_q(x''(\Phi_0)). \quad (10)$$

Тем самым каждой группе Λ_l и паре (p, q) ставится в соответствие множество комбинированных мероприятий $\Lambda_l(p, q)$, в котором обеспечено монотонное возрастание E_q от Γ_p .

Для составления оптимальных наборов комбинированных мероприятий по критерию q и виду затрат p при задаваемом лимите Γ_p^* решается задача

$$\sum_{l=1}^L E_q(x_l(\Phi_0)) \rightarrow \min, \quad (11)$$

при

$$\sum_{l=1}^L \Gamma_p(x_l(\Phi_0)) \leq \Gamma_p^*. \quad (12)$$

В результате идентифицируются PQ дискретных монотонных функций $F_q(\Gamma_p^*)$, значения которых суть критериальные оценки для оптимальных стратегий снижения загрязнений по q -му критерию для задаваемого вида затрат.

Рассмотрим множество всех оптимальных природоохранных стратегий, т. е. стратегий, соответствующих дискретным значениям функций $F_q(\Gamma_p^*)$. Каждой из этих стратегий может быть поставлен в соответствие набор комбинированных мероприятий, характеризующийся значениями $\{\Gamma_p\}$ и трансформирующий исходную ситуа-

цию Φ_0 в некоторую конечную Φ_* с критериальными оценками $\{E_q(\Phi_*)\}$. Эти числа образуют вектор $\bar{R} = \{\Gamma_1, \dots, \Gamma_p, E_1, \dots, E_Q\}$ длиной $P + Q$, описывающий одну из возможностей эффективного направления ресурсов на природоохранную деятельность.

Дальнейшее сужение множества конкурирующих природоохран- ных стратегий $\{\bar{R}\}$ основано на ЛПР-ориентированной процедуре многокритериальной оптимизации. Эта процедура подготавливает для окончательного выбора стратегии, являющейся наилучшими с точки зрения комплекса критериев их приоритетов (полученных с учетом предпочтений ЛПР), а также стратегии, несопоставимые между собой в смысле указанного комплекса критериев.

Пусть $\bar{R}_i = \{R_i^h\}_{h=1}^H$ — один из таких векторов ($H = P + Q$). Каждому h ставится в соответствие некоторое число π_h — приоритет h -го критерия. Критерии могут быть объединены в «однородные» (в смысле сравнения между собой) непересекающиеся подмножества: подмножество критериев, характеризующих выбросы (они сравнимы на основе коэффициентов агрессивности различных поллютантов), подмножество критериев, характеризующих экономический ущерб от выбросов (естественная мера для такого сравнения — денежная оценка); подмножество критериев, характеризующих концентрации поллютантов (они сформированы в долях ПДК) и т. д. Поэтому ЛПР может назначить приоритеты не для каждого критерия, а групповые приоритеты для таких подмножеств в целом.

Следуя известному методу ЭЛЕКТРА [1], при сравнении двух стратегий \bar{R}_i и \bar{R}_j между собой целесообразно основываться на двух числах: индекс согласия

$$C_{ij} = \frac{1}{\pi} \sum_{h : R_i^h \leq R_j^h} \pi_h, \quad (13)$$

где $\pi = \sum_{h=1}^H \pi_h$, и индекс несогласия

$$D_{ij} = \begin{cases} 0, & \text{если } R_i^h \leq R_j^h (h = 1, H); \\ \frac{1}{\delta} \max_{h : R_i^h \geq R_j^h} |v_h(R_i^h) - v_h(R_j^h)| & \text{в противном случае.} \end{cases} \quad (14)$$

Здесь v_h — некоторая количественная шкала для критерия h — числовая функция, описывающая изменение степени предпочтительности критериальных оценок \bar{E} , а

$$\delta = \max_h \max_{i, j} |v_h(R_i^h) - v_h(R_j^h)|. \quad (15)$$

Бинарное отношение предпочтения между \bar{R}_i и \bar{R}_j определяют с помощью пороговых значений индекса согласия ε_1 и индекса несогласия $\varepsilon_2 (0 \leq \varepsilon_1, \varepsilon_2 \leq 1)$ следующим образом: \bar{R}_i предпочтите-

тельнее \bar{R}_j ($\bar{R}_i > \bar{R}_j$), если $\varepsilon_1 \leq C_{ij}$ и $\varepsilon_2 \geq D_{ij}$. Это определение предполагает, что \bar{R}_i превосходит \bar{R}_j тогда и только тогда, когда: совокупность критериев (с учетом их относительных приоритетов), по которым \bar{R}_i не хуже \bar{R}_j , достаточно представительна (соответствует пороговому значению ε_1);

совокупность оценок по остальным критериям не дает достаточных оснований (в соответствии с порогом ε_2) для отказа от предположения о том, что $\bar{R}_i > \bar{R}_j$, т. е. «степень недоверия» к этому предположению не выходит за допустимые пределы (пороговое значение ε_2).

Процесс сужения множества $\{\bar{R}\}$ сводится теперь к последовательному исключению некоторых элементов и к выделению так называемого ядра орграфа $G(\varepsilon_1, \varepsilon_2)$, вершинами которого являются элементы \bar{R}_i , а дуга $(\bar{R}_i, \bar{R}_j) \in G(\varepsilon_1, \varepsilon_2)$, если $\bar{R}_i > \bar{R}_j$.

Ядро \mathcal{K} по определению — подмножество, обладающее следующими двумя свойствами:

внешней устойчивостью — для любого из исключенных элементов \bar{R}_i существует среди оставляемых по крайней мере один элемент \bar{R}_j , который предпочтительнее \bar{R}_i ($\bar{R}_i > \bar{R}_j$);

внутренней устойчивости — ни один из оставляемых элементов \bar{R}_i не доминируется никаким из оставляемых элементов \bar{R}_m .

При наличии в $G(\varepsilon_1, \varepsilon_2)$ контуров процедура предполагает исключение контура $\mathcal{L} \subset G(\varepsilon_1, \varepsilon_2)$, если $\exists \bar{R}_i \notin \mathcal{L}$ такой (что $\bar{R}_i > \bar{R}_j$, где $\bar{R}_i \in \mathcal{L}$). В противном случае элементы контура оставляют для дальнейшего анализа.

Найденное таким образом ядро $\mathcal{K} \subset G(\varepsilon_1, \varepsilon_2)$ и является основой дальнейшего выбора ЛПР наиболее рациональной и подлежащей реализации природоохранной стратегии, осуществляемого из неформализуемых соображений.

УЧЕТ ДИНАМИКИ

Весьма существенным для выбора оптимальной природоохранной стратегии представляется учет фактора времени, так как проведение природоохраных мероприятий в реальных регионах, как правило, требует концентрации ресурсов, и поэтому такие мероприятия осуществляются на достаточно протяженных временных интервалах. Следовательно, необходимо уметь сравнивать между собой стратегии охраны среды, отличающиеся как продолжительностью реализации, так и временем возможных негативных воздействий на реципиенты.

При определении значений первых P компонент вектора \bar{R} — «ресурсные» компоненты $\{\Gamma_p\}$ — целесообразно измерять ценность ресурсов через некий обобщенный ресурс (рубль вложений) и аппроксимировать его динамику дисконтирующей функцией стандартного вида [2]:

$$S(t, t_0) = \exp \{-\mathcal{E}(t - t_0)\}, \quad (16)$$

где t — год использования ресурса, t_0 — базисный год (год принятия решения), E — норматив приведения разновременных затрат.

Расчет критериальных компонент $\{E_q\}$ может быть произведен двумя способами. Для критериев, обладающих свойством суммирования во времени (например, массы выбросов, экономический ущерб и т. п.), необходимо в качестве оценки использовать интегральные показатели (суммарная масса выбросов в период реализации самого длительного мероприятия в сравниваемых стратегиях, суммарный экономический ущерб в тот же период и т. д.).

Для критериев порогового типа (концентрации, индекс загрязнения и пр.) возможно в качестве оценки применение показателя типа

$$\tilde{K} = \int_{t_0}^{t_{\max}} (K(t) - K_{\max}) \theta \{K(t) - K_{\max}\} dt, \quad (17)$$

где t_0 — время принятия решения, t_{\max} — продолжительность реализации самого длительного из мероприятий, $K(t)$ — показатель загрязнения, K_{\max} — пороговое значение показателя, θ — тета-функция:

$$\theta(x) = \begin{cases} 1 & \text{при } x \geq 0, \\ 0 & \text{при } x < 0. \end{cases}$$

ВОЗМОЖНОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ

Предлагаемый модельный подход позволяет подойти к решению проблем управления качеством отдельных природных сред на региональном уровне, а также осуществить синтез эффективных стратегий для решения задачи определения рациональных направлений расходования ресурсов для охраны окружающей среды в целом.

Этот подход реализован на практике для построения эффективных атмосфераохранных стратегий в городах и мезомасштабных регионах [3]. В настоящее время проводятся работы по реализации рассмотренной схемы для построения эффективных стратегий охраны поверхностных вод.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Руа Б. Классификация и выбор при наличии нескольких критериев (метод ЭЛЕКТРА).— В кн.: Вопросы анализа и процедуры принятия решений.— М.: Мир, 1976, с. 80—107.

2. Эффективность капитальных вложений. Сборник утвержденных методик.— М.: Экономика, 1983.— 126 с.

3. Литвин В. А. Многокритериальная автоматизированная система моделирования эффективных атмосфераохранных стратегий.— М.: Гидрометеониздат, 1988.— 228 с.

THE LAYOUT MODEL FOR ENVIRONMENTAL QUALITY MANAGEMENT

V. A. Litvin

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

Yu. N. Perelmuter

*All-Union Research Centre "Ecology" USSR State Committee
for Nature Protection*

The paper presents the model for development the effective nature protective strategies on regional level accounting for several criteria of environmental quality and time needed for realization of selected measures. The model is realized in the automated system for developing the regional atmosphere protective strategies.

СВЯЗЬ ГОДИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ С ИСПАРЕНИЕМ И ИСПАРЯЕМОСТЬЮ

A. A. Минин, A. E. Рубинина

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

ВВЕДЕНИЕ

Величина общей годовой продукции растительного покрова ($P_{об}$) зависит от многих физико-географических факторов и, в первую очередь, от климатических. Поэтому понятен широкий интерес к исследованиям влияния таких факторов, как осадки, температура воздуха, солнечная радиация, продолжительность вегетационного периода и др., на продуктивность растительности [4, 6, 7, 9].

С продуцированием фитомассы физиологически связано испарение с суши (E), или эвапотранспирация, составной частью которой является транспирация. Вода непосредственно участвует в процессе фотосинтеза, в образовании органического вещества. Именно это обстоятельство позволяет по количеству испарившейся влаги судить о приросте фитомассы [9, 10, 12]. Испаряемость (E_0) — испарение с водной поверхности или потенциальная эвапотранспирация — является комплексным климатическим показателем, характеризующим способность атмосферы принимать влагу и зависящим от целого ряда факторов — влажности воздуха, скорости ветра, солнечной радиации, температуры воздуха и других. В сущности, она характеризует энергетический потенциал и возможности влагообмена в любой точке земной поверхности.

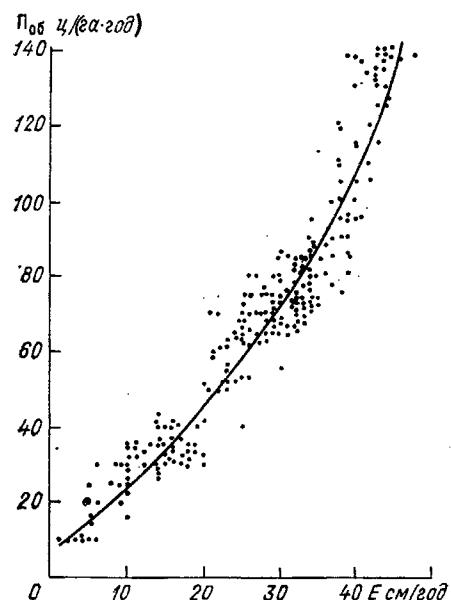
Исследование связи $P_{об}$ с E и E_0 весьма актуальны в настоящее время. Подстилающая поверхность и растительный покров в настоящее время претерпевают существенные изменения, что не может не влиять на характер испарения и в целом на водообмен между сушей и атмосферой. С другой стороны, изменения климата, режимов испарения и испаряемости будут оказывать существенное воздействие на динамику чистой первичной продукции — основу практических всех трофических цепей.

Наиболее известные уравнения связи между продуктивностью растительности и испарением были получены Розенцвейгом [12] более 20 лет назад. В последующие годы аналогичные исследования проводились довольно активно [7, 9, 10]. В настоящее время накоплен большой материал по исследуемым параметрам, что позволяет вновь вернуться к анализу этой проблемы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОЛОЖЕНИЯ

Основными источниками информации по продуктивности стали книга Н. И. Базилевич с соавторами [2] и коллективная монография по продуктивности травяных экосистем [11]. Однако по ряду

причин мы привлекли для анализа практически всю литературу, указанную в библиографии к работе [2] (здесь этот список не приводится). По этим данным, с учетом карты растительности СССР [3] была построена рабочая карта по P_{ob} на европейскую часть СССР (ЕЧС), Западную Сибирь и Среднюю Азию.



Значения среднегодового испарения снимались с соответствующей карты из «Атласа мирового водного баланса» [1], а значения E_0 — с карты испарения с водной поверхностью, выполненной в Валдайском филиале ГГИ под руководством В. С. Голубева (период наблюдений 1951—1980 гг., испарители типа ГГИ-3000, около 500 станций в СССР [8]).

Для построения графиков связи данные снимались с карт,

Рис. 1. Связь годичной продукции растительности P_{ob} с испарением E .

разделенных сеткой $2 \times 2^{\circ}$. Каждая точка на графиках (рис. 1, 2) соответствует средним значениям сравниваемых параметров в данной ячейке карты. Число ячеек составило более 300.

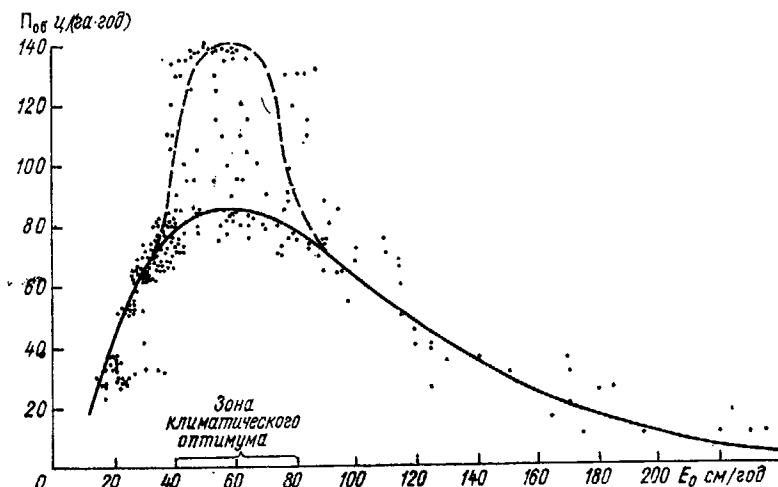


Рис. 2. Связь годичной продукции растительности P_{ob} с испаряемостью E_0 .

Определение характера связи и расчет коэффициентов в уравнениях проводились по методикам, изложенным в [5]. Учитывая возможную неточность в исходных данных по продуктивности и испарению, мы пытались по упрощенным методикам выявить общий характер связи; коэффициенты впоследствии могут быть уточнены.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На рис. 1 представлен график связи между $\Pi_{об}$ и E . Теоретическая кривая, аппроксимирующая эмпирические точки, описывается уравнением вида

$$\Pi_{об} = 0,769 + 0,467E + 0,034E^2. \quad (1)$$

Один из самых сложных и интересных аспектов в данной проблеме — выяснение характера поведения функции при максимальных значениях параметров. На графике не представлены данные по тропическим и экваториальным лесам, где значения исследуемых параметров будут значительно выше и верхняя часть графика, вероятно, будет несколько иной. В работе [4] приводятся данные по продуктивности растительности в некоторых районах мира. Так, для субтропического лиственного леса острова Кюсю, Япония, она составляет в среднем 245 ц/(га·год); для влажнотропического леса в Таиланде — 320, и для экваториального леса Конго — 330 ц/(га·год). Испарение с суши в этих районах составляет 90—125 см/год. Таким образом, если нанести эти точки на рис. 1, то график будет менее вогнутым и связь будет приближаться к линейной. Можно предполагать, что в случае достижения максимально возможной продукции испарение будет продолжать расти за счет увеличения вклада непродуктивного испарения. В этом случае можно предположить выход кривой на «плато» при некоторой максимальной величине $\Pi_{об}$. Но в данном случае мы рассчитывали уравнение связи, основываясь на имеющихся эмпирических материалах.

В отличие от испарения, связь продукции с испаряемостью носит более определенный характер (см. рис. 2). На графике выделяются участки с довольно четко выраженной связью: при значениях E_0 менее 40 см/год и более 100 см/год. Эти участки соответствуют северным (тундра, северная тайга) и крайним южным (пустыня, полупустыня и сухие степи) районам. В пределах значений испаряемости 40—100 см/год вариации продукции фитомассы очень велики: от 70 до 140 ц/(га·год). Мы выделили участок 40—80 см/год как зону климатического оптимума. Очевидно, что климатические условия в этой зоне (и в соответствующих ей регионах) наиболее благоприятны для наращивания фитомассы и не являются лимитирующими. Дифференциация значений $\Pi_{об}$ здесь обусловлена, очевидно, влиянием других факторов, как природных (физико-химические свойства почв, наличие определенных химических элементов и т. д.), так и антропогенных. Этот момент нам представляется очень важным, так как именно на территориях

с оптимальными климатическими условиями проведение определенных агротехнических мероприятий может дать наибольший эффект в смысле получения высоких урожаев сельскохозяйственных культур. Очевидно, что аналогичные мероприятия или затраты за пределами этой зоны не будут столь же эффективными, поскольку необходимо будет преодолевать лимитирующее влияние естественных климатических условий.

Наличие больших различий в продукции фитомассы в «зоне оптимума» означает также, на наш взгляд, что здесь могут «на равных правах» существовать естественные растительные сообщества различных типов. Территориально эта зона падает на районы распространения луговой степи, широколиственных лесов и южной тайги. И проблема «отношений» леса и степи, возможно, обусловлена тем, что при существующих климатических условиях в данном регионе могут нормально развиваться как степные, так и лесные сообщества. В такой ситуации решающее влияние на изменение границы между лесом и степью могут оказывать антропогенный или любой другой фактор.

Теоретическая кривая, аппроксимирующая точки в нижней части графика на рис. 2, описывается уравнением показательно-степенной функции вида

$$y = ax^b e^{cx}, \quad (2)$$

где $y = \Pi_{ob}$ ($\text{ш}/(\text{га} \cdot \text{год})$), $x = E_0$ ($\text{см}/\text{год}$), $a = 0,404042$; $b = 1,7441$; $c = -0,02989$.

Значение аргумента E_0 , при котором достигается максимальное значение функции Π_{ob} , рассчитывается по формуле

$$x_{max} = -(b/c), \quad (3)$$

откуда $E_0 = 58 \text{ см}/\text{год}$. Следовательно, максимальная величина Π_{ob} составляет $85 \text{ т}/(\text{га} \cdot \text{год})$. Эта же минимальная продукция общей фитомассы растительности для «зоны оптимума» (или максимальная для всего распределения без учета точек в верхней части графика), которая обеспечивается только лимитирующим влиянием климатических условий (испаряемости). Продуктивность выше этого значения достигается, вероятно, уже за счет других природных факторов, за счет их благоприятного сочетания.

Привлечение данных по тропическим и экваториальным лесам [4] показывает, что «зона климатического оптимума» может быть расширена от 40 до 100 см/год. Однако следует учесть, что величины E_0 для этих регионов, взятые из [6], не измеренные, как для СССР, а расчетные. Сопоставление расчетных и измеренных значений испаряемости для СССР показало, что существуют заметные различия в сторону превышения расчетных значений.

Особый интерес на рис. 2 представляет часть графика, условно обозначенная штриховой линией. Объяснить большой разброс точек только влиянием испаряемости нельзя. Необходимо проводить дальнейшие исследования по выявлению роли определенных факторов в возникновении такой ситуации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Атлас мирового водного баланса.—Л.: Гидрометеоиздат, 1974.—69 с.
2. Базилевич Н. И., Гребенщиков О. С., Тишков А. А. Географические закономерности структуры и функционирования экосистем.—М.: Наука, 1986.—296 с.
3. Географический атлас.—М., 1982, с. 143.
4. Ефимова Н. А. Радиационные факторы продуктивности растительного покрова.—Л.: Гидрометеоиздат, 1977.—216 с.
5. Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике.—М.: Наука, 1984.—424 с.
6. Зубенок Л. И. Испарение на континентах.—Л.: Гидрометеоиздат, 1976.—264 с.
7. Зубов С. М. Природные комплексы и продуктивность растительности СССР.—Минск: Изд-во БГУ, 1978.—168 с.
8. Кокорева К. М. Оценка современного состояния водноиспарительной сети.—Метеор. и гидр., 1989, 1, с. 85—93.
9. Лит Х. Моделирование первичной продуктивности земного шара.—Экология, 1974, 2, с. 13—23.
10. Рудаков В. Е. О расчете величины транспирации по массе хвои.—Изв. ВГО, 1985, т. 117, вып. 1, с. 34—36.
11. Титлянова А. А., Базилевич Н. И., Сынгто В. А. и др. Биологическая продуктивность травяных экосистем. Географические закономерности и экологические особенности.—Новосибирск, 1988.—134 с.
12. Rosenzweig M. L. Net primary productivity of terrestrial communities: prediction from climatological data.—Amer. Nat., 1968 (102).

THE RELATION OF ANNUAL VEGETATION PRODUCTION WITH EVAPORATION AND EVAPORATIVITY

A. A. Minin, A. E. Rubinina

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

The relation of vegetation cover productivity with evaporation is being studied well enough. The modern broad data sets on the parameters of productivity and evaporation over the USSR flatland territory allow to continue this kind of research. The graphs of relation between the annual primary production and evaporation and evaporativity are plotted and the relation equations are calculated. The "zone of the climatic optimum" singled out on the graph of relation between production and evaporation is of great interest. The production values vary there in wide limits and practically have no relation with evaporation (within the range of 40—90 cm/yr). Probably some other factors (including the anthropogenic ones) have crucial role in increasing in productivity in this zone.

СВЯЗЬ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ ОДНОКЛЕТОЧНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ С ЕЕ ДИНАМИКОЙ

С. И. Погосян, Г. В. Лебедева, Г. Ю. Ризниченко

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

ВВЕДЕНИЕ

Потребности экологического мониторинга вызывают необходимость разработки самых различных методов контроля состояния отдельных компонентов экосистем. Среди них важное место занимают методы контроля и прогнозирования состояния популяций водорослей. Водоросли представляют собой базовое автотрофное звено, превращающее солнечную энергию и компоненты минерального питания в органическое вещество. Кроме того, водоросли являются своего рода биосенсорными системами экосистемы в целом, чутко реагируя на изменение условий окружающей среды. Поэтому оценка состояния популяций водорослей представляется чрезвычайно важной в ряду других показателей общего состояния экосистемы.

Важными функциональными характеристиками, отражающими способность водорослей к фотосинтезу и производству органического вещества являются показатели содержания хлорофилла и эффективности фотосинтеза. До недавнего времени для оценки этих величин использовали валовые или усредненные характеристики всей популяции.

В последние годы в ряде лабораторий мира разрабатываются микрофлуориметрические методы, позволяющие определять функциональные фотосинтетические характеристики отдельных клеток водорослей и получать распределения числа клеток популяции по этим признакам. Очевидно, что параметры этого распределения и характер его эволюции во времени содержат важную информацию о состоянии популяции водорослей и ее продукционных возможностях, определяющих потенциальную продукционную способность всей экосистемы. В связи с этим задачей данной работы явилось исследование взаимосвязи функциональной структуры популяции одноклеточных водорослей с ее динамикой.

В первых частях статьи мы приводим экспериментальные данные об эволюции распределения клеток водорослей по эффективности фотосинтеза и содержанию хлорофилла в различных условиях эксперимента и натурных наблюдений. Анализ экспериментальных данных, позволяя выявить общие тенденции развития популяции, не обеспечивает однако количественного прогноза. Поэтому возникла необходимость в разработке теоретического подхода к изучению динамики численности популяций, распределенных по функциональным параметрам. В качестве базового мате-

матического аппарата мы использовали разработанный аппарат моделей возрастного и размерного распределений клеток популяции, модифицировав его применительно к нашим системам, гетерогенным по своим функциональным характеристикам. Обсуждению математических моделей посвящена третья часть работы. В заключительной части приводятся результаты анализа различных вариантов модели и дается их оценка с точки зрения соответствия ряду требований, сформулированных на основе изучения конкретных экспериментальных ситуаций. Обсуждаются перспективы предложенного подхода для описания состояния популяций водорослей в процессе долговременных наблюдений и при экспресс-оценках состояния натурных альгоценозов.

1. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом исследования служили одноклеточные зеленые водоросли *Chlorella vulgaris* Beijerinck, термофильный штамм S-39/64686 из коллекции Биологического института ЛГУ, *Chlorella vulgaris* и *Ankistrodesmus acicularis* из коллекции кафедры общей экологии и гидробиологии Биологического факультета МГУ, а также диатомовая водоросль *Nitzschia delicatissima*, обнаруженная в пробах воды центральной части Черного моря в марте и апреле 1988 г. (15-й рейс НИС «Витязь»).

Водоросли с агаровых косяков пересевали на среду Тамия (1 : 10) [1]. В случае термофильного штамма хлореллы выращивание проводили в барботируемых воздухом колбах при 37 °C и мощности облучения 8 Вт/м² фотосинтетически активной радиации. Проведение исследований начали через сутки после посева, когда количество клеток достигало $6 \cdot 10^6$ кл/мл. Для создания условий азотного голодаания клетки, выращенные по вышеописанному способу, осаждали центрифугированием при 3000g в течение 15 мин и отмывали средой Тамия, не содержащей KNO₃, после чего помещали в ту же среду.

В случае исследования водорослей хлореллы и анкистродесмус из коллекции кафедры общей экологии и гидробиологии МГУ культивирование проводили в колбах на 300 мл при температуре 25 °C и освещенности 10⁴ лк (люминесцентные лампы). Начальная концентрация хлореллы составляла 10⁶ кл/мл, анкистродесмуса — 1,5 · 10⁵ кл/мл. Культивирование проводили до 60 сут.

Численность клеток водорослей определяли прямым счетом в камере Горяева. Счет проводили в 25 больших квадратах.

Содержание хлорофилла в культурах водорослей определяли по спектрам поглощения в 90 % экстрактах ацетона. Разрушение клеток для полной экстракции проводили при помощи ультразвукового дезинтегратора УЗДН-2т (методика СКОР/ЮНЕСКО) [4].

Микрофлуориметрические измерения проводили на люминесцентном микроскопе ЛЮМАМ-РЗ, оснащенном фотометрирующей насадкой ФМЭЛ1-А. Система регистрации интенсивности флуоресценции объекта обеспечивала временное разрешение 0,5 с. Возбуждение флуоресценции клеток проводили от галогеновой лампы

накаливания КГМ9-70 через свестофильтр СЗС-22. В качестве за-
пирающего использовали светофильтр КС-16. Максимальная ин-
тенсивность возбуждающего света на объекте составляла 240 Вт/м².
Ослабление возбуждающего света проводили нейтральными свето-
фильтрами.

Содержание хлорофилла в одиночных клетках определяли по
измерениям максимального значения флуоресценции клетки (вы-
раженной в милливольтах или относительных единицах) при ин-
тенсивности возбуждающего света 140 Вт/м², умноженному на ко-
эффициент K :

$$K = \frac{[ХЛ]}{N\Phi_{cp}},$$

где [ХЛ] — содержание хлорофилла в 1 мл суспензии водорослей,
 N — количество клеток в 1 мл суспензии водорослей, Φ_{cp} — сред-
нее значение интенсивности флуоресценции клетки, измеренное
в милливольтах или относительных единицах.

Эффективность первичных процессов фотосинтеза (ЭППФ) рас-
считывали по формуле

$$\text{ЭППФ} = I - \frac{\Phi_1 I_2}{\Phi_2 I_1},$$

где Φ_1/Φ_2 — отношение максимальных значений флуоресценции
при возбуждении светом $I_1 = 0,7$ Вт/м² и $I_2 = 140$ Вт/м², I_2/I_1 —
отношение интенсивностей возбуждающего света [6, 7].

Полученные экспериментальные данные обработаны стандарт-
ными методами математической статистики. Минимальный объем
выборок составлял не менее 60 кл. Для построения гистограмм
распределения клеток число возможных интервалов определяли
по формуле $m = 3,3 \lg N$, где N — число клеток в выборке.

2. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Выяснение связи между структурой популяции одноклеточных
микроводорослей и динамикой численности или накоплением био-
массы проводили на культурах нескольких видов зеленых водорос-
лей. На рис. 1 приведены данные о структуре популяции микрово-
доросли *Ankistrodesmus acicularis* по ЭППФ при скляночном куль-
тивировании. Количество клеток увеличивалось с $1,7 \cdot 10^6$ кл/мл
практически линейно до 20 сут, достигая $6,5 \cdot 10^6$ кл/мл, а затем
снижалось до $5 \cdot 10^5$ кл/мл к 48-м сут. Из приведенных на рисунке
распределений видно, что первый этап роста культуры характери-
зуется относительно высоким средним значением ЭППФ (0,57) и
асимметричным распределением (отрицательная асимметрия). Па-
раллельно со снижением скорости прироста культуры к 20-м сут-
кам уменьшается среднее значение ЭППФ, распределение клеток
по этому параметру становится более гетерогенным и симметрич-
ным. На ранних этапах деградации популяции (48-е сутки) сред-
нее значение ЭППФ продолжает снижаться, появляется значитель-
ное количество клеток с ЭППФ, близкой к нулю (заштрихованный
столбец), гетерогенность популяции возрастает. Таким образом,

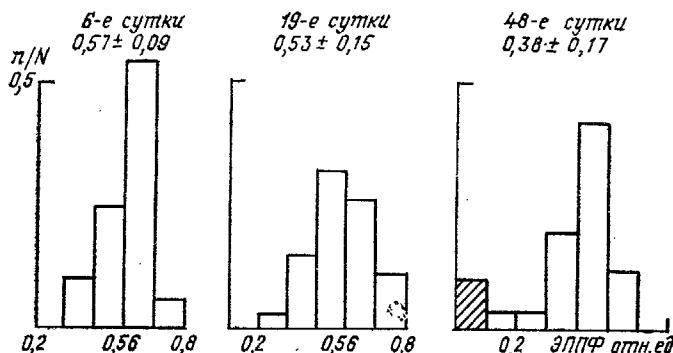


Рис. 1. Распределение клеток анкистродесмуса по эффективности первичных процессов фотосинтеза на различных стадиях развития культуры микроводорослей.

Здесь и на рис. 2-8 цифрами указаны средние значения ЭППФ и содержания хлорофилла \pm среднее квадратическое отклонение.

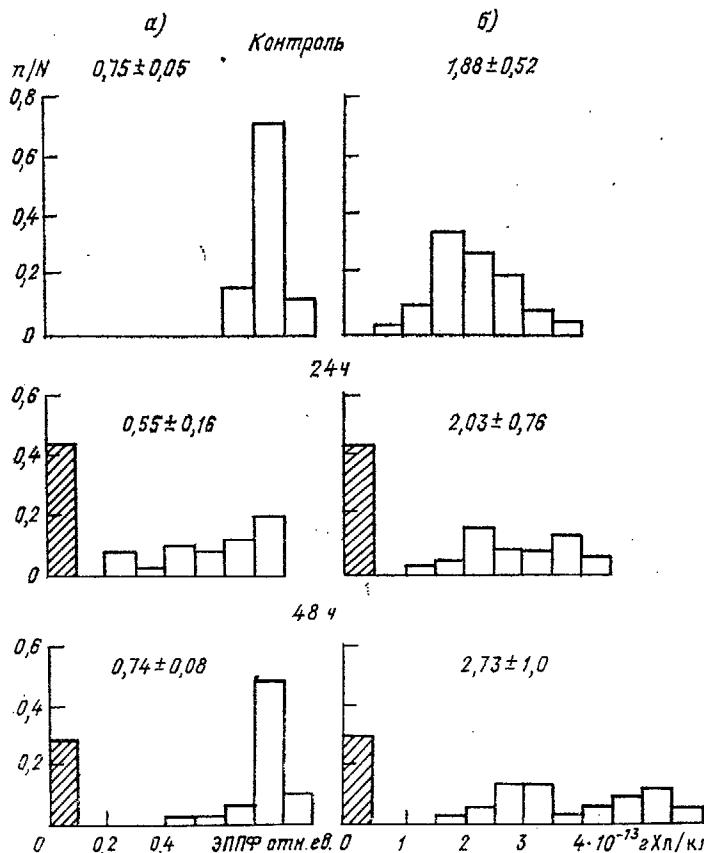


Рис. 2. Распределение клеток хлореллы при введении в среду инкубации 10 мг $HgCl_2$ /мл.

изменения качественного состава микроводорослей в процессе культивирования приводят к изменениям не только средних значений ЭППФ, но и характера распределения клеток по этому параметру.

Наблюдение изменений в структуре популяции под действием токсических веществ проводили на термофильном штамме микроводоросли *Chlorella vulgaris*. При введении в среду культивации 10^{-2} мг/мл $HgCl_2$ через 24 ч биомасса клеток снижалась в 10 раз, а к 48 ч повышалась до 0,5 исходной биомассы в момент введения супемы. На рис. 2 приведены распределения клеток хлореллы по ЭППФ и содержанию хлорофилла при действии супемы. Через 24 ч обнаруживаются клетки с ЭППФ и содержанием хлорофилла, близкими к нулю (мертвые клетки), значительно увеличивается гетерогенность популяции, сильно уменьшается среднее значение ЭППФ. Следует отметить, что в этих условиях сохраняются клетки с высоким значением ЭППФ и, видимо, способные к дальнейшему развитию. Через 48 ч в культуре остается весьма гомогенная по ЭППФ подпопуляция клеток. Вместе с тем обнаруживается значительное количество отмирающих клеток (заштрихованный столбец на гистограмме). Следует отметить, что среднее значение ЭППФ в этом случае близко к контрольному. Распределение клеток по содержанию хлорофилла при действии $HgCl_2$ указывает на появление двух подпопуляций клеток по данному параметру. Причем одна из подпопуляций имеет очень высокое содержание хлорофилла. Вероятно, супема вызывает наряду с другими эффектами и блокирование деления клеток, в связи с чем и обнаруживается большое количество клеток с высоким содержанием хлорофилла. Анализ структуры популяции хлореллы при действии супемы показывает, что уже на ранних стадиях (24 ч) можно прогнозировать рост биомассы популяции в дальнейшем, оценить возможности адаптации клеток к данному воздействию. Кроме того, анализ структуры популяции может дать указания на определенный механизм воздействия неблагоприятного фактора среды.

Большой интерес вызывает изменение структуры популяции микроводорослей при недостатке некоторых биогенов, например азота. На рис. 3 приведены гистограммы распределения клеток хлореллы по ЭППФ и содержанию хлорофилла при изъятии из среды культивирования соединений азота. (Условия культивирования аналогичны предыдущему эксперименту.) Исключение азота из питательной среды уже через 6 ч существенно снижает среднее содержание хлорофилла на клетку. При этом происходит некоторое увеличение гетерогенности клеток по ЭППФ. Затем в ходе азотного голодаания на фоне уменьшения средних значений ЭППФ и содержания хлорофилла на клетку происходит изменение характера распределения — асимметрия становится положительной.

Исследование изменений структуры популяций двух видов водорослей при их совместном культивировании и вытеснение одного вида другим представляется весьма актуальным. Результаты исследования распределений клеток по ЭППФ при совместном куль-

тивировании культур анкистродесмуса и хлореллы представлены на рис. 4. Динамика численности этих видов водорослей представлена в табл. 1. Из таблицы видно, что к 37-м суткам в конкурент-

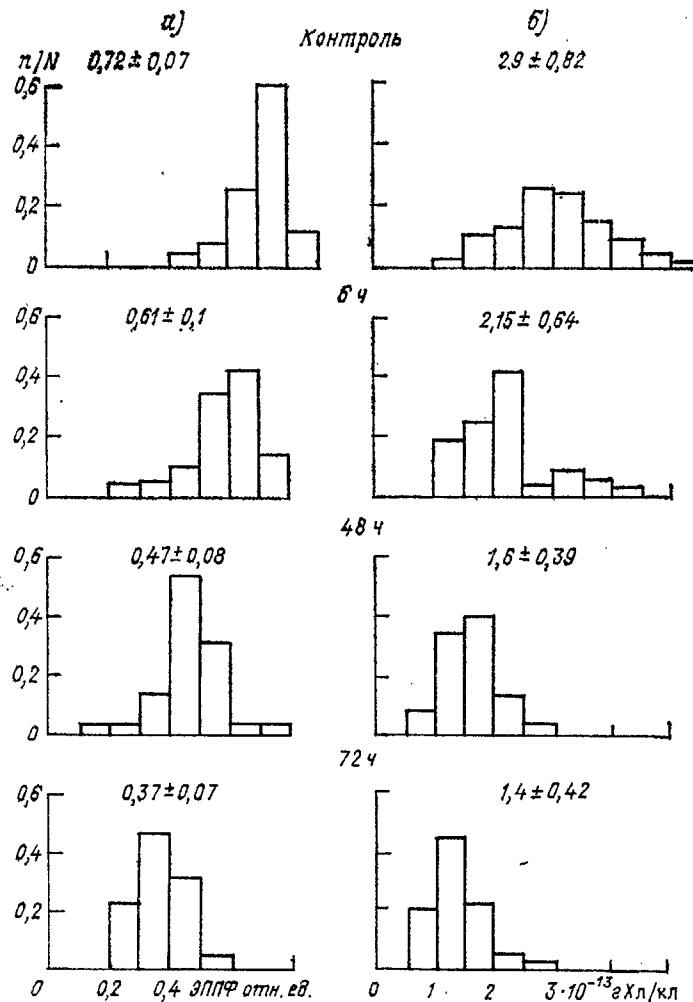


Рис. 3. Распределение клеток хлореллы при азотном голодании.
а — по ЭППФ, б — по содержанию хлорофилла.

ной борьбе побеждает хлорелла, обладающая более высоким уровнем ЭППФ на всех этапах роста и отчетливо выраженной отрицательной асимметрией распределения, хотя старение и вносит вклад в снижение уровня ЭППФ. Характер распределения клеток популяции анкистродесмуса близок к симметричному.

Таблица 1

**Изменение численности клеток водорослей
анкистродесмус и хлорелла при их совместном
культивировании**

Время культивирования, сут	Численность клеток, 10^5 кл/мл	
	Анкистродесмус	Хлорелла
5	2,0	3,4
16	5,4	4,2
37	2,8	7,3
56	1,0	15,0

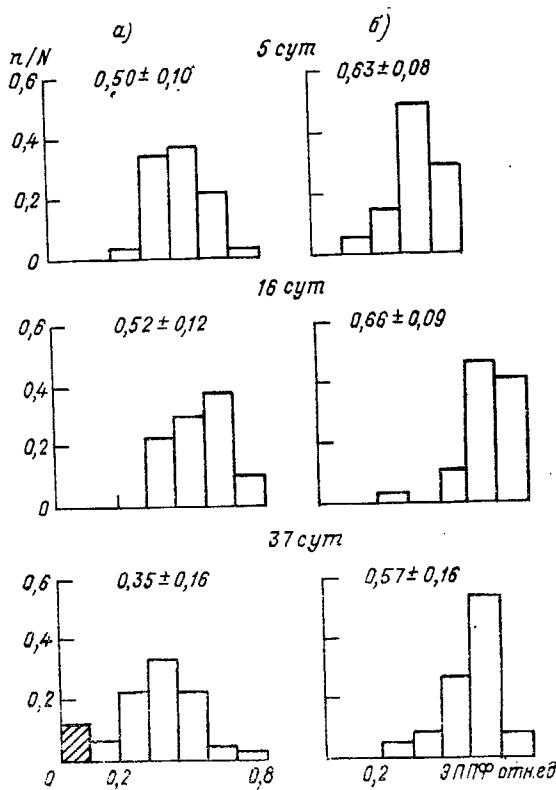


Рис. 4. Распределение клеток анкистродесмуса (а) и хлореллы (б) при совместном культивировании.

Условия произрастания микроводорослей в культурах в большей или меньшей степени моделируют развитие естественных популяций, но не подменяют необходимости проведения исследований структуры популяций природных биоценозов. Дальнейшие ис-

следования по изменению структуры популяции микроводорослей были проведены в Черном море в 15-м рейсе НИС «Витязь» весной 1988 года. В марте—апреле в центральной части моря наблюдалось цветение диатомовых водорослей и, в частности, *Nitzschia delicatissima*. В начале марта цветение уже сформировалось, достигнув, видимо, стационарной фазы. На рис. 5 представлено распределение клеток *Nitzschia delicatissima* по содержанию хлорофилла в пробе воды, взятой с глубины 25 м. По оценкам отряда фитопланктонаологии (начальник отряда И. Н. Суханова), в этот момент цветение во всем верхнем перемешанном слое находилось на стационарной фазе. Полученное распределение близко к симметричному и соответствует распределениям по содержанию хлорофилла, получаемым на культурах водорослей в стационарной фазе их роста.

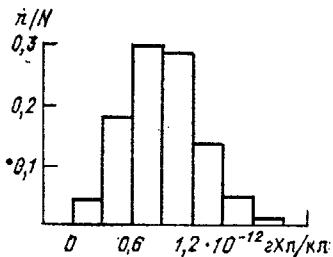


Рис. 5. Распределение клеток *Nitzschia delicatissima* по содержанию хлорофилла в пробе воды с глубины 26 м из центральной части Черного моря в марте 1988 г.

рофилла, получаемым на культурах водорослей в стационарной фазе их роста.

Распад цветения затрагивал прежде всего верхние слои и цветение сохранялось в зоне градиентов на глубинах от 40 до 60 м. На рис. 6 представлены распределения клеток *N. delicatissima* в верхнем перемешанном и градиентном слоях в стационарной стадии цветения и при его распаде. Как видно из рис. 6, распад цветения в приповерхностных водах сопровождается снижением среднего содержания хлорофилла на клетку и увеличением асимметрии распределения (положительная асимметрия). Изменения распределений клеток *N. delicatissima* по содержанию хлорофилла можно проследить и на интегральных пробах (взятых со всех обитаемых горизонтов) в марте и апреле (рис. 7). Следует отметить, что при малом различии средних значений содержания хлорофилла на клетку $0,67 \cdot 10^{-12}$ и $0,63 \cdot 10^{-12}$ г/кл популяции *N. delicatissima* марта и апреля достоверно различаются по характеру распределения клеток по данному параметру. Приведенный пример демонстрирует, что знание структуры популяции позволяет значительно более полно характеризовать ее состояние, чем средние значения того же параметра клеток.

Описание сравнительно небольшого количества из приведенных экспериментов позволяет сделать некоторые обобщения, не противоречащие остальным данным.

1. Изменения состояния микроводорослей при старении культуры, действии токсических веществ, нехватке биогенов в среде, конкурентном вытеснении одного вида другим и смене фаз цвете-

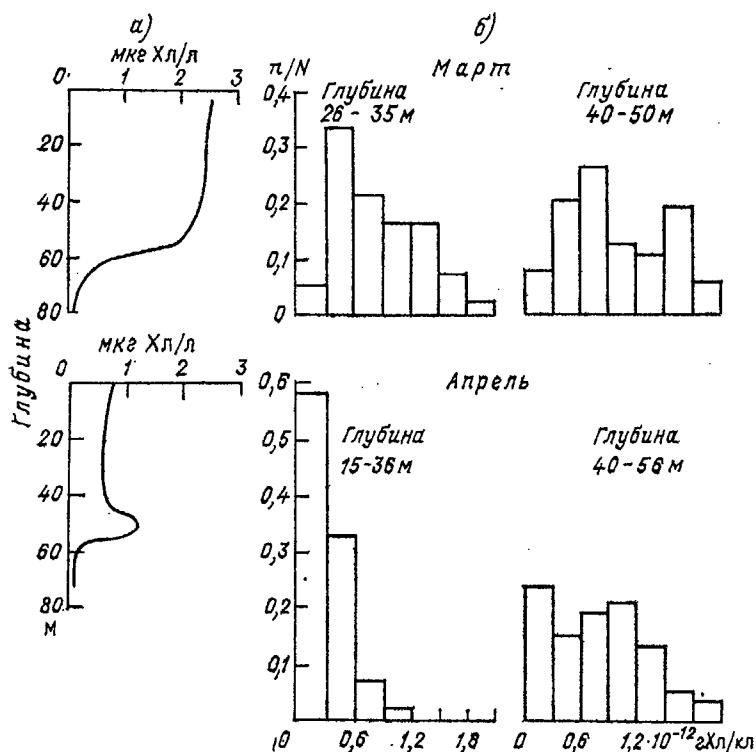


Рис. 6. Распределение содержания хлорофилла в пробах воды по глубинам на ст. 2114 и 2156 в центральной части Черного моря в марте и апреле 1988 г. (а) и распределение клеток *Nitzschia delicatissima* по содержанию хлорофилла на разных глубинах (б).

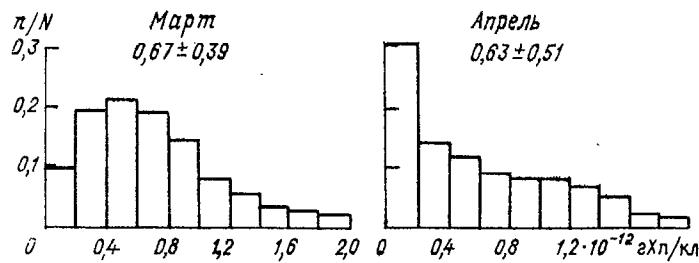


Рис. 7. Распределение по содержанию хлорофилла клеток *Nitzschia delicatissima* в интегральных по глубинам пробах воды центральной части Черного моря в марте и апреле 1988 г.

ния фитопланктона в естественных условиях сопровождаются перераспределением функциональных структур популяций.

2. Стационарная фаза роста популяции соответствует распределению, близкому к симметричному.

3. Быстрый рост культуры водорослей соответствует отрицательной асимметрии в распределении клеток по ЭППФ при относительно высоком ее уровне.

4. Высокая гетерогенность и большие отличия распределения клеток по какому-либо параметру от нормального соответствуют переходу популяции в новое состояние.

Сделанные на основании экспериментальных данных выводы практически совпадают с представлениями, высказанными академиком С. С. Шварцем, отмечавшим, что: «Если распределения отдельного признака асимметричны, то можно предположить, что происходит отбор, направленный на изменение средней нормы изменчивости популяции путем преимущественной элиминации наименее приспособленных к данным условиям организмов при нормальном или ускоренном росте индивидов, приспособленных к данным условиям. Если же состояние популяции на данном этапе ее развития стабильно и эта стабильность поддерживается отбором, то изменчивость отдельных признаков у особей данной популяции должна подчиняться закону нормального распределения. Асимметричности при этом не наблюдается» [11].

Теоретический анализ общебиологических закономерностей, описанных С. С. Шварцем, и приведенные экспериментальные данные позволяют предположить, что выявление функциональной структуры популяции микроводорослей может обеспечить качественный прогноз динамики численности популяции. Для перехода к количественному прогнозу развития водного фитоценоза по данным о функциональной структуре популяции необходимо применение методов математического моделирования. Весьма важно, на наш взгляд, создание математической модели, описывающей переходы популяции из одного состояния в другое. Эта область моделирования разработана пока недостаточно и требует детального исследования. В дальнейшем изложении будут рассмотрены некоторые подходы к созданию математических моделей, описывающих изменения структуры популяции одноклеточных водорослей в связи с изменениями их численности.

3. МАТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ РАЗВИТИЯ ГЕТЕРОГЕННЫХ КЛЕТОЧНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

В процессе моделирования динамики численности гетерогенных клеточных популяций возможно применение различных подходов. Один из них состоит в построении непрерывной функции распределения клеток по изучаемому параметру (непрерывное описание) [8, 9]. Сущность другого подхода заключается в разбиении клеток популяции на конечное число групп, каждой из которых соответствует определенное значение параметров (дискретное описание) [2]. Использование последнего подхода кажется более оправдан-

ным, так как ввиду сложности биологического эксперимента измерить функцию распределения клеток по анализируемому признаку практически невозможно.

В общем случае при дискретном описании развития популяции ее численный состав в каждый момент времени задается вектором $X = (x_1, x_2, \dots, x_n)$, компоненты которого x_i представляют собой количество клеток в i -й группе. Динамика численного состава такой популяции задается векторным дифференциальным уравнением

$$\dot{X} = AX$$

или

$$\dot{x}_i = \sum_{j=1}^n a_{ij}x_j \quad (i = 1, 2, \dots, n). \quad (1)$$

Здесь a_{ij} — элементы матрицы A , структура которой и определяет закон развития популяции. Так, при отсутствии переходов клеток между группами (независимый рост групп) матрица A является диагональной: $A = \text{diag } \{k_i\}_{i=1}^n$ и уравнение (1) равносильно системе

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = k_1 x_1 \\ \dots \\ \dot{x}_n = k_n x_n, \end{cases} \quad (2)$$

где k_i — константы скоростей роста i -й группы клеток, $i = 1, 2, \dots, n$.

Если учитываются только возрастные переходы клеток из группы в группу, то структура матрицы A определяется законом размножения популяции. К примеру, если в течение жизненного цикла клетка последовательно проходит m фаз развития и в конце m -й фазы делится на k дочерних клеток, то такому циклу развития ставится в соответствие следующая матрица порядка m :

$$A = \begin{pmatrix} -1 & 0 & 0 & \dots & k \\ 1 & -1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 1 & -1 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & -1 \end{pmatrix}, \quad (3)$$

каждый элемент которой a_{ij} представляет собой количество клеток i -й фазы развития, которое получается из клеток j -й фазы. Тогда уравнение (1) для компонентов вектора X сводится к системе из m дифференциальных уравнений:

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = -x_1 + kx_m \\ \dot{x}_2 = x_1 - x_2 \\ \dots \\ \dot{x}_m = x_{m-1} - x_m. \end{cases}$$

В случае влияния некоторого фактора Y на скорость роста клеток элементы матрицы A представляются в виде $a_{ij}f(Y)$, где $f(Y)$ — скалярная функция, вид которой определяется природой фактора Y . Задавая различными способами функцию $f(Y)$, можно учитывать влияние на динамику численности популяции таких внешних факторов, как концентрация субстрата, метаболита, продукта и др.

Как видно из приведенных выше примеров, вид уравнений, описывающих динамику численного состава популяции, зависит прежде всего от природы признака, по которому производится разделение клеток на группы. В настоящее время хорошо разработаны модели возрастного и размерного [3, 9] распределения клеток в культурах. Микрофлуориметрический метод позволяет получать информацию о распределении клеток популяции водорослей по содержанию хлорофилла. Природа этого признака неоднозначна. С одной стороны, естественно считать, что содержание хлорофилла в клетке зависит от ее возраста, т. е. в течение жизненного цикла клетка накапливает хлорофилл и, когда его содержание достигает критической величины, делится с образованием дочерних клеток. В этом случае мы приходим к обычной модели возрастного распределения. С другой стороны, известно, что в течение цикла развития возможно не только увеличение количества хлорофилла в клетке водоросли, но и обратные процессы, связанные с его уменьшением — так называемое выцветание клеток, которое обусловлено деградацией фотосинтетического аппарата и может быть вызвано различными внешними причинами [5].

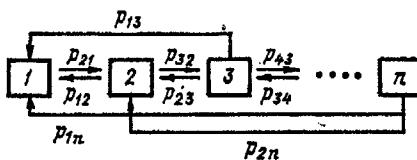
Кроме того, необходимо учитывать, что к делению способны клетки с разным содержанием хлорофилла. На опыте часто наблюдается деление мелких клеток водорослей с небольшим количеством хлорофилла. И наконец, надо принять во внимание влияние на развитие популяции факторов внешней среды.

Таким образом, за некоторый интервал времени Δt клетка водоросли с разной вероятностью может:

- а) увеличить содержание хлорофилла настолько, что произойдет переход клетки в следующую группу;
- б) разделиться с образованием k дочерних клеток;
- в) уменьшить содержание хлорофилла настолько, что произойдет переход клетки в предыдущую группу;
- г) не претерпеть существенных изменений (клетка останется в той же группе).

При построении математической модели динамики численности популяции, распределенной по параметру содержания хлорофилла, следует учесть упомянутые выше процессы, приводящие к изменению характера распределения клеток популяции по этому признаку. Для этого необходимо соответствующим образом записать оператор A в уравнении (1).

Изобразим схематически процессы, протекающие в популяции водорослей:



Здесь цифры в квадратах — группы по содержанию хлорофилла, а p_{ij} — вероятности перехода клетки за время из j -й группы в i -ю.

Численный состав такой популяции будет описываться тем же векторным дифференциальным уравнением (1), в котором элементы матрицы A будут иметь смысл вероятностей:

$$A = \begin{pmatrix} -\sum_{i=1}^n p_{ii} & p_{12} & kp_{13} & \dots & kp_{1n} \\ p_{21} & -\sum_{i=1}^n p_{ii} & p_{23} & \dots & p_{2n} \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ p_{n1} & \dots & \dots & \dots & -\sum_{i=1}^n p_{ii} \end{pmatrix}. \quad (4)$$

Здесь недиагональные элементы p_{ij} , $i \neq j$ представляют собой вероятность перехода клетки за время Δt из j -й группы в i -ю. Диагональные элементы p_{ii} равны с отрицательным знаком суммарной вероятности для клетки группы i покинуть эту группу; k — коэффициент деления клетки. Влияние внешних факторов на развитие изучаемой популяции можно учесть посредством введения в модель диагональной матрицы $Y = \text{diag}\{f_i(Y)\}_{i=1}^m$ порядка m , элементы которой описывают влияние фактора Y на рост i -й группы. В этом случае уравнение (1) представляется в виде $\dot{X} = A'X$, где оператор

$$A' = AY. \quad (5)$$

4. АНАЛИЗ РАЗЛИЧНЫХ ВАРИАНТОВ МОДЕЛИ

Рассмотренный выше подход к моделированию динамики гетерогенных клеточных популяций представляет богатые возможности для моделирования разнообразных экспериментальных и природных ситуаций. Представленный в первой части статьи экспериментальный материал позволяет поставить ряд конкретных задач по теоретическому описанию таких процессов, как старение клеточной культуры, влияние воздействия на нее токсичных веществ, недостатка биогенов и др. Однако хорошо разработанного аппарата для описания динамики численности популяций, гетерогенных по функциональным параметрам, в настоящее время не существует. Поэтому на первом этапе работы мы поставили целью среди рассмотренного класса моделей отыскать такую, которая удовлетворяла бы ряду следующих основных требований:

- 1) модель должна описывать общий ход кривой роста культуры, т. е. наличие лаг-фазы, фазы ускорения роста, экспоненциального роста и стационарной фазы;
- 2) модель должна объяснять наблюдаемые в эксперименте сдвиги распределений;
- 3) она должна описывать реакцию системы на изменение внешних условий.

Для этого было исследовано несколько вариантов построения модели, отличающихся способом записи оператора A в уравнении (1). В каждом варианте модели популяция рассматривалась как система, состоящая из 5 групп клеток, отличающихся по содержанию хлорофилла. Ввиду отсутствия экспериментальных данных по изменению концентрации метаболитов и субстрата в среде в качестве фактора, ограничивающего рост популяции, была выбрана ее суммарная численность. При этом матрица Y (см. (5)) во всех случаях имела вид

$$Y = \text{diag} \{f_i(X^*)\}_{i=1}^5, \quad f_i(X^*) = 1 - \frac{X^*}{X_{\max}},$$

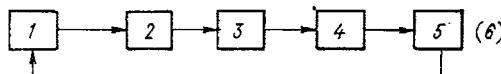
где X^* — общая численность популяции к моменту времени t , X_{\max} — ее максимально допустимая численность (емкость среды).

В рамках каждого варианта модели изучалась эволюция распределения клеток по содержанию хлорофилла в процессе роста культуры. Исследовались 3 модельные ситуации:

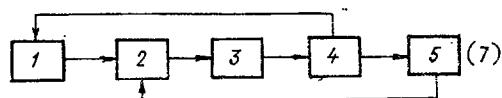
- а) начальный этап роста культуры, когда численность популяции мала по сравнению с X_{\max} ;
- б) стационарный участок роста, когда численность популяции близка к X_{\max} ;
- в) воздействие неблагоприятных условий (численность популяции превосходит X_{\max}).

Ниже приведены некоторые из полученных результатов. В частности, было показано, что с помощью модели, предполагающей отсутствие любых переходов клеток между группами (оператор A типа (2)), невозможно удовлетворительно описать динамику роста гетерогенной клеточной популяции. Вид распределения клеток по содержанию хлорофилла в этом случае практически не зависит от внешних факторов, а полностью определяется заданными константами скоростей роста групп. К изменению формы исходного распределения клеток по группам модель нечувствительна, и хотя такой способ моделирования объясняет общий ход кривой роста культуры, он не пригоден для описания немонотонного поведения численности отдельных групп клеток на начальных этапах роста.

При исследовании модели, учитывающей только возрастные переходы клеток из группы в группу (матрица A типа (3)), были проведены расчеты для нескольких типов схем жизненного цикла водорослей. В частности, рассматривалась схема, предполагающая наличие делений клеток только последней группы:



и схема, допускающая деление клеток двух последних групп, причем из клеток 4-й группы образуются клетки группы 1, а из клеток 5-й группы — клетки группы 2:



В обоих случаях в процессе роста культуры наблюдались сдвиги распределения клеток по группам в сторону младших возрастов. Сдвиг распределения более выражен в случае схемы (6). На рис. 8 *a* приведены теоретически рассчитанные распределения

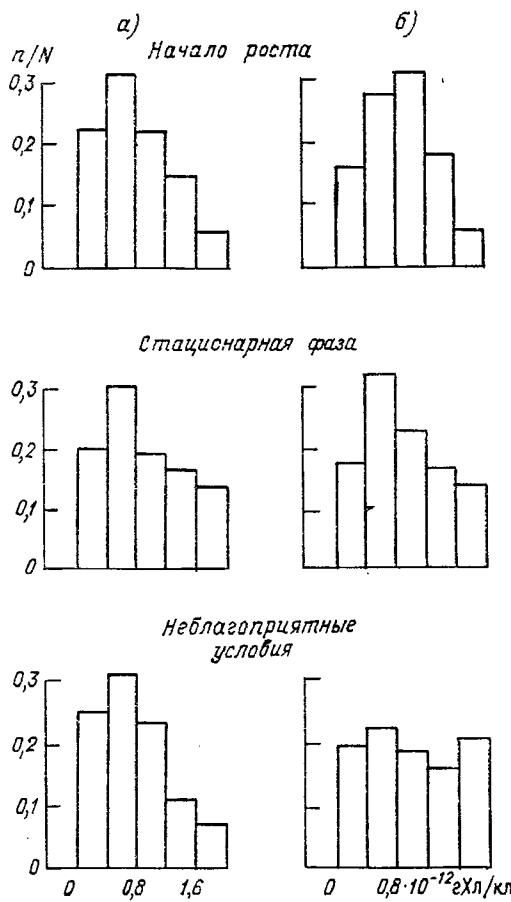


Рис. 8. Распределение клеток водорослевой культуры по содержанию хлорофилла, рассчитанное для начального участка роста, стационарной фазы и случая неблагоприятных условий с помощью модели возрастной структуры (а) и модели, предполагающей обратные переходы клеток между группами (б).

клеток популяции по группам на начальном этапе роста и в стационарной фазе в предположении развития клеток по схеме (7).

Модель возрастного распределения хорошо описывает общий ход кривой роста культуры и немонотонную динамику численности отдельных возрастных групп на начальных этапах роста популяции. Однако она мало чувствительна к изменению внешних условий: вид распределения клеток по группам практически не изменяется при переходе от экспоненциальной фазы роста к стационарной.

Преодолеть эти недостатки модели позволяет введение в нее вероятностей обратных переходов клеток из i -й группы в предыдущую (оператор A типа (4)). Так, при введении в схему (7) вероятностей обратных переходов начиная с группы 3 и вероятностей остаться в той же группе для всех клеток модель начинает более тонко реагировать на изменение внешних условий. Распределение, полученное для начального участка роста культуры, имеет максимум, соответствующий клеткам 3-й группы. Переход к стационарной фазе развития сопровождается сдвигом максимума распределения в сторону клеток с меньшим содержанием хлорофилла (рис. 8 б).

При расчете динамики популяции в неблагоприятных условиях были получены следующие результаты: на фоне снижения общей численности клеток распределение видоизменяется таким образом, что возникают два максимума, соответствующих клеткам с малым и большим содержанием хлорофилла. Эта особенность поведения модели представляется важной, так как в эксперименте часто наблюдается бимодальное распределение клеток по функциональным характеристикам.

Таким образом, анализ результатов, полученных для различных вариантов моделей, позволяет сделать вывод о том, что характер эволюции распределения клеток по функциональным параметрам в большой мере определяется заложенными в модель гипотезами о типе взаимодействия между отдельными функциональными группами клеток. Так, модели, предполагающие независимый рост функциональных групп или наличие только возрастных переходов между ними, позволяют лишь частично обосновать процессы, протекающие в клеточных популяциях. Некоторые характерные особенности экспериментальных кривых и динамики распределений могут быть объяснены лишь в предположении о существовании обратных переходов клеток между функциональными группами, отражающих процессы деградации хлорофилла в клетках и снижения эффективности их фотосинтеза. Физико-биологическая причина деградации фотосинтетического аппарата может быть различной при разных воздействиях на водорослевую популяцию и в каждом случае требует дополнительных биофизических исследований.

В последних работах П. С. Венедиктова показано, что рост водоросли в условиях дефицита азота или фосфора вызывает адаптивное снижение активности первичных реакций фотосинтеза в результате уменьшения квантовой эффективности восстановления первичного хинонного акцептора в фотосистеме II. Сигналом,

инициирующим обратимое снижение квантового выхода фотосинтеза и последующую разборку фотосинтетического аппарата при дефиците минерального питания, является накопление продуктов углеродного метаболизма [10].

При отравлении водорослевой популяции сурьмой, содержащей ртуть, прежде всего, очевидно, оказывается ингибирующее действие ртути на пластоцианин — донор фотоактивного пигмента фотосистемы I, который служит промежуточным звеном между двумя фотосистемами. При этом, по-видимому, не во всех клетках фотосинтетические реакционные центры подвергаются разрушительному воздействию ртути, и клетки, сохранившие фотосинтетическую активность, кладут начало новой волне размножения водорослей.

Снижение фотосинтетической эффективности и дальнейшая деградация хлорофилла в клетках природных популяций водорослей объясняются процессами фотонгибирирования и фотодеструкции, протекающими на фоне истощения элементов минерального питания в верхних слоях воды.

Таким образом, полученный из модели вывод о существовании обратных переходов клеток между функциональными группами — от больших к меньшим показателям фотосинтеза и содержания хлорофилла — получает биологическое обоснование. Идентификация параметров этих переходов по экспериментальным данным позволит установить количественную связь между интенсивностью изучаемого воздействия и характеристиками аппарата первичных процессов фотосинтеза. В свою очередь такие оценки могут быть использованы для обоснованного прогноза развития одноклеточных водорослей при различных внешних воздействиях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Воншак А. Микроводоросли: технология лабораторного культивирования биомассы в установках на открытом воздухе.— В кн.: Фотосинтез и биопродуктивность: методы определения. М.: Агропромиздат, 1989, с. 310—328.
2. Заславский Б. Г., Полуэктов Р. А. Управление экологическими системами.— М.: Наука, 1988.
3. Киселев Е. В. Моделирование распределенной по размерам культуры микроорганизмов в процессе периодического культивирования.— В кн.: Динамика биологических популяций. Горький: Изд. ГГУ, 1982, с. 106—109.
4. Кумбс Дж., Хайд Дж., Лингуд Р. К., Тизен Д. Л., Воншак А. Аналитические методы.— В кн.: Фотосинтез и биопродуктивность: методы определения. М.: Агропромиздат, 1989, с. 360—374.
5. Мерзляк М. Н., Погосян С. И. Деструкция пигментов и липидов в изолированных хлоропластах под действием светового излучения.— В кн.: Молекулярные механизмы биологического действия оптического излучения. М.: Наука, 1988, с. 55—70.
6. Саакян Д. Л., Туроцкий В. Б., Погосян С. И. Использование микроплуориметрии для оценки функционального состояния одноклеточных водорослей.— В кн.: Лимнология горных водоемов. Севан, 1984.
7. Саакян Д. Л. Изучение динамики и структуры популяции водорослей *Chlorella vulgaris* по состоянию фотосинтетического аппарата одиночных клеток.— Автореф. дисс. на соискание учен. степени канд. биол. наук. М., 1987.

8. Степанова Н. В., Шульц Ф. Параметры функции распределения клеток по размерам в связи с изучением механизма их роста.— Биофизика, 1982, т. 27, вып. 4, с. 670—674.
9. Степанова Н. В., Шульц Ф. Нелинейная модель распределения клеток по размерам и возрастам в проточной культуре.— В кн.: Динамика биологических популяций. Горький: Изд. ГГУ, 1982, с. 106—109.
10. Чемерис Ю. К., Попова А. В., Венедиктов П. С. Влияние недостатка минерального питания на фотосинтетический аппарат хлореллы.— Физиол. раст., 1989, 36, с. 57—67.
11. Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции.— М.: Наука, 1980.

THE RELATION OF THE FUNCTIONAL STRUCTURE OF ONE-CELLED ALGAE POPULATION WITH ITS DYNAMICS

S. I. Pogosyan, G. V. Lebedeva, G. Yu. Riznichenko

Moscow State University

Presented is the large experimental material on microfluorimetry of one-celled algae under various experimental conditions (lack of biogenes, influence of toxicals, mutual cultivation of two algae species) and at various stages of destruction the flowering of natural algocenoses. The distribution of the number of cells in population according to chlorophyll content and efficiency of primary photosynthesis process is studied. Studied is also the interrelation between the functional structure of population and its dynamics. The various mathematical models for description the population dynamics that is heterogenic by functional parameters are analyzed. It is shown that while describing the evolution of cell distribution on functional properties one should consider the process of chlorophyll degradation in cells and decreasing in efficiency of photosynthesis.

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ ЛЕСОВ С УЧЕТОМ ПОЖАРОВ И ИЗМЕНЕНИЙ КЛИМАТА

M. T. Тер-Микаэлян

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

B. B. Фуряев

Институт леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР

M. Я. Антоновский

Международный институт прикладного системного анализа

1. ВВЕДЕНИЕ

В данной статье мы продолжаем построение и исследование пространственной модели долговременной динамики бореальных лесов с учетом воздействия пожаров. Под долговременной мы понимаем динамику на временах порядка 10^1 — 10^2 лет, а не изменения состояния растительности в течение одного пожароопасного сезона. Пространственной мы называем модель, описывающую динамику лесов на большой территории с учетом взаимодействия составляющих территорию участков леса.

В работе [5] был сформулирован и исследован первый вариант пространственной модели долговременной динамики бореальных лесов с учетом воздействия пожаров. Модель отлаживалась до данным о долговременной пожарной динамике лесов Северной Америки. Так как в настоящей статье мы существенно опираемся на результаты работы [5], для связности изложения приведем основные из этих результатов.

Приступив к построению модели, мы столкнулись с многообразием точек зрения не только на роль различных факторов, влияющих на возникновение и распространение лесных пожаров, но и на общие закономерности динамики бореальных лесов. Вопросы, требующие ответа в первую очередь, были сформулированы нами следующим образом.

1. Является ли состояние современных бореальных лесов стационарным или нет? Под стационарным состоянием мы понимаем устойчивость во времени возрастной структуры большой лесной территории, то есть распределения этой территории по долям, занятым лесом определенного возраста; здесь и далее в тексте возраст леса — время, прошедшее с момента последнего разрушительного пожара. Большинство авторов рассматривает состояние современных бореальных лесов как стационарное; противоречие между этой точкой зрения и многочисленными натуральными данными

обычно объясняется резким усилением противопожарной охраны лесов в начале текущего столетия, повлекшим за собой изменения в пирологическом режиме лесов и, следовательно, вызвавшем переход лесов из одного стационарного состояния в другое.

2. Существенно ли влияет на размер отдельного пожара пространственное взаимодействие между составляющими территорию участками леса или же он определяется текущими значениями климатических параметров?

Многочисленные эксперименты с моделью и результаты ее привязки к данным по динамике лесов Северной Америки позволили нам сделать следующие выводы.

1. Состояние современных boreальных лесов является существенно нестационарным; оно определяется устойчивым пирологическим режимом, при котором периоды малой пожарной активности (отрезки времени, в течение которых выгорает относительно малая часть лесной территории) перемежаются вспышками пожарной активности, сопровождающимися значительными (по площади охвата) пожарами. Этот вывод является ключевым как для понимания, так и для дальнейшего моделирования динамики boreальных лесов.

2. Пространственное взаимодействие существенно влияет на размер отдельного лесного пожара. Оно выражается в проявляющемся на длительных временах эффекте синхронизации на больших территориях возраста леса и запасов горючих материалов; эта синхронизация является определяющим условием возникновения вспышек крупных пожаров.

Полученные результаты мы рассматриваем как хорошую базу для дальнейшего развития модели. Конкретной целью данной статьи является введение в модель зависимости ее параметров от климатических факторов.

2. ОПИСАНИЕ ОБЪЕКТА ИССЛЕДОВАНИЯ

При описании динамики лесов мы будем использовать ландшафтный подход, суть которого заключается в следующем. Моделируемая территория разбивается на экологически однородные участки (впредь будем называть их ячейками). Это обычная в географии процедура; степень подробности разбиения зависит от задачи и наличия данных. Ячейки могут иметь ранг «фаций», «урочищ» и т. д. и в любом случае образуют на территории сплошную мозаику.

Каждая ячейка данного типа имеет свой набор экологических условий. Каждому типу свойственна своя частота пожаров, один и только один тип сукцессионной динамики после пожара с определенной последовательностью смены пород. Последнее является главным преимуществом использования ландшафтного подхода, так как дает возможность однозначно прогнозировать ход послепожарного лесообразовательного процесса. Будем исходить из того, что лесообразовательный процесс протекает только через коротко-производную смену пород и что переход от одной сукцессионной

стадии к другой (в случае отсутствия пожаров) осуществляется в строгом соответствии с данными о средних длительностях стадий. Таким образом, вся территория может быть представлена в виде мозаики ячеек, каждой из которых соответствует свой сукцессионный ряд и номер сукцессионной стадии (последний может быть заменен возрастом леса).

Существуют три типа пространственного взаимодействия между участками леса. Это распространение пожаров с территории одного участка на территорию другого, перенос семян и «передача» фитофагов. Так же, как и в работе [5], мы предполагаем учитывать только два первых типа взаимодействия. Это продиктовано следующими соображениями.

1. Нежеланием «перегружать» модель. Учитывая практически полное отсутствие в мировой литературе пространственных моделей динамики лесов, введение в модель каждого качественно нового типа зависимости требует тщательной отладки модели на натурных данных. Так как целью данной работы является введение в модель зависимости динамики лесов от колебаний климата, то одновременное рассмотрение нового типа взаимодействия — «передачи» фитофагов — представляется нам неразумным.

2. Отсутствием явных указаний на влияние фитофагов на динамику конкретной лесной территории, к которой осуществляется привязка модели. Согласно проведенным полевым исследованиям, за период, для которого имеются данные по динамике лесов, на этой территории не зарегистрировано вспышек численности фитофагов.

Изложим наши представления об идеализированном механизме воздействия пожаров на мозаику ячеек. При этом будем рассматривать только разрушительные пожары, отбрасывающие лесообразовательный процесс в начальное состояние (гарь).

Допустим, что на территории некоторой ячейки появляется источник огня. При достаточном уровне пожарной зрелости насаждения возникает пожар, который приводит к полному уничтожению древостоя на территории данной ячейки. В случае недостаточной пожарной зрелости растительности соседних ячеек пожар «останавливается» на границах ячейки; в противном случае пожар распространяется на территорию соседней ячейки, которая также выгорает целиком и т. д.

Перейдем теперь к описанию механизма переноса семян. Корректный учет этого вида взаимодействия, во-первых, требует, определения репродуктивного возраста и среднего расстояния переноса семян для всех древесных пород, представленных на моделируемой территории, а во-вторых — неизбежно приводит к рассмотрению длительно производных смен пород в ходе сукцессии. Мы предпочли следующий упрощенный способ описания переноса семян. Для каждой сукцессионной линии определяются: 1) возрастная стадия, начиная с которой растительность считается достигшей репродуктивного возраста, т. е. способной к полному воспроизведству этой линии (репродуктивная стадия); 2) среднее расстояние

переноса семян, усредненное по породам, представленным в этой сукцессионной линии. В этом случае динамика заселения сгоревшей ячейки выглядит следующим образом. Пусть растительность сгоревшей ячейки принадлежала к сукцессионной линии A ; если на расстоянии, не превышающем среднего расстояния переноса семян для линии A , имеются ячейки того же типа (с линией A) с растительностью, достигшей репродуктивной стадии, то ячейка заселяется и на ней начинается лесообразовательный процесс, который продолжается уже вне зависимости от наличия поблизости источника семян. В противном случае ячейка считается незаселенной, т. е. остается в состоянии гари.

3. ФОРМУЛИРОВКА МОДЕЛИ

Как следует из предыдущего описания, понятия «возраст растительности ячейки» и «сукцессионная стадия, в которой находится растительность ячейки» эквивалентны (последнее с необходимостью требует задания возраста растительности в пределах конкретной стадии). Хотя при привязке модели мы активно используем разбиение сукцессионных линий на стадии, формулировать модель проще в терминах возраста растительности ячейки; это позволяет избежать введения лишних обозначений.

Рассмотрим правильную квадратную решетку размером $L \times M$, которая будет играть роль «образа» моделируемой территории. С целью избежания граничных эффектов задача решается на торе, т. е. вершины $(1, i)$ и $(j, 1)$ считаются соседними для вершин (L, i) и (j, M) соответственно, $i = 1, \dots, L$, $j = 1, \dots, M$. Предположим, что каждая ячейка решетки представляет собой одну ландшафтную ячейку моделируемой территории (тем самым делается предположение о равенстве размеров всех ячеек). Пусть на рассматриваемой территории протекает N различных сукцессионных линий. Тогда состояние каждой ячейки в момент времени t задается парой (n, k) , где n — номер сукцессионной линии, протекающей в пределах рассматриваемой ячейки, а k — возраст растительности ячейки.

Пусть далее R_n — репродуктивный возраст, а D_n — среднее расстояние рассеяния семян n -й сукцессионной линии. Последний параметр означает, что если растительность ячейки с координатами (i, j) достигла репродуктивного возраста, то семена, производимые этой ячейкой, могут достигать всех ячеек (i_1, j_1) , для которых

$$|i - i_1| + |j - j_1| < D_n. \quad (1)$$

Введем теперь параметры, отвечающие за механизм возникновения и распространения пожаров. Пусть Q — вероятность возникновения источника огня на территории одной ячейки в течение одного года. Обозначим $P_{n, k}$ условную вероятность сгорания растительности ячейки в состоянии (n, k) в случае наличия на территории ячейки источника огня; впредь $P_{n, k}$ будем называть вероятностями пожарной зрелости. Наконец, обозначим $V_{n, k}$ условную вероятность распространения пожара с территории горящей

ячейки в состоянии (n, k) на территорию соседней ячейки; эта вероятность считается одинаковой для всех соседей горящей ячейки (т. е. вероятность распространения не зависит от направления распространения). У всех введенных параметров опущен индекс t , указывающий на их зависимость от времени, а фактически, — на зависимость от текущих значений климатических параметров; эта зависимость подробно обсуждается в п. 5. Наконец, параметры Q , P и V предполагаются не зависящими от расположения ячейки в пределах решетки.

Динамика решетки за один год (временной шаг модели) описывается следующим образом.

Пусть вершина (i, j) в момент t находится в состоянии (n, k) . В течение $t + 1$ -го года на территории ячейки может появиться источник огня; последний появляется либо на территории самой ячейки (с вероятностью Q) либо передается из одной из уже горящих соседних ячеек $(i - 1, j)$, $(i + 1, j)$, $(i, j - 1)$, $(i, j + 1)$. При возникновении источника огня вершина (i, j) сгорает с вероятностью $P_{n, k}$ и переходит в состояние $(n, 1)$ (гарь). При этом она сама становится источником огня для еще не горевших соседних ячеек; вероятность каждой такой передачи огня равна $V_{n, k}$. Сгоревшая ячейка при наличии источника семян (ячеек в репродуктивном возрасте на расстоянии, не большем, чем D_n) заселяется и к моменту $t + 1$ переходит в состояние $(n, 2)$; в противном случае она остается незаселенной, т. е. в состоянии $(n, 1)$. Наконец, в случае отсутствия пожара возраст ячейки увеличивается на 1, и к моменту $t + 1$ она переходит в состояние $(n, k + 1)$.

Отметим отличия данной модели от изложенной в [5].

1. В предыдущей версии модели было введено понятие максимальной продолжительности сукцессионной линии T_n . Предполагалось, что ячейка по достижении возраста T_n «саморазрушается» и переходит в состояние $(n, 2)$. В настоящей модели ограничение возраста сукцессионной линии снято как явно нереалистичное. Одновременно это дает еще одну возможность контроля качества привязки модели к конкретному объекту; подробнее об этом см. п. 5.

2. Главным отличием новой модели является разделение параметров, отвечающих за возникновение и распространение пожара, на два множества — P и V . В предыдущей версии единственными управляющими параметрами были параметры P . Введение нового множества V было вызвано тем, что в предыдущей версии модели, фактически, предполагалось, что пожар передается с территории одной ячейки на территорию соседних с вероятностью 1; очевидно, что, кроме вероятностей пожарной зрелости растительности, на распространение пожаров влияют такие факторы, как наличие естественных природных преград (рек, озер, просек и т. п.), а также и направление и скорость ветра. Выделение вероятностей пожарной зрелости растительности P в отдельное множество параметров было вызвано тем, что существует способ расчета величин этих вероятностей по текущим значениям климатических па-

раметров; в то же время единственным способом оценки значений параметров P , использованных в предыдущей модели, являлась подгонка результатов работы модели к патурным данным.

4. ОПИСАНИЕ ТЕСТОВОГО РАЙОНА

В качестве объекта для привязки модели был выбран район Кас-Енисейской равнины (Западная Сибирь). Этот район исследовался в течение более чем 20 лет одним из авторов данной статьи В. В. Фуряевым; результаты исследований опубликованы в многочисленных работах, из которых в качестве наиболее полной мы укажем монографию В. В. Фуряева и Д. М. Киреева [6]. Мы приведем здесь короткую сводку данных, необходимых для привязки модели.

Общая площадь территории, к которой привязывалась модель, равна 165 000 га. Ландшафтная карта этого района была выполнена на уровне уроцищ; таким образом, «ячейка мозаики» в данном случае имеет ранг уроцища. В пределах территории выделены четыре основных сукцессионных линии; ниже приведены названия этих линий.

1. Пихтарники на покровных суглинках, свежих.
2. Ельники на покровных суглинках, влажных.
3. Ельники с кедром на суглинках торфянистых, сырых.
4. Сосняки на песках, свежих.

Ввиду большого количества свободных параметров модели рассмотрение четырех сукцессионных линий не только сулит большие трудности при привязке модели, но и является весьма сомнительным с точки зрения достоверности этой привязки. Поэтому мы рассмотрели одну обобщенную сукцессионную линию, характеристики которой были получены взвешенным усреднением соответствующих характеристик исходных четырех сукцессионных линий; в качестве весов использовались доли площади территории, занятые каждой сукцессионной линией. Эти характеристики приведены в табл. 1. Коротко обсудим содержимое этой таблицы.

Таблица 1

Характеристики обобщенной сукцессионной линии

Номер стадии	Возрастные границы стадий, число лет	Суммарный запас, м ³ /га	Критическое значение FDI (10^3 гПа·град)
1	0—1	0,0	0,0
2	2—15	28,3	0,55
3	16—40	83,1	0,85
4	41—80	154,4	1,00
5	81—120	213,9	2,30
6	121—160	240,6	2,65
7	161—180	267,9	4,45
8	>180	266,8	6,10

Первая и вторая графы таблицы содержат соответственно номера и возрастные границы сукцессионных стадий. Выделение стадий в исходных сукцессионных линиях осуществлялось согласно схеме, разработанной в [2, 3]. Максимальная продолжительность обобщенной сукцессионной линии равна 300 годам. В данном случае понятие «максимальная продолжительность» означает, что при проведении полевых исследований не было обнаружено участков леса большего возраста.

В третьей графе для каждой стадии приведены суммарные запасы древостоев.

Наконец, в последней графе для каждой стадии даны критические значения комплексного показателя природной пожарной опасности (*FDI*), равного сумме произведений температуры воздуха (*AT*) в 13 ч на влажность воздуха (*H*) в 13 ч. Сумма берется за период со дня последнего дождя; днем с дождем считается день, сумма осадков в течение которого больше или равна 3 мм. Критические значения этого показателя определялись следующим образом. Для каждой сукцессионной линии выбирался тестовый участок, растительность которого принадлежала к определенной стадии, и на нем с интервалом в 1 сут проводилась серия экспериментов по зажиганию напочвенного покрова; параллельно для каждого дня рассчитывалось текущее значение комплексного показателя природной пожарной опасности. В качестве критического значения этого показателя выбиралось то, при котором зажигание напочвенного покрова приводило к возникновению пожара (т. е. растительность являлась зрелой в пожарном отношении).

Приведенные критические значения *FDI* позволяют по данным метеонаблюдений рассчитать средние для стадий вероятности пожарной зрелости $P_{n,k}$ для каждого пожароопасного сезона (пожароопасным сезоном для данного района считается период с 1 мая по 30 сентября).

В табл. 2 содержатся данные по восстановленной истории пожаров на тестовой территории для периода с 1700 по 1970 г.

Таблица 2
Даты пожаров и соответствующие им доли площади сгоревшей территории (%)

Год	Площадь пожара, %	Год	Площадь пожара, %	Год	Площадь пожара, %
1700	6	1830	18	1920	11
1787	5	1842	5	1921	14
1788	10	1860	44	1930	24
1793	16	1866	5	1931	8
1806	13	1870	84	1933	19
1808	15	1888	19	1946	17
1819	12	1891	7	1950	8
1820	5	1896	23	1952	12
1825	6	1909	5	1956	38
1829	5	1915	84		

Отметим, что ввиду трудоемкости соответствующих полевых исследований наличие таких данных является большой редкостью. Из литературы нам известны всего 4 района, для которых собраны соответствующие данные; кроме используемых нами, остальные данные относятся к лесам Северной Америки и опубликованы в работах [7, 8, 9].

5. ПРИВЯЗКА МОДЕЛИ

Для привязки модели необходимо оценить ее параметры по имеющимся натурным данным; параметры, значения которых не удается оценить, считаются свободными и их значения «подгоняются» таким образом, чтобы результаты расчета по модели удовлетворяли заранее сформулированным критериям соответствия модельных и натурных данных.

С целью уменьшения количества параметров модели и приведения их в соответствие с натурными данными (значения которых усреднены по стадиям) впредь параметры $P_{n, k}$, $V_{n, k}$, R_n и D_n будем считать зависящими не от возраста леса, а от номера его сукцессионной стадии; в пределах каждой стадии величина параметров $P_{n, k}$ и $V_{n, k}$ предполагается постоянной.

Выпишем еще раз список параметров модели; ввиду того что число сукцессионных линий N теперь равно 1, индекс n в дальнейшем опускается; индекс k изменяется в пределах от 1 до 8:

R — репродуктивная стадия сукцессионной линии;

D — расстояние рассеяния семян для сукцессионной линии;

Q — вероятность возникновения источника огня в одной ячейке в течение 1 года;

P_k — вероятность пожарной зрелости в течение 1 года ячейки, растительность которой принадлежит к k -й стадии;

V_k — вероятность распространения огня с территории «горящей» ячейки, растительность которой принадлежит к k -й стадии, на территорию соседней ячейки.

В качестве образа моделируемой территории была взята решетка размера 25×25 ; каждой ячейке решетки при этом соответствует 264 га моделируемой территории. Репродуктивной считалась стадия 4; расстояние рассеяния семян было положено равным 2 (в ячейках), что соответствует максимальному расстоянию рассеяния семян, равному 4 км.

Обсудим теперь зависимость параметров, управляющих возникновением и распространением пожаров, от климата. Как отмечалось выше, значение P_k для каждого года может быть рассчитано как отношение числа дней, в течение пожароопасного сезона, для которых текущее значение показателя FDI было больше или равно соответствующему критическому значению, к общей продолжительности пожароопасного сезона. С целью анализа динамики значений P_k , $k = 2, \dots, 8$ (так как $P_1 = 0$), были рассчитаны их значения для периода с 1936 по 1980 г.; при этом были использованы данные срочных метеонаблюдений (4 раза в сутки для периода 1936—1965 гг. и 8 раз в сутки для периода 1966—1980 гг.).

сделанные на станции в г. Енисейске. Проведенный статистический анализ показал отсутствие трендов в значениях параметров P_k .

Моделирование значений параметров P_k означает необходимость моделирования динамики температуры воздуха в 13 ч, влажности воздуха в 13 ч и суточной суммы осадков с шагом в 1 сут для всего пожароопасного сезона. Желая избавить себя от построения специальной климатической модели, а также имея в виду получить легко управляемый инструмент прогноза пожарной динамики лесов, мы постарались свести вычисление параметров P_k к моделированию более обобщенных климатических параметров. В качестве начального взят следующий список климатических параметров:

- а) среднегодовая температура воздуха;
- б) среднезонная температура воздуха;
- в) сумма осадков за год;
- г) сумма осадков за сезон;
- д) среднесезонный период между двумя последовательными дождями;
- е) максимальный (за сезон) период между двумя последовательными дождями;
- ж) минимальный (за сезон) период между двумя последовательными дождями.

Приведенные параметры были взяты в качестве предикторов в регрессионной модели; зависимыми переменными были параметры P_k . С помощью пошаговой регрессии в качестве значимых были выделены параметры b , g и e для P_k , $k = 2, \dots, 6$ и b и e для P_k , $k = 7, 8$. Для этого списка параметров были оценены коэффициенты регрессии следующих уравнений

$$P_k = a_{1k}TR + a_{2k}MP + a_{3k}PR + a_{4k}, \quad (2)$$

где TR — среднесезонная температура воздуха; MP — максимальный (за сезон) период между двумя последовательными дождями; PR — сумма осадков за сезон.

Коэффициенты регрессии и соответствующие коэффициенты множественной корреляции приведены в табл. 3.

Таблица 3
Коэффициенты регрессии и коэффициенты множественной корреляции
уравнения (2)

Номер стадии k	Коэффициент регрессии				Коэффициент множествен- ной корреляции
	a_{1k}	a_{2k}	a_{3k}	a_{4k}	
2	0,0511	0,00363	-0,00065	-0,0973	0,824
3	0,0491	0,00561	-0,00063	-0,2217	0,858
4	0,0509	0,00625	-0,00064	-0,2954	0,850
5	0,0326	0,00677	-0,00017	-0,3780	0,780
6	0,0232	0,00660	-0,00019	-0,2705	0,794
7	0,0109	0,00681	0,0000	-0,2354	0,798
8	0,0068	0,00493	0,0000	-0,1660	0,764

Таким образом, задача моделирования параметров P_k свелась к моделированию значений TR , MP и PR . В качестве начального шага были проанализированы ряды значений этих параметров за период 1935—1980 гг. на предмет наличия трендов их значений и для выяснения их зависимости друг от друга. Трендов значений этих параметров не обнаружено; коэффициенты парной корреляции приведены в табл. 4.

Таблица 4
Коэффициенты парной корреляции

	TR	MP	PR
TR	1,000		
MP	0,136	1,000	
PR	-0,424	-0,466	1,000

Малые значения коэффициентов парной корреляции совпадают с аналогичным выводом, сделанным для территории Восточной Сибири в книге [1]. В сочетании с отсутствием трендов это означает, что параметры TR , MP и PR могут рассматриваться как независимые случайные величины. В табл. 5 для каждой из этих величин

Таблица 5
Типы и параметры распределения величин TR , MP и PR

Параметр	Тип распределения	Среднее	Ср. кв. отклонение	Асимметрия	Тест Колмогорова—Смирнова
TR	Нормальное	12,85	0,652	0,0	0,668
PR	Нормальное	273,5	52,65	0,0	0,372
MP	Пирсона III типа	22,49	6,29	1,0	0,379

указан тип и соответствующие параметры распределения, которому они подчиняются.

Отметим, что при определении параметров распределения Пирсона III типа был использован метод спрямляющих сеток, разработанный П. А. Колосовым (см., например, [4]).

Таким образом, на каждом шаге работы модели значения вероятностей пожарной зрелости P_k , $k = 2, \dots, 8$, рассчитывались по формулам (2); коэффициенты a_{jk} , $j = 1, \dots, 4$, $k = 2, \dots, 8$, приведены в табл. 3. Значения параметров TR , MP и PR , входящих в формулы (2), на каждом шаге работы модели генерировались как значения случайных величин, типы и параметры распределения которых указаны в табл. 5.

Обратимся теперь к вероятностям V_k распространения пожара с территории одной ячейки на территорию соседней. Ввиду того что значения этих параметров не поддаются предварительной оценке и подлежат оценке методом подгонки модельных результа-

тов к натуальным, они полагались постоянными в течение всего моделируемого периода. Это означает, что климатические параметры, влияющие на вероятности V_k (в первую очередь, роза ветров), также предполагаются постоянными в пределах моделируемой территории в течение всего моделируемого периода. Для получения начальных значений V_k было использовано предположение об их пропорциональности суммарным запасам древостоев соответствующих сукцессионных стадий. Это предположение основано на том, что вероятности распространения пожара характеризуют способность последнего к преодолению естественных препятствий (рек, озер, просек и т. п.), которая напрямую зависит от интенсивности пожара; последнюю, в свою очередь, разумно предположить пропорциональной суммарному запасу древостоя.

Наконец, последний параметр — вероятность Q возникновения источника огня в пределах одной ячейки в течение одного года — также предполагался постоянным для всего моделируемого периода и оценивался методом подгонки модельных результатов к натуальным. В качестве начального было взято значение Q , полученное в [5] при привязке предыдущего варианта модели к динамике лесов Северной Америки.

Обсудим теперь критерии привязки модели. Ввиду существенной нестационарности динамики бореальных лесов (см. п. 1) использование в качестве критерия привязки традиционных показателей типа возрастной структуры леса на большой территории является неприемлемым. В то же время существует достаточно устойчивая величина, успешно использованная в [5]. Это распределение числа пожаров по долям площади горевшей территории, которое строится следующим образом. Пусть за период T на территории зарегистрировано S пожаров. Обозначим через S_{1+10} — число пожаров, во время которых доля горевшей площади территории составляла от 1 до 10 процентов от общей площади рассматриваемой территории, через S_{10+20} — число пожаров, во время которых доля горевшей площади территории составляла от 10 до 20 % общей площади рассматриваемой территории и т. д. (сумма всех S_{i+i+10} равна S). Величины S_{1+10}/S , S_{10+20}/S , ... дают нам распределение числа пожаров по долям площади горевшей территории, построенное с шагом 10 %. На рис. 1 приведено распределение, соответствующее данным о пожарах, приведенным в табл. 2.

Для сравнения результатов расчетов по модели с натуальными данными все модельные траектории делились на отрезки длиной T (в данном случае T было взято равным 300), для каждого из которых строится аналогичное распределение числа пожаров по долям площади горевшей территории; получаемые модельные распределения сравнивались с натуальным. При этом мы отказались от сравнения с натуальным распределением, усредненного по всей модельной траектории (как это делалось в [5]). Во-первых, ввиду стохастичности модели практически нереально получить траекторию, для которой распределения, построенные по отдельным отрезкам длиной 300, совпадали бы полностью; с нашей точки зре-

ния, достаточно устойчивого качественного вида этого распределения, чтобы утверждать о получении в модели устойчивого динамического режима. Во-вторых, распределение, построенное по имеющимся у нас натурным данным, само является «неусредненным», и нет никакой уверенности в том, что оно полностью совпадет с таковым, построенным, например, для периода 1400—1700 (в случае наличия соответствующих данных).

Вторым критерием качества привязки модели является среднее число пожаров за столетний период; соответствующий показатель, полученный по натурным данным (см. табл. 2) равен 10,7.

Наконец, последним критерисм является средний возраст леса, принадлежащего к последней (8-й) сукцессионной стадии. Так как в модели возраст последней стадии неограничен, то с помощью введенного показателя осуществлялась проверка того, не приводят ли модельные траектории к возникновению лесных участков, возраст которых намного превышает наблюдаемый в природе. Так как максимальная продолжительность сукцессионной линии равна 300 годам (см. комментарий к табл. 1), возраст леса в 8-й стадии равен 240 годам.

При привязке модели значения параметров Q и V_k варьировались с целью получения модельных результатов, максимально удовлетворяющих перечисленным выше критериям. Наилучшие результаты получены при следующих значениях параметров:

$$Q = 0,0004;$$

$$V = \{0,0; 0,47; 0,47; 0,5; 0,65; 0,725; 0,8; 0,8\}. \quad (3)$$

Распределение числа пожаров по долям сгоревшей территории, наиболее близкое к натурному, получено для отрезка 1200—1500 (лет) модельной траектории; оно приведено на рис. 1. Общая длина модельной траектории, на которой проверялась устойчивость полученного динамического режима (в смысле «близости» распределений числа пожаров по долям сгоревшей территории, построенных по отдельным отрезкам траектории длиной 300), равна 3000. Среднее число пожаров за 100 лет, полученное в модели, равно 9,5; средний возраст ячеек, находящихся в 8-й стадии, равен 261 году.

Результаты привязки модели представляются нам удовлетворительными; модель хорошо на качественном уровне и удовлетворительно на количественном описывает реально наблюдаемую динамику лесов Кас-Енисейской равнины. Сделаем два замечания по результатам привязки.

Первое относится к разнице между модельным и натурным распределениями числа пожаров по долям сгоревшей территории (см. рис. 1). Как видно из рисунка, доли числа пожаров больше всего отличаются в первых двух классах размеров пожаров. Нам представляется, что причина этого различия кроется в отсутствии данных по пожарам малой площади. Очевидно, что восстановление следов всех маленьких пожаров за последние 270 лет невозможно.

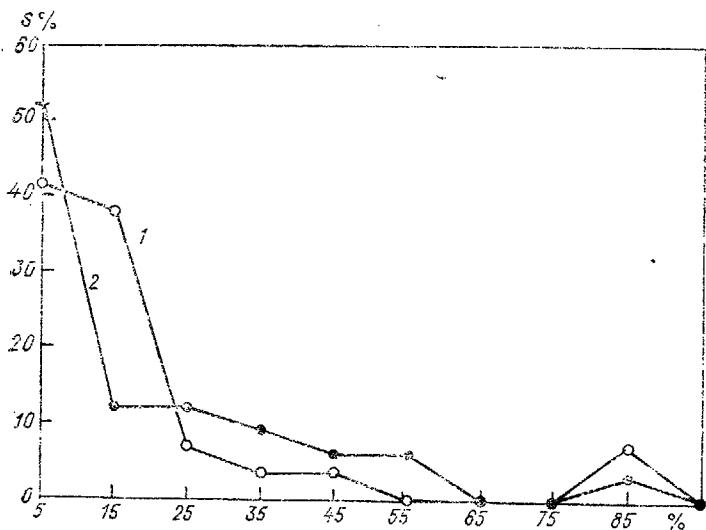


Рис. 1. Распределения пожаров по долям сгоревшей территории.
1 — натурное; 2 — модельное.

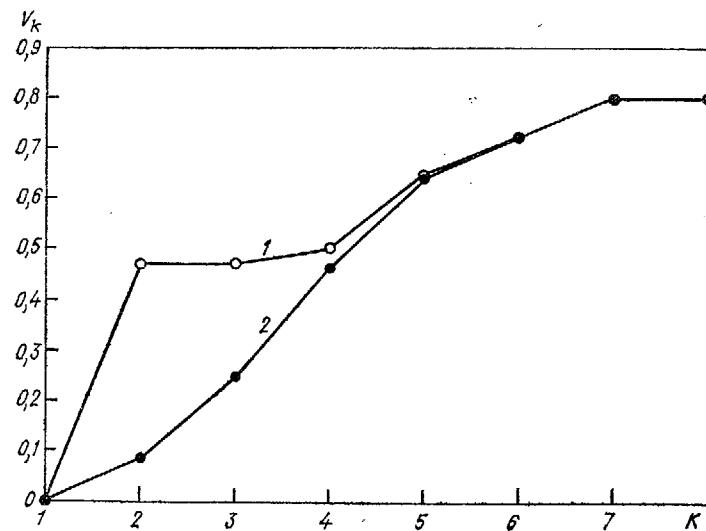


Рис. 2. Зависимость вероятности распространения пожара от номера стадии (K).
1 — натурная; 2 — модельная.

Как видно из табл. 2, доля территории, сгоревшей при самом маленьком из числа зарегистрированных пожаров, равна 5 %; в то же время одна ячейка решетки, «сгорание» которой регистрируется в модели как «пожар», составляет всего 0,16 % общего числа ячеек решеток. Учет этих «маленьких» пожаров и приводит к перескому модельного распределения относительно натурного.

Второе замечание относится к полученным в ходе привязки значениям параметров V_k . На рис. 2 приведены кривые зависимости V от номера сукцессионной стадии, полученные в результате привязки модели и пропорциональные суммарному запасу с коэффициентом пропорциональности, равным 0,003. Как видно из рисунка, предположение о пропорциональности V_k суммарному запасу верно лишь отчасти; значения V_k резко отличаются для стадий 2 и 3 и практически не отличаются начиная с 4-й стадии. Этому разлинию может быть дано следующее объяснение. При составлении суммарного запаса не учитывалась биомасса напочвенного яруса (трав и кустарников); вклад этой части фитоценоза в общую биомассу особенно существен на ранних стадиях сукцессии и мал по сравнению с запасом древостоя на более старших стадиях; неучет этого вклада и привел к заниженной оценке значений вероятностей V_k .

6. ПРИМЕР ПРОГНОЗА ДИНАМИКИ ЛЕСОВ ПРИ ИЗМЕНЕНИИ КЛИМАТА

Построенная модель после привязки к конкретному объекту позволяет прогнозировать динамику этого объекта для различных вариантов изменений климата. Под изменением климата в данном случае понимается изменение климатических параметров, входящих в модель, а именно: среднесезонной температуры воздуха, суммы осадков за сезон и максимального за сезон периода между двумя последовательными дождями. Задавая некоторый сценарий изменения этих параметров, можно смоделировать динамику лесов, соответствующую новым климатическим условиям.

В качестве примера такого прогноза приведем результаты расчетов по модели для различных изменений среднесезонной температуры воздуха. Нами были проведены расчеты для набора значений математического ожидания нормального распределения, которому подчиняется среднесезонная температура воздуха. Среднеквадратичное отклонение этого распределения, так же как и параметры распределений, которым подчиняются два других климатических параметра, были оставлены без изменений (их значения приведены в табл. 5). Подчеркнем, что нами моделировался устойчивый динамический режим, соответствующий новому значению математического ожидания среднесезонной температуры, а не переходный период от старого текущего значения этого математического ожидания (равного 12,8) к новому значению.

На рис. 3 приведены зависимости ряда характеристик от математического ожидания среднесезонной температуры воздуха. Об-

судим эти зависимости; для краткости вместо термина «математическое ожидание среднесезонной температуры воздуха» будем говорить просто о температуре воздуха.

На рис. 3 а приведена зависимость среднего числа пожарных лет (лет, в течение которых зарегистрирован хотя бы один пожар) за столетний период от температуры воздуха. Качественный вид этой зависимости представляется очевидным: рост температуры

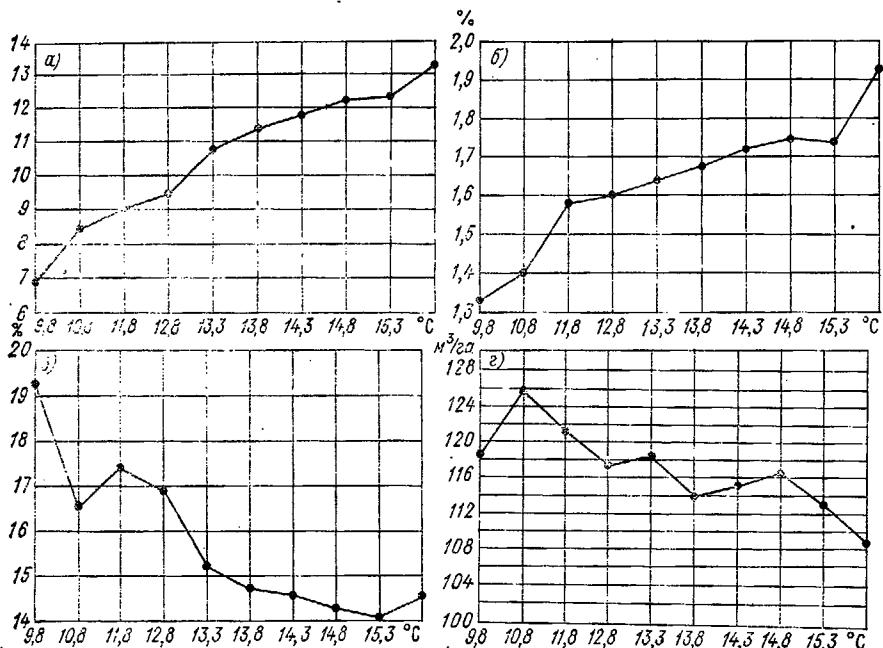


Рис. 3. Модельный прогноз изменения параметров территории при изменении среднесезонной температуры воздуха.

а — среднее число пожаров за 100 лет; б — средняя доля сгоревшей за год территории (%); в — средняя доля территории, сгорающей за год с пожаром (%); г — средний запас древостоя ($m^3/га$).

воздуха приводит в среднем к росту вероятностей пожарной зрелости для каждой стадии, что, в свою очередь, приводит к увеличению числа пожарных лет.

Столь же очевидной выглядит зависимость средней доли сгоревшей за год территории от температуры воздуха (рис. 3 б). Поясним, что при подсчете этой величины доля сгоревшей за год территории усредняется по всему периоду моделирования (т. е. сумма долей сгоревшей территории за весь период делится на длину этого периода).

Более любопытной выглядит зависимость средней за год с пожаром доли сгоревшей территории от температуры воздуха

(рис. 3 в). Подчеркнем, что в данном случае, в отличие от величины представленной на рис. 3 б, сумма долей сгоревшей территории за весь период моделирования делится на число лет, в течение которых зарегистрирован хотя бы один пожар, а не на общую длину этого периода. Уменьшение этой величины с ростом температуры, на первый взгляд, противоречит общим представлениям о знаке влияния изменений температуры на динамику boreальных лесов. По нашему мнению, убывающий вид этой зависимости вызван следующим. Как видно из рис. 3 а, понижение температуры воздуха влечет за собой уменьшение среднего числа пожарных лет; последнее приводит к увеличению среднего возраста леса. Согласно полученным оценкам (см. (3)), вероятность распространения пожаров растет с возрастом леса. Таким образом, хотя вероятность возникновения пожара падает с понижением температуры воздуха, вероятность его распространения в случае, если он все-таки возник, растет. Это приводит к эффекту, наблюдаемому на рис. 3 а и в: число пожаров при меньших температурах воздуха меньше, но площадь, сгоревшая при каждом пожаре, больше.

Наконец, на рис. 3 г приведена зависимость среднего суммарного запаса одной ячейки от температуры воздуха. Отметим, что для более точного количественного прогноза среднего суммарного запаса при возможных изменениях климата необходим более аккуратный учет влияния этих изменений на динамику отдельной ячейки (при отсутствии пожаров).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Антропогенные изменения климата/Под ред. М. Н. Будыко и Ю. А. Израззия.—Л.: Гидрометеоиздат, 1987.—406 с.
2. Колесников Б. П. Кедровые леса Дальнего Востока.—Труды Дальневосточного филиала АН СССР, сер. бот., т. II (IV). М.—Л., 1956.—261 с.
3. Колесников Б. П., Смолоногов Е. П. Некоторые закономерности возрастной восстановительной динамики кедровых лесов Зауральского Приобья.—В кн.: Проблемы кедра. Новосибирск, 1960, с. 21—31.
4. Колосов П. А., Лиссеев А. А. Метод оценки параметров кривой распределения вероятностей по коротким рядам климатических наблюдений.—В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1987, т. 10, с. 225—237.
5. Тер-Микаэлян М. Т., Фуряев В. В. Модель пространственно-временной динамики лесов при воздействии пожаров.—В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1988, т. 11, с. 260—275.
6. Фуряев В. В., Киреев Д. М. Изучение послепожарной динамики лесов на ландшафтной основе.—Новосибирск: Наука, 1979.—159 с.
7. Heinzelman M. L. Fire in the virgin forests of the Boundary Waters Canoe Area, Minnesota.—Quaternary Research, 1973, v. 3, p. 329—382.
8. Payette S. Recent fire history of the Northern Quebec biomes.—Ecology, in press.
9. Tande G. F. Fire history and vegetation pattern of coniferous forests in Jasper National Park, Alberta.—Canadian Journal Botany, 1979, v. 57, p. 1912—1931.

**THE SPATIAL MODEL OF FOREST DYNAMICS
WITH THE ACCOUNT FOR FOREST FIRES
AND CLIMATE CHANGES**

M. T. Ter-Mikaelyan

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

V. V. Furyayev

Institute of Forest and Timber, USSR Academy of Sciences, Siberian Branch

M. Ya. Antonovsky

International Institute of Applied System Analysis, Austria

The spatial model of long-term forest dynamics with the account for forest fires is being developed in the paper. The model describes the dynamics of a forest territory accounting for the relation of landscape units making up a territory at times of an order of 10^1 — 10^2 years. The model accounts also for climatic changes (mean seasonal air temperature and mean seasonal precipitation amount) affecting on the occurrence and propagation of forest fires. Presented are the results of model application to the data on forest pyrogene dynamics and climatic observations over Kas-Enisey plain (West Siberia), as well as the results of model forecast of forest dynamics for a number of possible variations in mean seasonal air temperature.

**Труды совещания
Проблемы экологического мониторинга
и моделирования экосистем**

Том XIII

Редакторы О. Э. Александрова, О. Д. Рейнгеверц.

Художественный редактор Е. Н. Чукаева. Технический редактор Н. И. Перлович.

Корректор Е. А. Жарова.

Н/К. Сдано в набор 01.10.90. Подписано в печать 15.04.91. Формат 60×90^{1/16}. Бумага
книжная. Гарнитура литературная. Печать высокая. Печ. л. 20,5. Кр.-отт. 20,5. Уч.-изд.
л. 23,64. Тираж 1770. Индекс МОЛ-71. Заказ № 235. Цена 1 р. 90 к. Заказное.

Гидрометеоиздат. 199226. Ленинград, ул. Беринга, д. 38.

Ленинградская типография № 8 ордена Трудового Красного Знамени Ленинградского
объединения «Техническая книга» им. Евгении Соколовой Государственного комитета СССР
по печати. 190000, Ленинград, Прачечный переулок, 6.

УДК 577.4

Экологическое нормирование: методология и практика. Израэль Ю. А., Семенов С. М., И. М. Кунин. — Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1991, т. 13, с. 10—24.

Рассматривается понятие «экологическое нормирование» и критерии нормирования. Анализируются возможные механизмы ограничения антропогенной нагрузки на естественные и искусственные экосистемы. Критические нагрузки трактуются как предельные для устойчивости экосистем и предсказуемости их реакций. Оценивается достаточность базы знаний для установления ПДЭН для озона и диоксидов серы и азота. Предлагаются предельно допустимые нагрузки для SO_2 и O_3 .

Табл. 3. Илл. 2. Библ. 29.

УДК 519.95 : 574.4

Становление концепции биосфера как планетарной экологической системы. Абакумов В. А. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1991, т. 13, с. 25—43.

Показано, что современное понимание биосфера как планетарной экологической системы сложилось в результате синтеза представлений, первоначально развивавшихся независимо друг от друга: представлений о биосфере как вместилище жизни и представлений о взаимосвязи и взаимозависимости различных видов организмов от окружающей их среды, о целостности природных комплексов, объединяющих сообщества живых организмов и абиотические условия их обитания.

Библ. 109.

УДК 523.9+574

Временная организация биогидроценозов и пространственно-временная изменчивость гидрометеорологических характеристик. Абакумов В. А., Курилов Ю. В. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1991, т. 13, с. 44—53.

На основе краткого обзора данных исследований временной структуры гидробиоценозов и согласованности ее с ходом сезонных явлений в геофизической среде делается вывод о том, что ритм метаболических процессов перестраивается под влиянием ритма внешних воздействий.

Статистическими методами на основе длинных (от 40 до 80 лет) рядов изучается пространственно-временная изменчивость двух биологически важных климатических характеристик — даты вскрытия водоемов и продолжительности безледного (вегетационного) периода. Показано, что изменчивость даты вскрытия и продолжительности вегетационного периода определяются следующими тремя факторами: широтным, долготным и климатическим, выраженным в обеспеченности. Установлена сравнительная значимость каждого из трех указанных физико-географических факторов с преимущественным влиянием климатического. Делаются выводы о необходимости учета пространственно-временной изменчивости климатических факторов при оптимизации и функционировании сети гидробиологического мониторинга.

Табл. 2. Илл. 3. Библ. 14.

УДК 581.55+591.55+502.55(204).

Биологический мониторинг рек Большого Кавказа. Будаева Л. М. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1991, т. 13, с. 54—60.

Рассматриваются основные методы отбора проб гидробиологического материала, разработанные отечественными и зарубежными специалистами. Проводится анализ различных методик для возможного их применения в условиях высокогорья. Даются конкретные рекомендации по отбору гидробиологических проб в водотоках Большого Кавказа и обосновывается принцип рассмотрения определенных групп гидробионтов, имеющих индикаторное значение при выполнении исследований по биологическому мониторингу региона.

Библ. 30.

УДК 58.056

Продуктивность луговых экосистем и ее связь с основными гидротермическими параметрами в Приэльбрусье. Гольдберг Л. М., Цепкова Н. Л., Семенюк Н. В., Хачатуров М. А. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1991, т. 13, с. 61—74.

Приводятся многолетние данные по сезонной динамике продукционных процессов субальпийских лугов Центрального Кавказа (на примере Приэльбрусья). Проводится сравнительный анализ сезонной динамики запаса био- и мортмассы травостоя четырех травяных сообществ различных биотопов субальпийского пояса. Приводятся рассчитанные данные годовой продукции биомассы, накопления и разложения мортмассы и их многолетняя динамика. Рассчитываются корреляционные связи этих показателей с гидротермическими параметрами и проводится их анализ.

Табл. 4. Илл. 1. Библ. 6.

УДК 577.4

Биомониторинг пресноводных экосистем в Канаде: программа Департамента рыболовства и океанов. Дэвис И. Дж. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1991, т. 13, с. 75—88.

Рассматривается программа биологического мониторинга пресноводных экосистем, разработанная Департаментом рыболовства и океанов для оценки долгосрочного влияния кислотных выпадений в пяти главных географических регионах Канады. Обсуждены математические методы анализа сообществ, возможность их практического применения на примере сообществ хирономид.

Табл. 1. Илл. 5. Библ. 17.

УДК 551.510.42.

Влияние фоновых и близких к фоновым концентраций кадмия и свинца и их смесей на рост *Chlorella* sp. Замараева Т. В., Рудкова А. А. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1991, т. 13, с. 89—98.

Впервые показано статистически достоверное изменение скорости роста пресноводных водорослей в присутствии фоновых и близких к ним концентраций кадмия ($0,1$ — 2 мкг/л). Эти концентрации металла не влияют на рост при оптимальных для роста водорослей значениях кислотности среды, однако отклонение от оптимума вызывает стимуляцию роста клеток в кислых условиях ($\text{pH}=3,5$) и торможение — в щелочных ($\text{pH}=8,5$). Достоверное торможение скорости роста водорослей в присутствии фоновых концентраций свинца (1 — 5 мкг/л) показано при pH среды $8,5$.

Табл. 5. Библ. 24.

УДК 556.54.8+574.2+574.3+574.5+574.6

Эколо-токсикологические аспекты закисления природных вод. Иголкина Е. Д. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1991, т. 13, с. 99—111.

Экологические изменения в результате закисления природных вод по своей направленности могут характеризоваться как экологический регресс. При pH водной среды ниже $6,0$ происходит смена доминантных видов, уменьшается видовое разнообразие гидробионтов, снижается интенсивность продукционных процессов. Изменению структуры биоценозов предшествуют изменения функциональных характеристик наиболее чувствительных звеньев различных уровней организации водных экосистем. В работе показано, что обмен тест-экзометabolитами между организмом гидробионтов и водной средой изменяется относительно контроля ($\text{pH} 7,5$) уже при $\text{pH} 6,0$, а при $\text{pH} 4,7$ — $5,7$ отклонения в синтезе белков, РНК, ДНК, поглощения тест-экзометabolитов гидробионтами из водной среды выражены сильнее.

Илл. 4. Библ. 41.

УДК 581.527 : 582.29

Система районирования Земли для целей мониторинга эпифитных лишайников. Инсаров Г. Э., Инсарова И. Д. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1991, т. 13, с. 112—130.

Рассматриваются принятые в настоящее время системы флористического и биогеографического районирования Земли, основанные на распространении сосудистых растений. Указывается на возможность использовать флористическую систему районирования, разработанную для сосудистых растений, для районирования лишайников.

Показана необходимость такой системы для оценивания чувствительности лишайников с помощью специальной процедуры интерполяции иерархически структурированных данных. Приведены примеры использования предложенной системы районирования Земли для решения задач мониторинга эпифитных лишайников.

Табл. 5. Илл. 1. Библ. 27.

УДК 551.524.2.556.01.551.581

Принципы исследования устойчивости увлажнения по данным многолетних наблюдений за климатическими величинами. Колосов П. А. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1991, т. 13, с. 131—141.

Предлагается метод оценки устойчивости увлажнения с помощью исследования изменений показателей состояния климатической системы, сформированных на основе уравнений теплового и водного балансов суши при изменении входящих в них климатических величин. Приведены результаты расчетов устойчивости различных типов водообмена в метровом слое почвы для июля в европейской части СССР.

Табл. 1. Илл. 3. Библ. 7.

УДК 574+502.5

Методические вопросы моделирования воздействия кислотных дождей на напочвенную микрофауну лесных экосистем в лабораторных условиях. Кухта А. Е. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1991, т. 13, с. 142—150.

Предложена методика экспериментов по выяснению выживаемости некоторых коловраток в условиях закисления, описаны результаты этих опытов. В частности, обнаружено достоверное различие выживаемости при понижении уровня pH с 4 до 3, что соответствует литературным данным об экологически опасной степени закисленности осадков.

Табл. 2. Илл. 7. Библ. 5.

УДК 551.556.586

Испарение с суши за вегетационный период в европейской части СССР. Минин А. А., Колосов П. А. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1991, т. 13, с. 151—161.

В статье приводятся и анализируются результаты расчетов суммарного испарения с суши по данным теплобалансовых и градиентных наблюдений. Использованы материалы 41 станции сети ГГО на ЕТС с периодом наблюдений 1965—1988 гг. Приводятся основные статистические параметры постационных многолетних рядов месячных сумм испарения (май—сентябрь); обобщенные значения коэффициентов вариации для различных природных зон ЕТС сопоставляются с аналогичными величинами Л. И. Зубенок. Проводится также сравнительный анализ с ее результатами построенных и представленных в данной работе карт месячных полей испарения с суши.

Табл. 2. Илл. 2. Библ. 9.

Радиоэкологический мониторинг природных экосистем в зоне Белоярской атомной электростанции на Урале. Нифонтова М. Г., Куликов Н. В. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1991, т. 13, с. 162–175.

В работе обобщаются результаты многолетних радиоэкологических исследований растительных сообществ в зоне Белоярской АЭС им. И. В. Курчатова. Сообщаются сведения о первичной оценке флоры и растительности наземных экосистем; анализируются материалы по изучению закономерностей миграции, накопления и распределения ^{90}Sr и ^{137}Cs в почвенно-растительном покрове санитарно-защитной зоны и жилого пос. Заречный; приводятся данные о содержании радионуклидов в торфяной залежи, луговых и лесных ценозах болотно-речной экосистемы, в которую производится сброс слаборадиоактивных вод АЭС и промбытовых стоков жилого поселка.

Установлено, что в результате сильного антропогенного воздействия наблюдаются нарушения целостности почвенно-растительного покрова и ясно выраженная тенденция к синантропизации растительности. Уровни содержания радионуклидов в растительных сообществах обусловлены в основном глобальными радиоактивными выпадениями, а многолетняя эксплуатация атомной электростанции не привела к заметному увеличению количества ^{90}Sr и ^{137}Cs в почвенно-растительном покрове. Исключение составляют участки торфяника и растительность в непосредственной близости от пизинного болота, в которое сбрасываются слаборадиоактивные дебалансные воды АЭС.

Табл. 5. Библ. 21.

Использование принципа сопряженности флоры сосудистых растений и лишайников для флористического районирования. Пчёлкин А. В. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1991, т. 13, с. 176–188.

На основании сравнения особенностей распространения сосудистых растений и лишайников делается вывод о возможности применения для лишайников схемы флористического районирования Земли, разработанной для сосудистых растений. Использование принципа сопряженности флор сосудистых растений и лишайников позволит оптимизировать усилия при создании шкал толерантности лишайников к загрязнению воздуха и будет способствовать построению прогностических моделей.

Библ. 69.

УДК 577.4

Пространственно-временная структура границы разновозрастного леса: простейшая математическая модель. Антоновский М. Я., Апонина Е. А., Кузнецов Ю. А. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1991, т. 13, с. 189—199.

Анализируется простейшая математическая модель пространственно-распределенного одновидового разновозрастного леса. Предполагается, что деревья разбиты на два возрастных класса. Различные процессы дисперсии молодых деревьев феноменологически описаны диффузионным членом в уравнении для первого возрастного класса. Обнаружены решения типа стоячих и бегущих волн, соответствующие неподвижной и движущейся границе леса. Построена диаграмма изолиний постоянной скорости распространения границы леса на плоскости двух параметров.

Табл. 1. Илл. 7. Библ. 6.

УДК 574.5

Искусственные микроэкосистемы как инструмент количественной экологии. Болсуновский А. Я., Абросов Н. С., Звегинцева Н. И., Хромечек Е. Б., Пролубников А. М. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1991, т. 13, с. 200—218.

Рассматриваются проблемы цветения пресноводных водоемов. При помощи искусственных микроэкосистем различного видового состава исследуются возможные механизмы массового развития сине-зеленых водорослей, количественные характеристики трофических взаимосвязей гидробионтов.

Исследуется развитие водных организмов в микроэкосистемах, начиная с простых, состоящих только из бактериопланктона, и кончая сложными трехзвенными системами фито-бактерио-зоо-планктон. На основании экспериментов с бактериальными и альгобактериальными сообществами получено, что часть природного бактериопланктона может лимитироваться минеральными соединениями фосфора. Обнаружено взаимодействие между сине-зеленой водорослью и ракковым зоопланктоном в микроэкосистеме, по-видимому, через экскретируемые зоопланктоном источники азота. Обсуждается применимость полученных результатов для исследования механизмов цветения природных эутрофных водоемов на примере залива Сыда Красноярского водохранилища.

Илл. 11. Библ. 18.

УДК 681.142.1.01

Об использовании математических моделей в экологической экспертизе проектов водохозяйственной деятельности. Горстко А. Б., Камышанский А. В., Литвиненко А. Н., Маркман Г. С., Чердынцева М. И., Штейн Р. Э., Матвеева В. В., Карпель М. Е., Комаров М. В., Сальников С. Г., Пашковский И. С. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1991, т. 13, с. 219—226.

Рассматривается вопрос создания программной системы для проведения экологической экспертизы проектов водохозяйственной деятельности. Обсуждаются задачи, которые должна решать подобная система, способы представления входной и выходной информации, предлагается вариант пользовательского интерфейса и архитектура системы в целом.

Илл. 2.

УДК 556.16+338.45+630.52

Моделирование гидрологической роли леса. Горстко А. Б., Хайтер П. А. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1991, т. 13, с. 227—240.

Представлена имитационная модель влагопереноса на лесных территориях, включающая следующие процессы: перехват осадков кронами деревьев, испарение с кроны и поверхности почвы, снеготаяние и водоотдача из снега, инфильтрация, формирование всех видов стока, отток влаги к грунтовым водам.

Анализируются модельные результаты изменения гидрологического режима в системе «ЛЕС—ВОДОСБОР» в условиях антропогенных воздействий.

Табл. 1. Илл. 5. Библ. 24.

УДК 634.0.15+501.574+591.526

Пример моделирования вспышек массового размножения насекомых-килофагов. Киселев В. В., Очинникова Т. М. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1991, т. 13, с. 241—251.

В системе механизмов регуляции численности популяции черного пихтового усача найден и описан такой, который действует по принципу положительной обратной связи. При определенных условиях происходит подготовка корма для насекомых самими насекомыми. Построена имитационная модель взаимодействия килофага и кормового ресурса с учетом поведения имаго и строения древостоя. Показано, что имитация на модели деструкции древостоя и динамики популяции усача расширяет представление о причинах вспышек массового размножения насекомых. В работе впервые связываются вопросы динамики численности насекомого и устойчивость древостоя к повреждению. Предлагается критерий устойчивости, учитывающий трофические условия местообитания усача. Модельные эксперименты сопоставляются с экспериментальными данными.

Илл. 3. Библ. 21.

УДК 577.4

Модель динамики популяций конкурирующих растений. Корзухин М. Д. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1991, т. 13, с. 252—266.

Приводится эмпирический материал, полученный путем машинного расчета динамики популяций кругов, случайно набросанных на плоскость при $t=0$. Круги растут по уравнению Берталанфи, при перекрывании отнимают друг у друга ресурс роста Е и умирают в зависимости от значения Е. Самое интересное из обнаруженных явлений — ступенчатое изменение темпа падения численности.

Илл. 7. Библ. 25.

Ситуационная модель управления качеством окружающей среды. Литвин В. А., Перельмутер Ю. Н. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1991, т. 13, с. 267—274.

Предлагается модель для построения эффективных природоохранных стратегий на региональном уровне с учетом нескольких критериев качества окружающей среды и времени реализации отдельных мероприятий. Модель реализована в автоматизированной системе построения региональных атмосфераохранных стратегий.

Библ. 3.

Илл. 2. Библ. 12.

Связь годичной продукции растительности с испарением и испаряемостью. Минин А. А., Рубинина А. Е. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 1991, т. 13, с. 275—279.

Связь между продуктивностью растительного покрова с испарением исследуется довольно активно. Современные обширные данные по параметрам продуктивности и испарения на равнинной территории СССР позволили продолжить это направление исследований. Построены графики связи годичной первичной продукции с испарением и испаряемостью, рассчитаны уравнения связи. Наибольший интерес представляет «зона климатического оптимума», выделенная нами на графике связи продукции и испаряемости. Здесь величины продукции варьируют в очень широких пределах и практически не связаны с испаряемостью (в диапазоне 40—90 см/год). Вероятно, решающее значение для повышения продуктивности в этой зоне играют другие факторы, в том числе и антропогенные.

УДК 551.586

УДК 577.4; 577.472

Связь функциональной структуры популяции одноклеточных водорослей с ее динамикой. Погосян С. И., Лебедева Г. В., Ризниченко Г. Ю. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1991, т. 13, с. 280—297.

Представлен обширный экспериментальный материал по микрофлуориметрии одноклеточных водорослей в различных экспериментальных условиях (при недостатке биогенов, воздействии токсических веществ, совместном культивировании двух видов водорослей) и на различных фазах распада цветения природных альгоценозов. Изучены распределения числа клеток популяции по содержанию хлорофилла и эффективности первичных процессов фотосинтеза. Исследована взаимосвязь функциональной структуры популяции с ее динамикой. Проведен анализ различных вариантов математических моделей для описания динамики популяции, гетерогенной по функциональным параметрам. Показано, что при описании эволюции распределения клеток по функциональным признакам необходимо учитывать процессы деградации хлорофилла в клетках и снижения эффективности их фотосинтеза.

Табл. 1. Илл. 8. Библ. 11.

УДК 577.95

Пространственная модель динамики лесов с учетом пожаров и изменений климата. Тер-Микаэлян М. Т., Фуряев В. В., Антоновский М. Я. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1991, т. 13, с. 298—314.

В работе развивается пространственная модель долговременной динамики лесов с учетом воздействия пожаров. Модель описывает динамику лесной территории с учетом взаимодействия составляющих территорию ландшафтных единиц на временах порядка 10^1 — 10^2 лет. В модели учтено влияние изменений климатических параметров (среднесезонной температуры воздуха и среднесезонной суммы осадков) на возникновение и распространение лесных пожаров. Приводятся результаты привязки модели к данным по пирогенной динамике лесов и данным климатических наблюдений на Кас-Енисейской равнине (Западная Сибирь) и результаты модельного прогноза динамики лесов для набора возможных изменений среднесезонной температуры воздуха.

Табл. 5. Илл. 3. Библ. 9.

ГИДРОМЕТЕОИЗДАТ

Готовит к изданию в 1991 году
**«Руководство по контролю загрязнения
атмосферы».**

Объем 60 л. Цена 8 р.

Настоящий документ регламентирует организацию и проведение наблюдений за загрязнением атмосферы в городах на региональном и фоновом уровнях на территории СССР, методики химического анализа концентраций вредных веществ в атмосфере, методы сбора, обработки и статистического анализа результатов наблюдений. Руководство обязательно для всех организаций, осуществляющих наблюдения за состоянием загрязнения атмосферы, анализ проб воздуха, атмосферных осадков и снежного покрова для определения содержания в них вредных веществ; сбор, обработку и анализ информации, составление обобщенных сведений о качестве воздуха городов на региональном и фоновом уровне.

Заказы просим присыпать по адресу:
199226, Ленинград, ул. Беринга, 38,

Гидрометеоиздат.